

Aus dem Leibniz-Institut für Zoo- und Wildtierforschung (IZW)
im Forschungsverbund Berlin, e.V. und
der Professur für Interdisziplinäre Zoo- und Wildtierkunde

des Fachbereichs Veterinärmedizin
der Freien Universität Berlin

**Zur Energetik der saisonalen Reproduktion
weiblicher Europäischer
Mufflons (*Ovis orientalis musimon*) und Rehe (*Capreolus capreolus*)**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Veterinärmedizin
an der
Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Karin Elisabeth Lason
Tierärztin
aus Konstanz

Berlin (2009)

Journal-Nr.: 3337



Bibliografische Informationen der Deutschen Bibliothek

Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen
Nationalbibliografie;
Detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.ddb.de> abrufbar.

1. Auflage 2010

© 2010 by Verlag: **Deutsche Veterinärmedizinische Gesellschaft Service GmbH,**
Gießen
Printed in Germany

ISBN 978-3-941703-63-6

Verlag: DVG Service GmbH
Friedrichstraße 17
35392 Gießen
0641/24466
geschaeftsstelle@dvg.net
www.dvg.net

Aus dem Leibniz-Institut für Zoo- und Wildtierforschung (IZW)
im Forschungsverbund Berlin, e.V. und
der Professur für Interdisziplinäre Zoo- und Wildtierkunde

des Fachbereichs Veterinärmedizin
der Freien Universität Berlin

**Zur Energetik der saisonalen Reproduktion
weiblicher Europäischer
Mufflons (*Ovis orientalis musimon*) und Rehe (*Capreolus capreolus*)**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Veterinärmedizin
an der
Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Karin Elisabeth Lason
Tierärztin
aus Konstanz

Berlin (2009)

Journal-Nr.: 3337

Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen des
Graduiertenkollegs Nr. 503 „Evolutive Transformationen und Faunenschnitte“ am
Museum für Naturkunde der Humboldt Universität zu Berlin

Gedruckt mit Genehmigung
des Fachbereichs Veterinärmedizin
der Freien Universität Berlin

| | |
|--------------------|------------------------------|
| Dekan: | Univ.-Prof. Dr. L. Brunnberg |
| Erster Gutachter: | Univ.-Prof. Dr. H. Hofer |
| Zweiter Gutachter: | Univ.-Prof. Dr. H. Martens |
| Dritter Gutachter: | Univ.-Prof. Dr. J. Zentek |

Deskriptoren: wild animals, roe deer, mouflon, seasonality, life history, energy requirements, body condition, lactation, milk, intake, reproductive performance, growth rate, energy metabolism, deuterium oxide (MeSH), deuterium, body composition

Tag der Promotion: 19. Februar 2010

Meinen Kindern und meiner Mutter

Freiheit ist nichts anderes, als keine Angst zu haben.

Dr. Nina Simone

Inhalt

| | |
|---|----|
| <i>Abkürzungsverzeichnis</i> | vi |
| Kapitel 1 | |
| Einleitung und Ziel der Arbeit | 1 |
| Kapitel 2 | |
| Literaturübersicht | 3 |
| 2.1 Ernährungstypen | 3 |
| 2.2 Das <i>Capital Breeder - Income Breeder</i> Konzept | 5 |
| 2.3 Ernährung und Reproduktion der Modelltierarten | 7 |
| 2.3.1 Mufflons | 8 |
| 2.3.2 Rehe | 10 |
| 2.4 Zusammenfassung der Literaturübersicht | 14 |
| 2.5 Arbeitshypothese | 15 |
| 2.6 Vorhersagen | 15 |
| Kapitel 3 | |
| Material und Methoden | 17 |
| 3.1 Die Deuteriumoxidverdünnungsmethode (DVM) | 18 |
| 3.1.1 Begründung der Methodenwahl | 18 |
| 3.1.2 Das Prinzip der DVM | 19 |
| 3.1.3 Ermittlung der Milchaufnahme | 20 |
| 3.1.4 Ermittlung der Körperzusammensetzung | 21 |
| 3.1.5 Voraussetzung zur Anwendung der DVM: Kenntnis der Äquilibrierungszeit | 22 |
| 3.2 Versuchstiere | 22 |
| 3.2.1 Herkunft und Untersuchungsgebiet | 22 |
| 3.2.2 Identifikation und Gesundheitsvorsorge | 22 |
| 3.2.3 Fütterung | 23 |
| 3.3 Experimente und Validierungsversuche | 24 |
| 3.3.1 Experimentelles Design | 24 |

| | |
|--|----|
| 3.3.2 Überblick Validierungsversuche und Experimente | 28 |
| 3.3.3 Versuchstierdaten zu den Experimenten | 30 |
| 3.3.3.1 Experiment 1: Körperreserven adulter weiblicher Mufflons | 30 |
| - Validierungsversuch A: Ermittlung der D_2O -Äquilibrierungszeit Mufflons | |
| - Körperreserven adulter weiblicher Mufflons im Jahresverlauf | |
| 3.3.3.2 Experiment 2: Körperreserven adulter weiblicher Rehe | 32 |
| - Validierungsversuch B: Ermittlung der D_2O -Äquilibrierungszeit Rehe | |
| - Körperreserven Trächtigkeit | |
| - Körperreserven Laktation | |
| 3.3.3.3 Experiment 3: Milchaufnahme Mufflonlämmer | 34 |
| 3.3.3.4 Experiment 4: Milchaufnahme Rehkitze | 35 |
| 3.4 Versuchsabläufe | 36 |
| 3.4.1 Experiment 1: Körperreserven adulter weiblicher Mufflons | 37 |
| - Validierungsversuch A: D_2O - Äquilibrierungszeit Mufflons adult | |
| - Körperreserven adulter weiblicher Mufflons im Jahresverlauf | |
| 3.4.2 Experiment 2: Körperreserven adulter weiblicher Rehe | 39 |
| - Validierungsversuch B: D_2O - Äquilibrierungszeit Rehe | |
| - Körperreserven Rehe – Trächtigkeit | |
| - Körperreserven Rehe – Laktation | |
| 3.4.3 Experiment 3: Milchaufnahme Mufflonlämmer | 45 |
| - Überprüfung der D_2O - Äquilibrierungszeit bei Mufflonlämmern | |
| - Milchaufnahme Mufflonlämmer | |
| 3.4.4 Experiment 4: Milchaufnahme Rehkitze | 47 |
| - Überprüfung der D_2O - Äquilibrierungszeit bei Rehkitzen | |
| - Isotopenrecycling | |
| - Milchaufnahme Rehkitze | |
| 3.5 Probenaufbereitung und Messverfahren | 49 |
| 3.5.1 Erhebung der Versuchstiergewichte | 49 |
| 3.5.2 Probenbehältnisse, -transport und –aufbewahrung | 50 |
| 3.5.3 Verwendete Isotope, Isotopenapplikation und Isotopendosisbestimmung | 50 |
| 3.5.4 Isotopenanalyse | 51 |
| 3.5.5 Analyse der Reh- und Mufflonmilchzusammensetzung | 52 |

| | |
|--|----|
| 3.6 Berechnungen | 53 |
| 3.6.1 Äquilibrierungszeit von D ₂ O im Blutwasser | 53 |
| 3.6.2 Berechnung der Milchaufnahme | 54 |
| 3.6.3 Berechnung der Investition in die Laktation | 61 |
| 3.6.4 Berechnung der Körperreserven | 65 |
| 3.7 Statistische Methoden | 68 |
| | |
| Kapitel 4 | |
| Ergebnisse | 69 |
| | |
| 4.1 Wetter | 69 |
| 4.2 Validierungsexperimente/Vorversuche | 70 |
| 4.2.1 Validierungsexperiment A: D ₂ O - Äquilibrierungszeit Mufflons adult | 70 |
| 4.2.2 Validierungsexperiment B: D ₂ O - Äquilibrierungszeit Rehe adult | 71 |
| 4.2.3 Überprüfung der D ₂ O - Äquilibrierungszeiten | 73 |
| - adulte Ricken | |
| - Mufflonlämmer | |
| - Rehkitze | |
| 4.2.4 Wasserumsätze von Mufflon und Reh | 75 |
| 4.2.5 Isotopenrecycling Kitz - Ricke - Kitz | 77 |
| 4.3 Körpergewicht und Körperreserven - adulte Tiere | 77 |
| 4.3.1 Mufflonschafe | 77 |
| 4.3.1.1 Körpergewichtsentwicklung Mufflonschafe im Jahresverlauf | 77 |
| 4.3.1.2 Änderungen des Körperfetts im Jahresverlauf | 79 |
| 4.3.1.3 Änderungen des Körperproteins im Jahresverlauf | 82 |
| 4.3.2 Ricken - Körpergewichte und Körperreserven | 84 |
| 4.4 Körpergewichtsentwicklung und Körperzusammensetzungen Jungtiere | 85 |
| 4.4.1 Mufflonlämmer | 85 |
| 4.4.2 Rehkitze | 87 |
| 4.4.3 Leerkörperzusammensetzungen und Wachstumsraten – Vergleich Mufflonlämmer – Rehkitze | 89 |
| 4.5 Milchaufnahme und Investition in die Laktation | 91 |
| 4.5.1 Mufflons | 91 |
| 4.5.1.1 Milchaufnahme und Bruttoenergieaufnahme Mufflonlämmer | 91 |
| 4.5.1.2 Investition in die Laktation Mufflonschafe | 92 |

| | |
|---|----|
| 4.5.2 Rehe | 94 |
| 4.5.2.1 Milchaufnahme und Bruttoenergieaufnahme Rehkitze | 94 |
| 4.5.2.2 Investition in die Laktation Ricken | 96 |
| 4.5.3 Milchaufnahme und Investition in die Laktation – Vergleich Mufflon und Reh | 97 |
| 4.6 Zusammenfassung der Ergebnisse | 99 |

Kapitel 5

| | |
|--|-----|
| Diskussion | 101 |
| 5.1 Methodenkritik | 101 |
| 5.1.1 Investition in die Laktation | 101 |
| 5.1.2 Körperreserven | 104 |
| 5.1.3 Verwendung des Körpergewichts als Konditionsindikator (Körperreserven) | 106 |
| 5.1.4 Speziesspezifische Äquilibrierungszeit | 107 |
| 5.1.5 Berechnungsweisen | 109 |
| 5.1.5.1 Körperreserven | 109 |
| 5.1.5.2 Milchaufnahme | 115 |
| 5.2 Versuchstiere | 115 |
| 5.3 Fazit zu Material und Methoden | 118 |
| 5.4 Interspezifische Einordnung und Vergleich der Modelltierarten Mufflon und Reh | 119 |
| Wertung der Ergebnisse | |
| 5.4.1 Investition in die Laktation | 119 |
| 5.4.1.1 Milchbildungsrate und Bruttoenergie der gebildeten Milch | 119 |
| 5.4.1.2 Bruttoenergieaufnahme und Wachstumsraten | 121 |
| 5.4.2 Körperreserven | 125 |
| 5.4.2.1 Mufflon | 125 |
| 5.4.2.2 Reh | 127 |
| 5.5 Kritische Beurteilung der Einordnung des Mufflons als <i>Capital Breeder</i> und des Rehs als <i>Income Breeder</i> | 129 |
| 5.5.1 Mufflon | 129 |
| 5.5.2 Reh | 131 |
| 5.6 Fazit: Bewertung der Vorhersagen und der Arbeitshypothese | 133 |

| | |
|--|------|
| Kapitel 6 | |
| Zusammenfassung | 137 |
| Summary | 139 |
| | |
| zitierte Literatur | 141 |
| Abbildungsverzeichnis | 153 |
| Tabellenverzeichnis | 154 |
| Fotoverzeichnis | 155 |
| | |
| Anhang | |
| | |
| Zusammenschau zur Evolutionsökologie der Wiederkäuer | I |
| Das Cosinor-Verfahren | IV |
| Danksagung | VI |
| Selbstständigkeitserklärung | VIII |

Abkürzungsverzeichnis

Abkürzungen im Text

| | |
|-----------------------------------|--|
| $^2\text{H}_2\text{O}$ | Deuteriumoxid |
| $^3\text{H}_2\text{O}$ | Tritiumoxid |
| BEA | Bruttoenergieaufnahme |
| BEP | gebildete Bruttoenergie |
| bidest. | bidestillatus, doppelt destilliert |
| CHYM | Chymusmasse |
| CHYWM | Chymuswassermasse |
| Δt_{eq} | Zeitraum für die Äquilibration des Isotops mit dem Körperwasser |
| Δt_{k} | Untersuchungszeitraum von der Entnahme der Äquilibrationsprobe bis zur Entnahme der Endprobe |
| Δt_{f} | Gesamtuntersuchungszeitraum ab Isotopapplikation bis zur Entnahme der Endprobe |
| D_2O | Deuteriumoxid |
| D_{CHYM} | Deuteriumoxid im Chymus |
| DE | „digestible energy“: verdauliche Energie |
| DLWM | „doubly labelled water method“: „Doppelt Markiertes Wasser Methode“ oder auch „Schweres Wasser Methode“ |
| DVM | Deuteriumoxidverdünnungsmethode |
| E_{Deq} | mit „E“ wie „enrichment“: Anreicherung des Deuteriums im Wasser der Äquilibrationsprobe |
| E_{Df} | Anreicherung des Deuteriums im Wasser der Endprobe |
| E_{Dng} | Anreicherung bzw. Konzentration des Deuterium im Wasser der Hintergrundprobe |
| E_{Di} | per Rückrechnung ermittelte Initialanreicherung des Isotops im Probenwasser |
| engl. | englisch |
| GE | „gross energy“: Bruttoenergie |
| GebGW | Geburtsgewicht |
| GEL | für die Milchbildung benötigte Bruttoenergieaufnahme Bruttoenergie Laktation |
| GIT | Gastrointestinaltrakt, Magen-Darm-Trakt |
| $\text{H}_2\text{O}_{\text{met}}$ | metabolisches Wasser |
| i.m. | intramuskulär, in den Muskel (verabreicht) |
| i.v. | intravenös, in die Vene (verabreicht) |
| K^+ -EDTA | Kalium – Äthylendiamintetraessigsäure |
| k_{D} | Ausscheidungsrate Deuterium |
| $\text{kgKGW}^{0,75}$ | metabolisches Körpergewicht in Kilogramm für den Körpergewicht unabhängigen Vergleich von Parametern |
| $\text{kgKGW}^{0,83}$ | metabolisches Körpergewicht in Kilogramm für den Körpergewicht unabhängigen Vergleich verschiedener Parameter bei Jungtieren |
| KGW | Körpergewicht |
| k_{L} | Teilwirkungsgrad für die Milchbildung |
| KW | Körperwasser |
| LKF | Leerkörperfett |
| LKGW | Leerkörpergewicht |
| LKP | Leerkörperprotein |
| LKGW_{ff} | fettfreies Leerkörpergewicht |
| LKWM | Leerkörperwassermasse |
| MA | Menge aufgenommener Milch |
| ME | „metabolizable energy“: metabolisierbare Energie |
| MEL | für die Milchbildung benötigte metabolisierbare Energie |
| | Metabolisierbare Energie Laktation |
| m | männlich |
| mk | Milchkoeffizient |
| mmk | Mufflonmilchkoeffizient |
| Mol_{Dinj} | Mol injiziertes Deuteriumoxid |
| molm_{D} | Molmasse des verwendeten Deuteriumoxid |
| MP | Menge gebildeter Milch Milchproduktion/-bildung |
| q | Faktor Umsetzbarkeit von Nahrungsbruttoenergie in Metabolisierbare Energie |
| rKW | zum Körpergewicht prozentuales Körperwasser |

| | |
|---------------------|---|
| rKW _{DVM} | mittels Deuteriumoxid bestimmtes zum Körpergewicht prozentuales Körperwasser |
| rLKF | zum Leerkörpergewicht prozentuales Leerkörperfett |
| rLK _{ff} P | prozentualer Proteingehalt des fettfreien Leerkörpers |
| rLKW | zum Leerkörpergewicht prozentuales Körperwasser |
| rLKW _{ff} | prozentualer Wassergehalt des fettfreien Leerkörpers |
| rLKP | zum Leerkörpergewicht prozentuales Leerkörperprotein |
| rmk | Rehmlchkoeffizient |
| RMR | „resting metabolic rate“: Ruheumsatzrate |
| RR | „Ruminoreticulum“: Netzmagen und Pansen |
| rWG | relativer (prozentualer) Wassergehalt |
| s.c. | subkutan: unter die Haut (verabreicht) |
| t ₀ | Zeitpunkt der Entnahme der Hintergrundsprobe mit anschließender Applikation des Isotops |
| t _{eq} | Zeitpunkt der Entnahme der Äquilibrierungsproben |
| t _f | Zeitpunkt der Entnahme der Endproben |
| TOH | Tritiumoxid |
| V. | Vena: Vene |
| w | weiblich |
| WA | Wasseraufnahme |
| WR | Wachstumsrate |
| WU | Wasserumsatz |

Einheiten

| | |
|--------------------|-----------------------------|
| C | Celsius |
| d | dies: Tag |
| g | Gramm |
| h | hora: Stunde |
| ha | Hektar |
| I.E. | Internationale Einheit(en) |
| kg | Kilogramm |
| kg ^{0,75} | metabolisches Körpergewicht |
| kJ | Kilojoule |
| m | Meter |
| mg | Milligramm |
| min. | Minute(n) |
| MJ | Megajoule |
| ml | Milliliter |
| ppm | parts per million |

Allgemeine Abkürzungen

| | |
|---------|--|
| Abb. | Abbildung |
| bzw. | beziehungsweise |
| ca. | circa, etwa |
| d.h. | das heißt |
| et al. | et alii, et aliae: und andere |
| inkl. | inklusive |
| max. | maximal |
| min. | minimal |
| mya | “million years ago“: Millionen Jahre her |
| Nr. | Nummer |
| resp. | respektive: beziehungsweise, oder |
| s. | siehe |
| s.o. | siehe oben |
| s.u. | siehe unten |
| unpubl. | unveröffentlicht |
| Tab. | Tabelle |
| u.a. | unter anderem, und andere |
| vs. | versus: gegenüber |
| z.B. | zum Beispiel |

Symbole

| | |
|---|-----------------------------|
| ° | Grad |
| Δ | delta, Differenz |
| % | Prozent |
| ± | Standardabweichung |
| # | Nummer |
| § | Paragraph |
| ® | eingetragenes Markenzeichen |

statistische Termini

| | |
|----------------|---|
| MW | Mittelwert |
| n | Anzahl der untersuchten Tiere |
| N | Anzahl der Messungen |
| n.s. | nicht signifikant |
| p | Wahrscheinlichkeit |
| r ² | Bestimmtheitsmaß oder Determinationskoeffizient |
| SD | Standardabweichung |

Kapitel 1

Einleitung

Energie ist die Grundlage eines jeden Lebensprozesses. Die Verfügbarkeit von Energieressourcen in Form externer Nahrung oder interner Körperreserven ist wichtige Voraussetzung für das Überleben und eine erfolgreiche Reproduktion (Stearns, 1992). Für pflanzenfressende Säugetiere stellt die saisonal begrenzte Verfügbarkeit verdaulicher Vegetation, z.B. durch harsche Winter oder Trockenzeiten, besondere Herausforderungen dar. Anpassungen¹ zum Bewältigen dieser Herausforderungen können sowohl eine Synchronisierung energetisch anspruchsvoller Lebensabschnitte wie Hochträchtigkeit und Laktation mit Zeiten ausreichender Verfügbarkeit verdaulicher Nahrung, als auch das Bevorraten von zusätzlichen Ressourcen für diese Phasen sein. Im Rahmen der Saisonalität des Nahrungsangebotes Mitteleuropas lag die Reproduktionsenergetik rezenter Wildwiederkäuer im Zentrum des Interesses.

Als Modelltiere wurden dafür das Europäische Mufflon (*Ovis orientalis musimon*, Shackleton, 1997) sowie das Europäische Reh (*Capreolus capreolus*, Linnaeus, 1758) in ihrem mitteleuropäischen Verbreitungsgebiet gewählt. Ein Vergleich dieser beiden Wildwiederkäuer ist zur Beantwortung von Fragestellungen zur Energetik der Reproduktion bei Saisonalität des Nahrungsangebotes aus den folgenden Gründen besonders interessant: Rehe und Mufflons sind ähnlich groß (ca. 22kg resp. 30kg Körpergewicht), haben aber unterschiedliche Anpassungen bezüglich ihrer Ernährungs- und Reproduktionsphysiologie entwickelt.

Das **Ziel** dieser Arbeit war es zu untersuchen, welchen Stellenwert interne und externe Ressourcen bei weiblichen Rehen und Mufflons für Reproduktionsleistungen einnehmen. Um dies einschätzen zu können, war zunächst die Ermittlung der zu Trächtigkeit und Laktation vorhandenen Körperreserven und die quantitative Bestimmung der energetischen Investition in die Laktation notwendig.

¹ *Anpassung* sensu Stearns und Hoekstra (2000): Ein Zustand, der sich entwickelte, weil er die Fortpflanzungsleistung, die zum Überleben beiträgt, verbesserte. Auch: der Prozess, der den Zustand hervorbringt.

Für beide Tierarten fehlen in der Literatur bisher konkrete, methodisch akzeptierte Messungen zu Körperreserven zu den energetisch wichtigen Zeitpunkten Trächtigkeit und Laktation. Auch Energiekosten für die Laktation wurden bisher nur indirekt bestimmt.

Die vorliegende Arbeit hatte darüber hinaus den Anspruch, physiologische Parameter zur Reproduktionsenergetik unter naturnahen Bedingungen und möglichst minimal-invasiv zu bestimmen. Daran wurde die Erwartung geknüpft, möglichst unverfälschte, ökologisch relevante Ergebnisse zu erhalten. Ein direkter und einfach bestimmbarer Parameter für die mütterliche Investition in die Laktation ist die Milchbildungsrate (Oftedal, 1981). Bei Ungulaten ist das Wachstum direkt nach der Geburt fast vollständig von der Milchbildungskapazität des Muttertieres abhängig (Robbins und Robbins, 1979). Wachstumsraten der Jungtiere können somit als Parameter für die mütterliche Reproduktionsleistung verwendet werden (Byers und Moodie, 1990; Portier, 1997). Als Maß für die interne Ressourcennutzung wurde die individuell wiederholte quantitative Bestimmung der Körperreserve Fett gewählt (Sykes, 1974).

Für die Modelltierarten wurde erstmalig eine Tracer-Verdünnungsmethode mit dem stabilen Wasserisotop Deuteriumoxid eingesetzt. Die Deuteriumoxid-Verdünnungsmethode (DVM) ermöglicht wiederholte Messungen der Körperzusammensetzung *in vivo* und die minimalinvasive Quantifizierung der Milchaufnahme und damit auch der Milchbildung. In Konsequenz kann die energetische Investition in die Laktation berechnet werden.

2.1. Ernährungstypen

Will man bei Wiederkäuern über Anpassungsstrategien an die Saisonalität des Nahrungsangebotes schreiben, ist die Kenntnis ihrer spezifischen Ernährungsphysiologie sinnvoll. Die Zugehörigkeit zum einen oder anderen Ernährungstyp (Abb.2.1.) ist entscheidend für die unterschiedliche Fähigkeit zur Verwertung pflanzlicher Nahrung. So werden z.B. cellulosereiche Gräser erst durch eine spezielle Pansenflora nutzbar (Van Soest, 1994). Kräuter und Blätter wiederum, die oft reich an leichtlöslichen Inhaltsstoffen sind, können die Verdaulichkeit herabsetzende sekundäre Pflanzeninhaltsstoffe (wie z.B. Tannine) enthalten, welche bei manchen Wiederkäuern durch spezielle tanninbindende Speichelproteine neutralisiert werden (Mehansho et al., 1987; Gehrke, 2001; Clauss et al., 2003a).

Detaillierte morphologische Forschungen zum Verdauungstrakt zahlreicher Wiederkäuerarten haben Hofmann und Stewart (1972) dazu veranlasst, Wiederkäuer in drei grundlegende Ernährungstypen einzuteilen. Dabei handelt es sich 1. um die Konzentratselektierer, 2. die Rauhfutterfresser und 3. um die Intermediärtypen (Mischäser). Bodmer (1990) unterteilt dabei die Konzentratselektierer noch weiter in *Browser* und *Frugivore*. Viele Autoren ersetzen wiederum allgemein den Begriff Konzentratselektierer mit *Browser* (engl.= Äser). Andere lehnen den für die praktische Fütterung von Zoo- und Wildtieren irreführenden Begriff des Konzentratselektierers prinzipiell ab. Rauhfutterfresser bezeichnet man im Englischen als *Grazer*, Mischäser als *Intermediate Feeders*. Hofmanns (1989) morphologische Einteilung wurde immer wieder kontrovers diskutiert (u.a. von Gordon und Illius, 1994) und findet mittlerweile durch verschiedene ernährungsphysiologische Forschungsergebnisse insbesondere von Clauss et al. (u.a. 2001b, 2003b, 2008a) Unterstützung. Dies geschieht durch die kritische Betrachtung von Hofmanns Aussagen sowohl anhand von Erkenntnissen zur allgemeinen Ökologie der Tierarten, als auch durch die weiterreichende Klärung von Detailfragen sowie unter Einbeziehung phylogenetischer Datenanalysen (z.B. Clauss et al., 2008a; 2009).

Im folgenden Abschnitt werden einige wesentliche Charakteristika der Ernährungstypen beschrieben:

Browser ernähren sich von stärke- und vermutlich auch eiweißreichen, leicht verdaulichen Dikotyledonen, von Früchten und Busch- und Baumblättern (Hofmann, 1976; Papageorgiou et al., 1981; Owen-Smith, 1996; Clauss et al., 2008a). Gräser nehmen einen relativ geringen Anteil (5-20%) in der Nahrung ein (Van Wieren, 1996; Cornelis et al., 1999). *Browser* haben einen im Vergleich zu *Grazern* wenig differenzierten Vormagen geringerer Größe (Hofmann, 1976; van Soest, 1994) und die Nahrungsaufnahme erfolgt relativ häufig (Hofmann, 1989; Hummel et al., 2006). Die Nahrung wird vergleichsweise kurz im Vormagen zurückgehalten (Owen-Smith, 1982; Prins und Kreulen, 1991). Zusammen mit einer relativ zum Körpergewicht geringen Kaumuskelmasse (Clauss et al., 2008c), einer weniger geeigneten Zahnmorphologie für das Zermahlen von Futter in kleinste, für Pansenmikroben gut geeignete Partikel (Hofmann, 1989) und einer gering ausgeprägten selektiven Retention verschieden großer Nahrungspartikel (Hofmann, 1989; Lechner-Doll et al., 1995; Clauss et al., 2001) ist die Verdaulichkeit von Zellulose im Vergleich zu *Grazern* eingeschränkt. Dafür gelangt beim *Browser* Reh ein großer Teil der Nährstoffe aufgrund der vorhandenen *rumen bypass* und *ruminal escape* Mechanismen (Hofmann, 1989) unverändert in Labmagen und Dünndarm, was für das Tier einen ATP-Gewinn von mehr als 60% ausmachen kann (Rowell-Schäfer, 1999). *Browser* haben relativ zu *Grazern* große Speicheldrüsen (Hofmann, 1989; Markgraf, 2000; Hofmann et al., 2008). Beim *Browser* gibt es darüber hinaus aufgrund ihrer Speichelmenge und -zusammensetzung ein hohes Entgiftungs- und Tanninbindungspotential für Nahrung mit hohen Anteilen pflanzlicher Sekundärmetaboliten (Gehrke, 2001).

Grazer ernähren sich vorwiegend von monokotyledonen Pflanzen (Gräsern). Zahlreiche morphologische und physiologische Merkmale begünstigen eine im Vergleich zum *Browser* hohe Verwertbarkeit zellulosereicher Nahrung: Am bedeutendsten hierfür sind eine verzögerte Nahrungspassage und die ausgeprägte selektive Retention von Nahrungspartikeln im Vormagen (Lechner-Doll et al., 1991).

Weiterhin sind ein großes Pansenvolumen mit einer differenzierten Struktur (Hofmann und Schnorr, 1982), eine generell höhere cellulolytische Aktivität im Vormagen von *Grazern* als von *Browsersn* (Prins et al. 1984; Tyler, 1987; Behrend et al., 2004), ausgedehnte Wiederkauperioden (Hofmann, 1989) und ein hohes relatives Kaumuskelgewicht (Clauss et al., 2008c) zur effektiven Zerkleinerung faserreicher Nahrung zu nennen.

Intermediärtypen stehen bezüglich Nahrungswahl und Morphologie zwischen *Browsersn* und *Grazern* (Hofmann, 1989). Sie nehmen pflanzliche Mischnahrung auf, wobei sie dikotyledone Nahrungspflanzen bevorzugen (Hofmann, 1989; Rutagwenda, 1989). Im Vergleich zu *Browsersn* und *Grazern* besitzen Mischäser aufgrund der größeren Flexibilität eine besonders gute Fähigkeit, sich an ein saisonal variierendes Nahrungsangebot anzupassen (Hofmann, 1976; Silanikove, 2000), wobei es innerhalb einzelner Spezies diesbezüglich habitatabhängige Variationen gibt (Silanikove, 1993; Heroldova et al., 2007).

Die Entwicklung der verschiedenen Ernährungstypen können als Anpassungen an ein sich während der Erdgeschichte veränderndes Nahrungsangebot gesehen werden (Codron et al., 2008; Owen-Smith, 1999, Vrba, 1995; Köhler, 1993). Dabei scheinen sich aus den Mischäsern die sekundär angepassten *Browser* und *Grazer* entwickelt zu haben (Codron et al., 2008). Eine wesentliche Grundlage der Wiederkäuerdiversifizierung ist die geographische und phylogenetische Ausbreitung der Gräser (van Soest, 1994). Für den interessierten Leser befindet sich im Anhang eine kurze Zusammenschau zur Evolutionsökologie rezenter Wiederkäuer.

2.2. Das *Capital Breeder-Income Breeder* - Konzept

Das Konzept von *Capital Breeder* und *Income Breeder* beschreibt unterschiedliche Formen des Ressourceneinsatzes für die Fortpflanzung (Drent und Daan, 1980; Stearns, 1992; Jönsson, 1997). Im folgenden Abschnitt soll das sich am Vokabular der Wirtschaftswissenschaften (Drent et Daan, 1980) orientierende Konzept eingeführt werden.

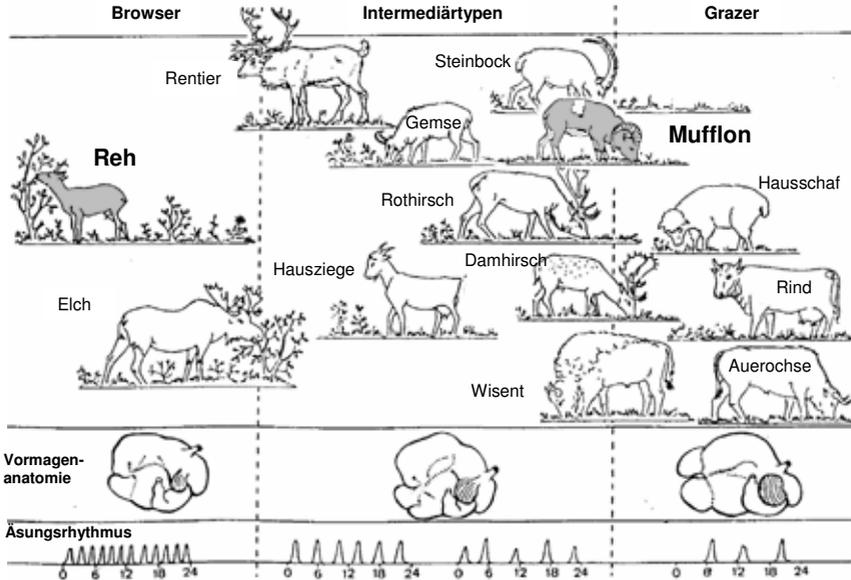


Abb. 2.1.: Wiederkäuertypen Europas inkl. Morphologie des Ruminoretikulums und Äsungszyklus (modifiziert nach Hofmann, 1989; s.Abschnitt 2.3.1.).

Ein **Capital Breeder** ist ein Organismus, der für die Reproduktion auf Energie aus zuvor angelegten Körperreserven zurückgreift. Ein wesentlicher Vorteil ist die relative Unabhängigkeit der energieaufwändigen Reproduktionsphasen vom aktuellen Nahrungsangebot und Vegetationsbeginn. Wesentliche Nachteile bestehen in Energiekosten für Reservenansatz und -abbau, Reservenunterhalt, erhöhter Bewegungsenergie aufgrund eines höheren Körpergewichts und die Begrenzung der Reproduktionsleistung durch eine physiologische Obergrenze der Speicherkapazität von Körperreserven (Stearns, 1992).

Als **Income Breeder** werden dagegen Organismen bezeichnet, welche die Kosten der Reproduktion direkt aus dem unmittelbaren Nahrungserwerb decken (Stearns, 1992). Der wesentliche Vorteil für einen *Income Breeder* liegt in der Nutzung der

Nahrungsenergie mit nur geringen Kosten für Körperreservenansatz und -abbau² oder für Reservenunterhalt. Nahrungssuchende Tiere sind allerdings in ihrer Aufmerksamkeit beeinträchtigt und dadurch einem erhöhten Predationsrisiko ausgesetzt (Kappeler, 2006). Ein weiterer wesentlicher Nachteil dieser Form der Ressourcennutzung für die Reproduktion ist die Abhängigkeit vom rechtzeitigen Einsetzen der Vegetationsperiode in Verbreitungsgebieten mit ausgeprägter Saisonalität (Jönsson, 1997; Andersen et al., 2000).

Nur ganz wenige Tiere sind im Extrem ausschließlich *Capital Breeder* (z.B. die Kegelrobbe, *Halichoerus grypus* während der Laktation, Oftedal, 2000) oder *Income Breeder* (z.B. Columbia-Ziesel, *Spermophilus columbianus*, Broussard et al., 2005). Das *Capital Breeder -Income Breeder -Konzept* versucht nicht einzelne Tierarten in die eine oder andere Kategorie zu typisieren, sondern stellt vielmehr ein Kontinuum zwischen beiden Extremen dar (Andersen et al., 2000). Drent und Daan (1980) forderten außerdem die Betrachtung der Investition in die Fortpflanzung auf individueller Basis und stellten die adaptive Bedeutung phänotypischer Variation heraus. Die Reproduktionsleistung beruhe demnach auf der individuellen Kondition und wird durch das lokale Nahrungsangebot unmittelbar kontrolliert. Broussard et al. (2005) zeigen in ihrer Studie die Effekte individueller Fettreserven (Kapital) auf den Reproduktionserfolg des *Income Breeders Spermophilus columbianus*.

2.3. Ernährung und Reproduktion der Modelltierarten

Beide Modelltierarten leben vorzugsweise in waldigen Habitaten, wo sich ihre Stammformen ursprünglich entwickelt haben (Piegert und Uloth, 2000; Andersen et al., 1998). Rezente Rehe und Mufflons unterscheiden sich trotz ähnlicher Körpergröße in ihren Merkmalen bezüglich des Ernährungstyps und der Form des Ressourceneinsatzes für die Reproduktion. Ein wesentlicher Unterschied in der Reproduktionsbiologie ist ein Setzzeitpunkt innerhalb (Rehe) respektive außerhalb (Mufflons) des Vegetationsoptimums. Das Vegetationsoptimum wird definiert durch die quantitativ und qualitativ bestmögliche Verfügbarkeit von Nahrungsressourcen.

² wie für das Glykogen in der Leber beispielsweise

2.3.1. Mufflons

Die ausgestorbene Stammform des Europäischen Mufflons lebte vermutlich in stärker bewaldeten, küstennahen Gebieten des Vorderen Orients und wird auch als „Waldschaf“ bezeichnet. Mit den Menschen gelangte es, vermutlich als Haustier (Masetti, 1997), entlang der Mittelmeerküste nach Korsika und Sardinien und schließlich in andere Gebiete Europas und der Welt (zusammenfassend aus Piegert und Uloth, 2000). Es bevorzugt gehölzreiche, bergige Lebensräume (Piegert und Uloth, 2000).

Bezüglich der Ernährungsweise hat Hofmann (1989) anhand morphologischer Merkmale das Europäische Wildschaf zunächst den *Grazern* mit Tendenz zu den *Intermediate Feedern* zugeordnet. Diese Einordnung wurde in jüngerer Vergangenheit korrigiert. Heroldova et al. (2007) fanden, dass der Grassanteil in der Herbst- und Winternahrung zweier Mufflonpopulationen weniger als 20% ausmachte. Dafür nahm die für *Browser* typische Nahrung Blätter bis zu ungefähr 35% aller Nahrungspflanzen ein. Clauss et al. (2008b) wiesen des weiteren darauf hin, dass es zwischen Reh und Mufflon keinen signifikanten Unterschied in der Schichtung des Vormageninhalts gibt, welche bei den *Grazern* Schaf oder Rind hingegen sehr deutlich ist. Laut Clauss und Lechner-Doll (2001b) und Clauss et al. (2003b) war diese fehlende Schichtung zentrales Merkmal für eine neue Hypothese, um die unterschiedliche Vormagenphysiologie von *Grazern* und *Browsern* zu erklären. Des weiteren hat Mufflonspeichel eine dem *Browser* Reh und *Intermediärtyp* Damhirsch (*Dama dama*) vergleichbare Kapazität, das kondensierte Tannin *Quebracho* zu binden und so Pflanzen, die kondensierte Tannine enthalten, zu detoxifizieren und als Nahrungspflanze zu nutzen (Gehrke, 2001).

Das Mufflon besitzt dennoch einen deutlich differenzierteren Vormagen als das Reh (Hofmann, 1978). Die selektive Retention von Pflanzen mit geringer Verdaulichkeit und längere Verweilzeiten von Futterpartikeln im Ruminoreticulum während des Winters sowie eine hohe Cellulaseaktivität während des gesamten Jahres bedingen, dass für

Mufflons im Winter trockene, cellulosehaltige Gräser für die Energiegewinnung verwertbar werden (Lechner-Doll et al., 1995; Behrend et al., 2004). Mufflons haben aufgrund ihres großen Nahrungsspektrums (Homolka, 1991; Heroldova et al., 2007) die Möglichkeit, unterschiedliche Nahrungsquellen außerhalb der Hauptvegetationsperiode zu nutzen. Aufgrund der obengenannten Forschungsergebnisse wird das Mufflon hier als *Intermediate Feeder* mit Tendenz zum *Grazer* betrachtet (s. *Abb. 2.1.*).

Europäische Mufflons gebären meist zu Beginn ihres zweiten Lebensjahres. Bei Erreichen eines Körpergewichtsschwellenwertes von $23,8 \pm 0,6$ kg setzt die Pubertät bereits im Alter von 8 Monaten ein (Santiago-Moreno et al., 2001). Nach der Brunft Anfang November lammen sie Ende März/Anfang April des darauffolgenden Jahres noch vor dem Eintreten der Vegetationsperiode (Piegert und Uloth, 2000). Oft liegt dann in ihrem mitteleuropäischen Verbreitungsgebiet noch eine geschlossene Schneedecke vor. Die Lämmer folgen ihrer Mutter im Einzelfall schon wenige Minuten nach der Geburt (Piegert und Uloth, 2000), sie sind *Follower* (Nachfolgetypen), was als Anpassung an den vorhandenen Predatordruck (Bon et al., 1995) verstanden wird. Somit wird im Gegensatz zum *Hider* Reh mehr Energie für Bewegung unmittelbar nach der Geburt benötigt (Andersen et al., 1998; Andersen und Linnell, 1997).

Das Mufflon als Vertreter der Ovisarten ist vermutlich eher den *Capital Breedern* zuzuordnen (Sykes, 1974; Garél et al., 2005). Aufgrund des frühen Lammzeitpunkts und damit dem Einsetzen der Laktation etwa einen Monat vor Beginn der Hauptvegetationsperiode wird eine zur externen Nahrung zusätzlich notwendige Nutzung von internen Körperreserven erwartet. Die Körperreserve Protein dürfte bei den Mufflons ebenfalls eine wichtige Rolle spielen, da zum Zeitpunkt der Geburt nur wenig proteinreiche Nahrungsquellen vorhanden sind, Proteinverfügbarkeit für die Laktation aber eine wichtige Voraussetzung ist (Prentice und Prentice, 1988; Jeroch et al., 1999). Das gilt in der Regel insbesondere für schnellwachsende Tierarten (Oftedal, 2000). Zusammenfassend tendiert das Mufflon in Richtung der *Capital-Breeder*.

Die Investition in die Laktation beim Mufflon wurde vor allem anhand von Verhaltensparametern beschrieben (Girard et al., 1996; Réale und Boussès, 1995) und Unterschiede im Säugeverhalten der Mutter werden durch Unterschiede in der Nahrungsressourcenverfügbarkeit erklärt. So wurde u.a. ein früheres Absetzen und eine relativ frühe Zufuttermilchaufnahme (schon ab der zweiten Lebenswoche) bei ungünstigen Witterungsbedingungen und Nahrungsressourcenknappheit beschrieben. Messungen zu Energieumsätzen während der Laktation oder Milchaufnahmeraten außerhalb von Handaufzuchten fehlen bislang für das Mufflon. Behrend (1999) gab zwei bis drei Wochen alten handaufgezogenen Mufflonlämmern Mengen von 900-1400ml pro Tag Ersatzmilch (Schafmilchaustauscher), das entsprach 2,02-3,15MJ Bruttoenergie täglich. Beim Hausschaf wurde von Oftedal (1981) pro zwei Wochen altem Hausschafamm eine tägliche Milchaufnahme von 900-1500g oder von $265\text{g}/\text{kg}^{0,75}\cdot\text{d}^{-1}$ mit Hilfe der Deuteriumoxidverdünnungsmethode ermittelt. Die Bruttoenergieaufnahme belief sich auf 5,61MJ/d resp. $1,23\text{MJ}/\text{kg}^{0,75}\cdot\text{d}^{-1}$.

2.3.2. Rehe

Das Modelltier Reh gehört zur Familie der Hirschartigen (*Cervidae*) (Andersen et al., 1998; Wemmer, 1998; Pitra, 2004). Es kann sich leicht an wechselnde Umweltgegebenheiten anpassen (Duncan et al, 1998) und ist europaweit verbreitet.

Rehe gehören zu den Wiederkäuerspezies mit gering differenziertem Vormagensystem. Ernährungstypologisch werden Rehe als *Browser* eingeordnet (Hofmann, 1989). Sie selektieren Pflanzenteile mit einem hohen Anteil an leichtlöslichen Zellinhaltsstoffen, sind gleichzeitig aber wenig effizient in der Verwertung faserreicher Winternahrung (Tixier et al., 1997). Gräser machen einen geringen Anteil (ca. 5%) im Nahrungsspektrum aus (Cornelis et al. 1999). Zellulose wird vom Reh schlechter verdaut als vom Schaf (Deutsch, 1995). Tixier und Duncan (1996) betonen die Flexibilität von Rehen bei ihrer Nahrungswahl und die Möglichkeit der Wahl sehr unterschiedlicher Hauptnahrungsquellen je nach Habitat. Rehe können während der Vegetationsperiode im Vergleich zu *Grazern* große Mengen hochwertiger

Pflanzenteile aufnehmen (Duncan et al., 1998). Aufgrund ihrer im Vergleich zum Körpergewicht großen Speicheldrüsen (Hofmann, 1989; Clauss et al., 2009), welche große Mengen tanninbindenden Speichels enthalten (Gehrke, 2001), kann die Verdauungseffizienz für tanninhaltige Dikotyledonen erhöht werden. Zudem werden durch das hohe Entgiftungspotential des Rehspeichels sonst ungenießbare Pflanzenarten verwertbar (Mehansho, 1987). Wie bereits erwähnt, gelangt beim *Browser* Reh ein Teil der pflanzlichen Nährstoffe aufgrund der vorhandenen *rumen bypass* und *ruminal escape* Mechanismen (Hofmann, 1989) von Pansenmikroben unverändert in Labmagen und Dünndarm (Rowell-Schäfer, 1999). Dafür spricht u.a. ein erhöhter Anteil mehrfach ungesättigter Fettsäuren im Depotfett von Rehen (als Hinweis auf unvollständige Hydrierung im Vormagen) als in dem des *Grazers* Schaf. Als Hinweis auf eine im Vergleich zu *Grazern* erhöhte Präsenz von Kohlenhydraten im Duodenum des Rehs, könnten folgende Forschungsergebnisse gewertet werden: Im Vergleich mit Schafen und Ziegen wurden im Duodenum des Rehs tendenziell höhere Maltaseaktivitäten gemessen. Auch wird der intestinale Natrium-abhängige Glukose Cotransporter (SGLT1) beim Reh in vergleichbarer Menge wie bei Tieren einhöhliger Mägen (Kaninchen, Milchlämmer) exprimiert. Glucose ist Hauptsubstrat für die Bildung von Laktose in der Milch und wichtiger Energielieferant für die Bildung von Milchfett (Abel et al., 1995). Beim Reh ist damit eine hohe Effizienz bei der Umwandlung aufgenommener Nahrungsenergie zu metabolisierbarer Energie für die Milchbildung wahrscheinlich.

Rehe sind monöstrisch und besitzen zudem das unter Paarhufern einzigartige Phänomen der Diapause (Ziegler, 1843; Bischoff, 1854; Short und Hay, 1966). Diese verzögerte Implantation ermöglicht es dem Reh, Brunft, späte Trächtigkeit und Laktation zeitlich zu entkoppeln und mit Zeiten reichhaltigen (Duncan et al., 1998; Loudon, 1987) und für das Reh gut verdaulichen Nahrungsangebotes (Drożdż und Osiecki, 1973; Hofmann, 1989; Rowell-Schäfer, 1999) zu synchronisieren (Sempéré et al., 1991; Liberg et al., 1998). Zwillings- oder Drillingsgeburten sind die Regel (Andersen und Linnell, 1997; Mauget et al., 1997b). Das tatsächliche Eintreten der Vegetationsperiode ist kritisch für das Überleben der Jungtiere.

Ein reduziertes Angebot verfügbarer Nahrung aufgrund von Trockenheit während Frühjahr und Sommer oder einer zu lange anhaltenden Schneedecke sind für hohe Mortalitätsraten von über 50% verantwortlich (Andersen und Linnell, 1997; Gaillard et al., 1997b). Wie das Mufflon muss auch das Reh einen Schwellenwert bezüglich des Körpergewichts erreicht haben, bevor es trächtig werden kann (Andersen et al., 1998). Dieser Schwellenwert liegt bei 18kg bzw. 16,2kg (Gaillard et al., 1992 bzw. Mauget et al., 2003). Die erste Reproduktion findet oft vor dem Erreichen der vollen Körpergröße statt (Mauget et al., 2003). Die Untersuchungen von Mauget et al. (2003) legen weiterhin nahe, dass es primiparen Ricken möglich ist, in ihrem zweiten Lebensjahr trotz Trächtigkeit kompensatorisch zu wachsen.

Im Vergleich mit anderen nördlichen Cerviden wie z.B. Elch oder Rentier hat das Reh aufgrund seiner kleinen Körpergröße (Holand, 1992) geringe Kapazitäten, Körperreserven für Zeiten außerhalb des Nahrungsoptimums anzulegen. Für eine Population in Norwegen errechnete Holand (1990, 1992) maximale Fettreservenanteile von 9,2% bei Ricken und 10,3% bei Böcken. Daraus berechnete er, dass während einer dreimonatigen Periode mit negativer Energiebilanz diese Fett- und Körperreserven hypothetisch maximal 20% des Gesamtenergieumsatzes decken können. Die Fettreserven eines Tieres in guter Kondition würden demnach nur für etwa zwei strenge Winterwochen ohne Nahrung reichen. Hewison et al. (1996) fanden bei Untersuchungen einer Population unter moderaten Klimabedingungen in Westfrankreich nach dem Winter keine Erniedrigung von Körpermasse, retrorenalem Fett oder Knochenmarksfettanteilen. Die über Fettindizes bestimmte Körperkondition verschlechterte sich jedoch während der Frühling/Sommer-Periode. Diese im Jahresvergleich geringere Körpermasse weiblicher Rehe von April-August wurde von Hewison et al. (1996) mit der Reproduktionsphase verbunden (späte Trächtigkeit und Laktation). Rehe wurden von Andersen et al. (2000) an das *Income Breeder* Ende des *Income Breeder-Capital Breeder-Kontinuums* gestellt. Sie können als *Income Breeder* die Kosten für die Laktation aus dem qualitativ hochwertigen und reichhaltig verfügbaren Nahrungsangebot zum Geburtszeitpunkt decken (Linnell und Andersen, 1998 und Andersen et al., 2000).

Im Gegensatz zum *Follower* Mufflonlamm ist das Rehkitz ein *Hider*, welches sich in den ersten beiden Lebenswochen zwischen den Fütterungen ablegt (Stubbe, 1997). Kitze sind in diesem Alter nur etwa 10% der Zeit aktiv und liegen bis zum Alter von einem Monat 80% der Zeit bewegungslos (Linnell, 1994).

Der Ruheumsatz³ (in der Energiestufe metabolisierbare Energie = ME) adulter Rehe wurde von Mauget et al. (1997) in Respirationsskammern untersucht und betrug 0,18 - 0,26MJ ME/d*kg⁻¹. Das bedeutet für eine 22kg schwere Ricke zwischen 4,0 und 5,7MJ ME täglich in Ruhe benötigter Energie. Laktierende Ricken hatten einen Ruheumsatz von bis zu 8MJ ME/d. Diese Ergebnisse wurden unter einem *ad libitum* Fütterungsregime ermittelt. Während der Laktation ermittelte Weiner (1975) einen Bruttoenergiebedarf von ca. 22MJ/d.

Auch bei Rehkitzen wurden Ruheumsatzraten von Mauget et al. (1999) untersucht. Der Ruheumsatz von Kitzen wurde jeden 2.Tag bis zum 45. Lebenstag gemessen. Er beträgt laut dieser Studie bei einem zwei Wochen altem Kitz 1,43MJ ME/d. Mauget et al. (1997b) postulierten anhand der gemessenen Ruheumsatzraten weiblicher Rehe eine mit anderen wilden Herbivoren vergleichbare Energieinvestition für die Laktation. Demgegenüber erwarten Andersen et al. (2000) bei Ricken ein für Wiederkäuer sehr hohes Niveau mütterlicher Investition für die postpartale Periode. Dies wurde aufgrund sehr hoher Wachstumsraten von 155g/d festgestellt. Geschätzte Energiekosten für die Laktation waren für Zwillinge 1,6-mal höher als für die Aufzucht von Einlingen. Diesen Faktor zwischen den Energiekosten für Einlinge und Zwillinge berechnete auch Oftedal (1984) in seinen vergleichenden Studien zur Milchaufnahme anhand der Deuteriumoxidverdünnungsmethode.

³ Im Gegensatz zum Grundumsatz, der sich auf den Energiebedarf eines Tieres bezieht, das stressfrei in thermoneutraler Umgebung wach liegt und nüchtern ist, kann beim Ruheumsatz das Tier kurz vor der Energieumsatzmessung Nahrung aufgenommen haben (McNeill Alexander, 1999).

2.4. Zusammenfassung der Literaturübersicht

Anhand der Literatur werden die für die Bearbeitung der Fragestellung zur Reproduktionsenergetik weiblicher Wildwiederkäuer wesentlichen Eigenschaften von Mufflon und Reh stichpunktartig wie folgt zusammengefasst: Rehe und Mufflons sind ähnlich große Wildwiederkäuer (ca. 22kg resp. ca. 25-35kg), die in ähnlichen Habitaten leben sich aber in den folgenden Eigenschaften unterscheiden:

Mufflons

- gebären vor Einsetzen der Vegetationsperiode (Ende März/Anfang April) meist nur ein Lamm, eine zweite Geburt innerhalb desselben Jahres ist möglich
- sind *Capital Breeder*
- besitzen die Möglichkeit hohe Fettreserven anzulegen
- sind *Intermediate Feeders* mit Tendenz zum *Grazer*
- können cellulosereiche Winternahrung gut verwerten
- sind *Follower*

Rehe

- gebären nach Synchronisation des Setzzeitpunktes mit dem Vegetationsbeginn meist Zwillinge (1-4Kitze) einmal jährlich
- sind *Income Breeder*
- legen nur geringe Fettreserven an
- sind *Browser*
- Zellulose wird im Vergleich zum Mufflon schlechter verwertet
- die Mechanismen *ruminal escape* und *ruminal bypass* bedingen eine teilweise Umgehung von Fermentationsverlusten der Nährstoffe im Vormagen
- sind *Hider*

2.5. Arbeitshypothese

Ein Setzeitpunkt entweder innerhalb oder außerhalb des Vegetationsoptimums ist entscheidend für unterschiedliche Strategien⁴ zur Bewältigung der energetischen Herausforderung von Spätträchtigkeit und Laktation bei Wildwiederkäuern.

Dabei erfordert ein **Setzeitpunkt außerhalb des Vegetationsoptimums** eine *Capital Breeder* Strategie und einen Ernährungstyp, der idealerweise der eines *Intermediate Feeders* oder eines *Grazers* ist.

Ein **Setzeitpunkt innerhalb des Vegetationsoptimums** erlaubt einem *Browser* eine *Income Breeder* Strategie und somit die Möglichkeit einer maximalen Investition in die Aufzucht des Nachwuchses.

2.6. Vorhersagen

Es ergeben sich folgende **Vorhersagen für die Reproduktionsenergetik von Mufflon und Reh:**

Körperreserven

- Mufflons verfügen über im Vergleich zum Reh hohe Anteile an Körperreserven (insbesondere Körperfett).
- Mufflons weisen einen saisonalen Zyklus ihrer Körperreserven auf: Für die Deckung des Winterenergieumsatzes von Mufflons bleibt der Körperfettgehalt relativ konstant. Für die Deckung des Leistungsumsatzes während Trächtigkeit und Laktation beanspruchen Mufflons Körperreserven, der Körperfettgehalt nimmt ab.

⁴ Verwendung des Begriffs *Strategie*: Bei einer Strategie handelt es sich um einen genetisch basierten, koordinierten Anpassungsmechanismus, der das betreffende Individuum in Bezug auf eine bestimmte Problemlösung festlegt (Gross, 1996 zitiert nach Kappeler, 2006).

- Das Reh verfügt demgegenüber insgesamt über geringe Mengen Körperreserven.

Zur Zeit der späten Trächtigkeit werden diese als interne Ressource genutzt und teilweise abgebaut. Während der Laktation werden keine Körperreserven verwendet.

Investition in die Laktation

- Ricken bilden für einen Zwillingswurf mehr Milchenergie als Mufflonmütter mit einem Lamm.
- Ricken von Einlingen bilden ebenso viel Milchenergie wie Mufflonmütter mit einem Lamm.

Wachstumsraten

- Im Falle von Einzelkitzen ist mit höheren Wachstumsraten als für einzelne Mufflonlämmer zu rechnen.
- In Zwillingswürfen wachsen die einzelnen Geschwisterkitze langsamer als Einzelkitze und ähnlich schnell wie einzelne Mufflonlämmer.

Die Fragestellungen nach Körperreserven und Investition in die Laktation sollten unter vergleichsweise geringer Beeinflussung natürlicher Lebensvorgänge und individuell wiederholbar zu untersuchen sein.

In Versuchsställen sind viele Einflussgrößen auf die Physiologie kontrollierbar. Somit können Experimente unter nahezu identischen Versuchsbedingungen wiederholt werden. Im Freiland können wichtige Einflüsse wie Predatordruck, natürliche Partnerwahl sowie Migration und Abwanderung wirken, die für die Betrachtung des individuellen Fortpflanzungserfolgs von Bedeutung sind (Kappeler, 2006). Es wurde sich jedoch aus folgenden Gründen für einen Kompromiss, nämlich der Untersuchung der Modelltierarten in Gehegen, entschieden: Rehe sind aufgrund ihrer Nervosität nur eingeschränkt in Ställen haltbar. Versuchstiere in Gehegen können demgegenüber in größerem Maße arttypische und stressmindernde Verhaltensweisen ausüben. Forschung an Gehegetieren unter semi-natürlichen Bedingungen sind mit Blick auf die Übertragbarkeit der Ergebnisse ins Freiland von großem Wert (Oftedal, 1981; Haggarty, 1998). Des Weiteren ist im Vergleich von Gehegehaltung- und Freilandstudie die im Gehege potentiell größere Stichprobenzahl und der jederzeitige Zugriff auf die Versuchstiere von Vorteil. Zudem können potentielle Freilandmethoden für die entsprechenden Tierarten validiert und etabliert werden.

Für die Methodenwahl war ebenfalls die Möglichkeit des Verfolgens individueller physiologischer Parameter entscheidend. Methoden, welche nur unter Tierverlust Ergebnisse liefern, wurden daher abgelehnt.

3.1. Die D₂O-Verdünnungsmethode (DVM)

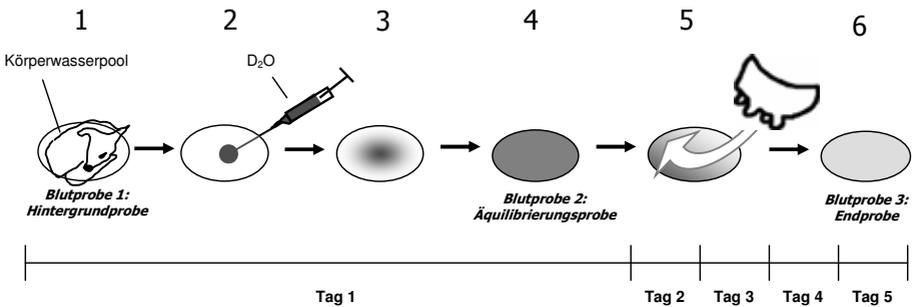
3.1.1. Begründung der Methodenwahl

Für diese Arbeit wurde mit der Deuteriumoxid (D₂O)-Verdünnungsmethode (DVM) eine Tracer-Methode gewählt. Die DVM eignet sich sowohl zur quantitativen Ermittlung der Milchbildung als auch der Körperzusammensetzung *in vivo* bei vergleichsweise minimaler Beeinflussung natürlicher Lebensvorgänge (Ofstedal, 1981; Searle, 1970). So können bei Untersuchungen zur Milchaufnahme Mutter und Jungtier zusammenbleiben. Zudem erlaubt die DVM die wiederholte Untersuchung von Individuen. Die saisonale Verfolgung der Körperreserven einzelner Tiere wird ermöglicht, was bei der Forschung mit wertvollen Wildtieren auch im Hinblick auf die häufig nur geringe Individuenzahl bedeutsam ist. Auch aus ethischen Gründen ist die Methode der sonst für Körperzusammensetzungsuntersuchungen häufig angewendeten chemischen Ganzkörperanalyse, welche das Töten des Tieres voraussetzt, vorzuziehen. Außerdem ist die DVM prinzipiell freilandtauglich.

In dieser Arbeit wurden aus Gründen der Anwendungssicherheit für Mensch, Tier und Umwelt stabile, d.h. nicht radioaktive Wasserisotope (z.B. ²H₂O statt ³H₂O) verwendet. Nachteile in der Messgenauigkeit von stabilen gegenüber radioaktiven Isotopen wie sie noch Dove und Freer (1979) erwähnten, sind durch die Exaktheit heutiger Messinstrumente vernachlässigbar (z.B. Infrarotspektrophotometer: Stansell and Mojica, 1968; Tissier et al., 1978; Lukaski und Johnson, 1985; Karasov et al., 1988). Für die Messung der D₂O-Konzentrationen kam ein Infrarotspektrophotometer zum Einsatz. Sowohl ²H₂O als auch ³H₂O werden von verschiedenen Autoren als „schweres Wasser“ bezeichnet. Zum Gebrauch der Wortwahl hier: es wird für das verwendete ²H₂O die Bezeichnung „Deuteriumoxid“ mit der Abkürzung „D₂O“ benutzt.

3.1.2. Das Prinzip der DVM

Mittels Markierung des Körperwassers durch das Isotop D_2O kann der Körperwasserpool eines Tieres ermittelt werden. Dieser dient als Basis für die Berechnung der **Körperreserven** (Abb. 3.1. Vorgänge 1-4) und zusammen mit der Ausscheidungskinetik des Markers (Abb. 3.1. Vorgänge 5-6) auch für die der **Milchaufnahme**.



- Vorgang 1:** Entnahme einer Blutprobe zur Bestimmung der D_2O – Hintergrundkonzentration (Hintergrundprobe)
- Vorgang 2:** Markierung des Körperwassers durch Applikation einer bekannten Dosis D_2O
- Vorgang 3:** Verteilung des Markers im Körperwasserpool während der Äquibrierungszeit
- Vorgang 4:** Entnahme einer weiteren Blutprobe (Äquibrierungsprobe) nach Erreichen des D_2O - Verteilungsgleichgewichts
 → **Berechnung des Körperwassers und der Körperreserven** anhand des D_2O -Verteilungsraumes
- Vorgang 5:** Weitere Verdünnung des D_2O durch Milchwasser und metabolisches Wasser aus den Milchnährstoffen während 4 Tagen
- Vorgang 6:** Entnahme einer weiteren Blutprobe (Endprobe) 4 Tage nach Markerapplikation
 → **Berechnung des Wasserumsatzes und der Milchaufnahme** anhand der D_2O – Ausscheidungskinetik

Abb. 3.1.: Schema und Vorgänge zum Prinzip der Deuteriumoxidverdünnungsmethode für die Ermittlung von Körperreserven und der Milchaufnahme

3.1.3. Ermittlung der Milchaufnahme

Die Eignung der DVM als Methode zur Bestimmung der Milchaufnahme wurde u.a. von MacFarlane et al. (1969), McEwan und Whitehead (1971), Dove und Freer (1979), Doreau et al. (1980), Oftedal (1981), Coward et al. (1982), Riek et al. (2007) und Riek (2008) beschrieben und für verschiedene Tierarten validiert. Wesentliche Voraussetzungen sind, dass die Jungtiere Wasser ausschließlich über die Milch aufnehmen und sich der Körperwasserpool der wachsenden Jungtiere während der Versuchsdauer nicht wesentlich verändert oder zu Versuchsende erneut bestimmt wird (Dove and Freer, 1979). Die Anwendung von Wasserisotopen für die Berechnung der Milchaufnahme kann entweder durch die Markierung des Säuglings (MacFarlane et al., 1969; McEwan und Whitehead, 1971) oder/und des Muttertieres (Holleman et al., 1975) geschehen. Da bei adulten Rehen aufgrund ihrer Nervosität und Stressanfälligkeit bei Fangmanövern mit einer Beeinflussung der Milchproduktion zu rechnen ist (Oftedal, 1981), wurden in dieser Arbeit die Kitz mit D_2O markiert.

Aus den Versuchstiergewichten zu Beginn und am Ende der Versuchsperiode und dem Konzentrationsabfall der Wasserisotope im Körperwasser lässt sich die Wasseraufnahme errechnen (Coward et al., 1982). Dies ermöglicht, bei Kenntnis der Milchzusammensetzung, die Milchaufnahme zu ermitteln. Die aufgenommene Milch korrespondiert mit der gebildeten und diese wiederum mit einem kalkulierbaren Energiebedarf seitens des Muttertieres. Der Energieaufwand für die Laktation wird so quantifiziert.

3.1.4. Ermittlung der Körperzusammensetzung

Weiterhin erlaubt es die DVM, durch Ermittlung des Körperwasseranteils am Gewicht eines Tieres, die Fett- und Proteinmenge im Tierkörper und damit die Körperreserven zu berechnen.

Die Validierung und Anwendung der DVM für die Ermittlung der Körperzusammensetzung erfolgte bereits an vielen Haus- und Wildwiederkäuerspezies und für unterschiedliche physiologischen Zustände, wie z.B. Wachstum, Gravidität oder Laktation (MacFarlane et al., 1969; Sykes, 1974; Searle, 1970; Searle et Griffiths, 1976; Trigg et al., 1978; Cowan et al., 1980; Odwongo et al., 1984; Susenbeth, 1984; Brown et Taylor, 1986; Walker, 1986; Dunshea et al., 1988, 1990; Schlecht, 1994; Treitel, 1998; Negussie, 1999). Die Autoren verwendeten unterschiedliche Korrekturfaktoren und Berechnungsweisen, um von der Isotopenverdünnung zur Körperzusammensetzung zu gelangen (s.u.).

Der Körperwasseranteil eines Wiederkäuers kann mittels DVM sehr genau bestimmt werden, indem man Korrekturfaktoren für den Verlust des Isotops in der Flüssigkeitsmenge des Gastro-Intestinal-Traktes (GIT) (insbesondere des Ruminoretikulums (RR)) während der Äquilibrierungszeit mitberücksichtigt. Die Bedeutung der verschiedenen Korrekturfaktoren variiert zwischen den Tierarten und möglichen physiologischen Zuständen durch unterschiedliche Einbau-, Austausch- und Ausscheidungsprozesse der Isotope wie z.B. Verluste über das Kot-Harngemisch während der Äquilibrierungszeit. Bei der Anwendung der DVM sollte daher die Berechnungsweise möglichst tiermodell-spezifisch ausgewählt werden. Einige Autoren wie Midwood et al. (1993) ermittelten z.B. bei Rauhfutterfressern besonders viele Verluste von D_2O über den Kot, andere sehen den erhöhten Wasserumsatz während der Laktation als wichtige Fehlerquelle an, für die korrigiert werden muss (Cowan et al., 1980). Odwongo et al. (1984) beschreiben dies insbesondere für die frühe Laktationsphase bei Kühen.

3.1.5. Voraussetzung für die Anwendung der Methode: Kenntnis der Äquilibrierungszeit

Eine Voraussetzung für die Anwendbarkeit der Methode ist die Kenntnis der tierartspezifischen Äquilibrierungszeit der Wasserisotope mit dem Körperwasser. Die Äquilibrierungszeit ist kritisch, weil eine exakte Berechnung des Gesamtkörperwassergehaltes vor Erreichen der Äquilibration nicht erfolgen kann. Für adulte weibliche Mufflons und Rehe und ihre respektiven Jungtiere wurden in dieser Arbeit Vorversuche dazu durchgeführt (s. Abschnitt 3.3.).

3.2. Versuchstiere

3.2.1. Herkunft und Untersuchungsgebiet

Es fanden Experimente an insgesamt vier adulten weiblichen Mufflons (Mufflonschafen), neun adulten weiblichen Rehen (Ricken), sowie jeweils acht etwa zwei Wochen alten Rehkitzen und Mufflonlämmern, welche durch die Mütter gesäugt wurden, in Gehegehaltung statt.

Alle Untersuchungen wurden in der Feldstation des Leibniz-Instituts für Zoo- und Wildtierforschung in Niederfinow (Landkreis Barnim, Deutschland) durchgeführt. Sie befindet sich auf 13,9° östl. Länge und 52,8° nördl. Breite und umfasst ein Gebiet von ca. 8ha. Die Feldstation ist in mehrere Gehege unterteilt mit einem Tierbesatz von 3-7 Tieren pro Gruppe. Alle Versuchstiere entstammten der institutseigenen Zucht.

3.2.2. Identifikation und Gesundheitsvorsorge

Die Identifikation der Versuchstiere erfolgte mittels Ohrmarken für adulte Tiere respektive Stanzmarkierungen an den Ohren der Jungtiere.

Die Gesundheitsvorsorge der adulten Tiere umfasste folgendes Impfschema: zweimal jährlich Covexin® Impfstoff gegen Clostridieninfektionen, dreimal jährlich Injektionen mit einer bestandsspezifischen Vakzine gegen *Clostridium perfringens* Typ A sowie Cydectin® oder Ivomec® zur Helminthenprophylaxe. Beim Auftreten von Erkrankungen wurden die Tiere tierärztlich versorgt.

3.2.3. Fütterung

Alle Tiere konnten auf die Vegetation in den Gehegen zurückgreifen. In den Gehegen befand sich natürlicher Aufwuchs, d.h. Bodenvegetation, welche hauptsächlich aus Gräsern bestand, sowie Bäume unterschiedlicher Arten: Obstbäume (*Malus sylvestris*, *Malus domestica*, *Pyrus domestica*, *Prunus domestica*, *Prunus avium*), Weiden (*Salix alba*), Pappeln (*Populus tremula*), Ahorn (*Acer platanoides*). Im Mufflongegehege lagen zudem mehrere Baumstämme und Zweige insbesondere von Nadelhölzern (hauptsächlich *Pinus sylvestris*) zur Verfügung. Zusätzlich wurden die Tiere mit Apfeltrester (im Winter und Frühjahr), Runkelrüben (Spätherbst bis Ende Winter), Heu und Wasser *ad libitum* gefüttert. Außerdem erhielt jede Gruppe im gemeinsamen Gehegetrog täglich pro Tier 0,1kg Kälberaufzuchtpellets (hergestellt durch das Krafftutterwerk Beeskow) (s. Tab.3.1.):

Tab. 3.1.: Inhaltsstoffe des pelletierten Kraftfutters (nach Angaben des Herstellers)

| Inhaltsstoffe | Anteil in % | Inhaltsstoffe | Anteil in % |
|---------------|-------------|---------------|-------------|
| Rohprotein | 18 | Calcium | 1 |
| Rohfett | 3 | Phosphor | 0,8 |
| Rohfaser | 6 | Natrium | 0,2 |
| Rohasche | 5,5 | Magnesium | 0,41 |

3.3. Experimente und Validierungsversuche

3.3.1. Experimentelles Design

Die Experimente zur Beantwortung der Fragestellungen waren dreifacher Natur:

1. **Validierung der DVM für die Modelltierarten** (*Validierungsversuche*)
2. **Quantifizierung von Körperreserven** zu reproduktionsenergetisch relevanten Zeitpunkten im Jahr (*Experimente 1 und 2*)
3. **Quantifizierung der Milchaufnahme** und damit der energetischen **Investition in die Milchbildung** durch das Muttertier (*Experimente 3 und 4*)

ad1: Validierung der DVM für die Modelltierarten

Für die adulten Tiere wurden zunächst **Validierungsversuche** zur Bestimmung der **Äquilibrierungszeit** des Wasserisotops D_2O mit dem Körperwasser durchgeführt. Sie war für Mufflons und Rehe bisher unbekannt. Außerdem sollte ein mögliches **Isotopenrecycling** zwischen Rehkitz und Ricke untersucht werden.

Nach Literaturangaben aus Studien mit Wiederkäuern vergleichbarer Körpermasse (Searle, 1970; McEwan et Whitehead, 1971; Cowan et al., 1980) wurde für die adulten Versuchstiere ein Näherungswert für die Äquilibrierungszeit des Wasserisotops D_2O mit dem Körperwasser von vier bis fünf Stunden angenommen. Im interspezifischen Vergleich zwischen Reh und Mufflon und im Jahresverlauf ist aus ernährungsphysiologischen Gründen mit einem unterschiedlichen Wasserumsatz zu rechnen. So haben Mufflons geringere Wasserumsatzzeiten im Reticulorum und höhere Flüssigkeitspassagezeiten im gesamten Gastrointestinaltrakt (Behrend et al., 2004). Auch wird in der Literatur vielfach erwähnt, dass Mufflons nicht oder kaum trinken (Piegert und Uloth, 2000). Diese Befunde können Auswirkungen auf die Verteilungsgeschwindigkeit des Wasserisotops haben, weshalb für beide Tierarten und zu je zwei verschiedenen Jahreszeiten die Äquilibrierungszeiten separat bestimmt wurden. Für Mufflons geschah dies an zwei adulten Schafen im Januar und August 2000 (Validierungsversuch A).

Bei den Rehen wurde in einem zweigeteilten Vorversuch eine Ricke einmal im Januar und dann im April 1999 auf das Eintreten des Verteilungsgleichgewichts hin untersucht (Validierungsversuch B). Danach wurde bei den Versuchsdurchführungen zur Körperzusammensetzung im März und Juli 2001 (Experiment 2) an sechs weiteren Ricken die aus Validierungsversuch B gewonnene Äquilibrierungszeit überprüft.

Junge, noch ausschließlich säugende Wiederkäuer sind vom funktionellen Verdauungstyp ähnlich einem Monogastrier. Für Mensch, Carnivora und junge Wiederkäuer wird eine Äquilibrierungszeit von D_2O mit dem Blutserum von zwei Stunden für ausreichend erachtet (McEwan und Whitehead, 1971; MacFarlane und Howard, 1972; Schmidley et al.; 1989) und auch hier für die Jungtiere zunächst angenommen. Ein Testen dieser Äquilibrierungszeit geschah eingebunden in die Versuchsabläufe zur Milchaufnahmebestimmung (Experimente 3 und 4). Die Äquilibrierungsproben wurden mit einer Sicherheitsmarge von $\frac{1}{2}$ h nach $2 \frac{1}{2}$ h gezogen und -zur Überprüfung des tatsächlichen Eintritts der gleichmäßigen Markerverteilung im Körperwasser- wurde zudem eine Kontrollprobe nach 3h entnommen.

Ricken (und in deutlich geringerem Ausmaße auch Mufflonschafe) stimulieren Urin- und Kotabsatz ihrer Jungtiere regelmäßig während der ersten beiden Lebenswochen durch Belecken der Urogenitalregion. Damit ist eine Aufnahme von markiertem Urin und Kot durch das Muttertier verbunden und eine eventuelle Wiederabgabe über die Milch. Es kann daher bei der Berechnung des Wasserumsatzes zu einer Unterschätzung der gebildeten Milchmenge kommen. Eigene theoretische Berechnungen anhand großzügiger D_2O -Wiederaufnahmeschätzungen zeigten, dass die Wassermarkerkonzentration im Kitz durch Isotopenrecycling um etwa 2ppm pro Tag ansteigen könnte, welche im angenommenen Fall eine Unterschätzung der Milchaufnahme um etwa 4% bedingen würde. Daher wurde bei Rehkitzen ein eventuell vorhandenes Isotopenrecycling als ein Teil des Experiments 4 näher untersucht. Grundlagen für die Voranberechnungen waren eine verwendete Dosis des D_2O von etwa 0,5g/kg Kitzegewicht, eine komplette Aufnahme des Kitzurins durch

das Muttertier und keine weiteren Verluste des aufgenommenen Deuteriumoxids (über den Gastrointestinaltrakt des Muttertieres etwa). Weiterhin wurde eine Milchaufnahme von ca. 500g/d pro Kitz (nach Handaufzuchtsdaten von Behrend, 1999) zugrunde gelegt.

Es ist davon auszugehen, dass die natürliche Anreicherung von D_2O in der Muttermilch desselben Tieres am selben Ort innerhalb des Untersuchungszeitraumes von vier Tagen nicht substantiell variiert (Referenzwerte s. u.: www.waterisotopes.org). Man kann nun Geschwisterkitze einzeln mit einem der Versuchszeitspanne entsprechenden zeitlichen Abstand markieren und dann die Hintergrundwerte beider Kitze vor der Markierung miteinander vergleichen. Wenn Isotopenrecycling stattfindet, sollte die Hintergrundblutprobe des zweiten Kitzes bereits die Isotope enthalten, die das Muttertier über den Kot und Urin des ersten Kitzes aufgenommen und über ihre Milch an beide Kitze wieder abgegeben hatte.

ad2: Quantifizierung von Körperreserven

Die für die Anwendung der DVM versuchstechnisch relevanten Parameter wie das Körpergewicht können bei weiblichen Mufflons ohne Narkose erhoben werden. Dies gilt auch für die notwendigen Manipulationen wie Blutentnahmen und Markerapplikation. Diese tierartspezifischen Eigenschaften ermöglichen einen monatlichen Rhythmus für die Bestimmung der Körperreserven.

Demgegenüber kann die DVM bei Rehen nur unter Anwendung einer Vollnarkose benutzt werden. Bei Rehen wird unter moderaten Umweltbedingungen⁴ von einem fehlenden saisonalen Fettreservenzyklus ausgegangen (Hewison et al., 1996). Ausgenommen hiervon seien dabei allerdings die energetisch relevanten Abschnitte der Hochträchtigkeit und Laktation. Aus diesen Gründen wurde sich hier darauf beschränkt, die Körperreserven bei Rehen nur während der für die Fragestellungen relevanten späten Trächtigkeit und der Laktationsphase zu bestimmen.

⁴ Durch die Wahl des Untersuchungsgebiets mit *ad libitum* Fütterung in Gehegehaltung wurde in der vorliegenden Studie versucht, moderate Umweltbedingungen zu simulieren.

Für die Ermittlung der Körperzusammensetzung wurde die Zwei-Punkt-Methode (Speakman, 1997) angewendet. Dabei wurde, abweichend von Speakman, statt der Äquilibrierungsanreicherung (E_{Deq}) die D_2O -Initialanreicherung (E_{Di}) unter Einbeziehung der D_2O -Ausscheidungsrate (k_{D}) berechnet und als Grundlage für weitere Berechnungen benutzt.

Für die Berechnung des Wasserumsatzes anhand der D_2O -Ausscheidungsrate wurde bei den Mufflons der Zeitraum von einer Woche gewählt. Es wurde davon ausgegangen, dass tagesabhängig variierende Wasserumsätze so ausreichend gemittelt werden. Bei der Wahl der Gesamtversuchsdauern bei den Rehen wurde darauf geachtet, dass die Zeitspanne lang genug war, um Fehler aufgrund der nötigen Vollnarkose zu minimieren. Gleichzeitig durfte der Zeitraum nur maximal so lang gewählt werden, wie die verwendeten Isotope noch in für die Messmethode ausreichender Menge im Körperwasser nachweisbar sind. Es wurde diesbezüglich und für die geplante D_2O -Dosis von $0,5\text{g/kgKGW}$ eine notwendige Zeitspanne von drei Halbwertszeiten des Isotops ermittelt. Unter Einbeziehung der aus den Vorversuchen berechneten D_2O -Ausscheidungsraten wurde für die Untersuchung während der Trächtigkeit ein Zeitraum von drei Wochen bis zur Entnahme der Endblutproben gewählt. Während der Laktation, aufgrund der angenommenen höheren Wasserumsatzrate (Cowan et al., 1980, Silanikove, 1989) und damit schnelleren Isotopenausscheidungsrate, wurden zwei Wochen als günstig erachtet.

ad3: Quantifizierung der Milchaufnahme / der energetischen Investition in die Laktation

Die Milchaufnahmeermittlung mittels DVM kann über verschiedene Versuchsansätze erfolgen. Während Dove und Freer (1979) noch eine Zweifachbestimmung der Körperzusammensetzung – eine zu Beginn und eine am Ende des Untersuchungszeitraums – forderten, halten dies Coward et al. (1982) nach ihrer DVM-Validierungsstudie an Hausschafklämmern für überflüssig. Die Ermittlung des Körperwasserpools am letzten Versuchstag (bei einer Gesamtversuchsdauer von vier Tagen) sei durch Berechnung aus dem Körpergewicht zu diesem Zeitpunkt möglich. Fehler durch Änderungen im Gesamtkörperwassergehalt als Anteil des Körpergewichts belaufen sich nach MacFarlane et al. (1969), Searle (1970) und Adolph und Heggeness (1971) in den ersten beiden Lebensmonaten auf nur ungefähr 1% und wären demnach zu vernachlässigen. Wie in der Studie von Coward et al. (1982) wurde in der vorliegenden Arbeit ein Untersuchungszeitraum für die Milchaufnahme von vier Tagen gewählt, da in dieser Zeitspanne eine sehr genaue Übereinstimmung von volumenbestimmter gemessener und gleichzeitig mittels DVM errechneter Milchaufnahme durch Coward et al. (1982) gezeigt werden konnte.

3.3.2. Überblick Validierungsversuche und Experimente

Der folgende Überblick zeigt die für die Bearbeitung der Fragestellungen durchgeführten Experimente und Validierungsversuche an weiblichen adulten Mufflons resp. Rehen sowie an Mufflonklämmern und Rehkitzten. Die Durchführung fand zwischen 1999 und 2001 statt.

Validierungsversuch A: Bestimmung der **Äquilibrierungszeit für adulte Mufflons**

Validierungsversuch B: Bestimmung der **Äquilibrierungszeit für adulte Rehe**

Experiment 1: Bestimmung der **Körperreserven adulter weiblicher Mufflons im Jahresverlauf** (2000).

Experiment 2: Bestimmung der **Körperreserven adulter weiblicher Rehe** zu zwei Zeitpunkten im Jahr (2001) während der **Trächtigkeit im März** und während der **Laktation im Juli**,

Überprüfung der aus Validierungsversuch B ermittelten **Äquilibrierungszeit**

Experiment 3: **Quantifizierung der Milchaufnahme** durch **Mufflonlämmer** und **Berechnung der Investition in die Laktation** durch **Mufflonmütter**. Für eine ausreichend große Stichprobe mussten diese Untersuchungen in zwei konsekutiven Jahren (2000 und 2001) erfolgen.

Überprüfung der Äquilibrierungszeit von 2½ h

Experiment 4: **Quantifizierung der Milchaufnahme** durch **Rehkitze** und **Berechnung der Investition in die Laktation** durch **Rehmütter**. Diese Untersuchungen fanden ebenso wie bei den Mufflonlämmern in zwei aufeinanderfolgenden Jahren (2000 und 2001) statt.

Überprüfung der Äquilibrierungszeit von 2½ h

Eruiierung möglichen Isotopenrecyclings Kitz-Ricke-Kitz

3.3.2. Versuchstierdaten zu den Experimenten

Im Folgenden wurden einige relevante Informationen zu den Versuchstieren tabellarisch nach Experimenten geordnet zusammengefasst. Für den Verlauf des Wetters im Untersuchungszeitraum (Monatsmittelwerte von Dezember 1999 bis August 2001) wird auf die Übersicht (*Abb. 4.1.*) am Beginn des Ergebnisteils verwiesen.

3.3.2.1. Experiment 1: Körperreserven adulter weiblicher Mufflons

Validierungsversuch A: Äquilibrierungszeit adulter weiblicher Mufflons

Die Ermittlung der Äquilibrierungszeit von D₂O mit dem Körperwasser adulter weiblicher Mufflons fand zu zwei unterschiedlichen Jahreszeiten – im Winter (Januar 2000) sowie im Sommer (August 2000) – an jeweils zwei unterschiedlich schweren Mufflonschafen statt (s. *Tab.3.2.*).

Körperreserven adulter weiblicher Mufflons im Jahresverlauf

In diese Versuche wurden drei adulte und ein subadultes (Nummer 4) Mufflonschaf einbezogen. Die Versuche fanden monatlich von Januar 2000 bis Januar 2001 (außer im Setzmonat April) statt.

Tab. 3.2.: Versuchstiere Validierungsversuch A und Experiment 1

| Versuchszeitpunkt Monat | Versuchszeitraum | Körpergewicht (kg) der jeweiligen Mufflons (Nr.1-4) | Besonderheiten/ Erkrankungen |
|----------------------------|------------------------|--|---|
| Januar 2000 | 20.1.-28.01. | 1: 34,1 2: 31,7 3: 26,5 4: 15,8 | Validierungsversuch A mit Mufflons 2 und 3 |
| Februar | 17.02.-22.02. | 1: 33,5 2: 33,0 3: 26,8 4: 15,5 | |
| März | 16.03.-22.03. | 1: 34,9 2: 34,3 3: 27,5 4: 15,7 | Trächtigkeitsuntersuchung bei Mufflons 1-3 positiv |
| April | Lämmer: 10.4.-18.4. | 1: 31,9 2: 30,3 3: 24,7 4: 17,4 | keine Untersuchung der Mutterschafe, Milchaufnahme- Versuche Lämmer 2000 |
| Mai | 15.5.-23.05. | 1: 33,3 2: 32,2 3: 25,8 4: 18,6 | |
| Juni | 16.06.-24.06. | 1: 35,4 2: 33,0 3: 25,5 4: 19,8 | |
| Juli | 06.07.-13.07. | 1: 34,1 2: 33,4 3: 24,5 4: 20,7 | Mufflon 2: Durchfall |
| August | 01.08.-08.08. | 1: 33,3 2: 32,15 3: 24,2 4: 21,2 | Validierungsversuch A mit Mufflons 2 und 3 Vegetation sehr grün, Mufflon 3 leichter Durchfall |
| September | 14.09.-21.09. | 1: 35,8 2: 32,8 3: 25,6 4: 22,8 | Vegetation noch immer sehr grün, viel Gras vorhanden Mufflon 3: Durchfall |
| Oktober | 17.10.-24.10. | 1: 37,5 2: 34,0 3: 26,6 4: 24,2 | Winterfell kommt |
| November | 14.11.-21.11. | 1: 38,7 2: 34,5 3: 27,0 4: 25,3 | deutlich weniger grünes Gras, Blätter bereits ab, Vegetation vergilbt bis braun, Winterfell deutlich |
| Dezember | 12.12.-19.12. | 1: 39,1 2: 33,7 3: 26,6 4: 25,4 | sehr matschiger Boden. Vegetation: Gras grünlichgelb |
| Januar 2001 | 10.01.-18.01. | 1: 41,3 2: 33,2 3: 27,3 4: 25,4 | Mufflon 1 gebiert am 21.01. ein lebenstüchtiges Lamm |

3.3.3.2. Experiment 2: Körperreserven weiblicher adulter Rehe

Validierungsversuch B: Äquilibrierungszeit Ricken

Eine adulte Ricke (Nr.1) wurde zu zwei Zeitpunkten im Jahr 1999, nämlich im Januar und im April, für die Ermittlung des Äquilibrierungszeitpunktes von D₂O mit dem Körperwasser herangezogen. Des Weiteren wurden die Ricken Nummer 1, 4, 5, 6, 8 und 9 des Experiments 2 im Rahmen der jeweiligen Versuche für die Überprüfung der Äquilibrierungszeiten mit einbezogen (*Tab. 3.3.*).

Körperreserven Trächtigkeit

Im März 2001 kamen sechs Ricken zum Einsatz, wobei alle außer Ricke Nr. 4 trächtig waren.

Körperreserven Laktation

Im Juli 2001 wurden drei Ricken in unterschiedlichen Laktationsstadien untersucht und zwar am 20., 43. und 52. Laktationstag.

Tab. 3.3.: Versuchstiere Validierungsversuch B und Experiment 2

| Ricke Nr. | Versuchszeiträume | Körpergewicht (kg) | Besonderheiten/ Erkrankungen |
|-----------|--------------------------|--------------------|--|
| 1 | 21.01.-28.01.1999 | 22,0 | Validierungsversuch B, Experiment 2: Laktation 09.07.2001: 52. Laktationstag Zwillingskitze vom 18.05. |
| | und 07.04.-13.04.1999 | 20,5 | |
| | 09.07.-25.07.2001 | 22,4 | |
| 2 | 05.03.-27.03.2001 | 19,8 | Experiment 2: Trächtigkeit |
| 3 | 05.03.-27.03.2001 | 22,0 | Experiment 2: Trächtigkeit |
| 4 | 05.03.-27.03.2001 | 15,8 | Experiment 2: Trächtigkeit |
| 5 | 05.03.-27.03.2001 | 23,2 | Experiment 2: Trächtigkeit |
| 6 | 05.03.-27.03.2001 | 22,4 | Experiment 2: Trächtigkeit |
| 7 | 05.03. | 23,3 | Experiment 2: Trächtigkeit am 08.03. verstorben |
| 8 | 09.07.-25.07.2001 | 25,6 | Experiment 2: Laktation 09.07.2001: 43. Laktationstag ursprünglich 2 Kitze gesetzt, am 2. Lebenstag ist 1 Kitz verstorben; Mutter zu Kitz Nr.6 |
| 9 | 09.07.-25.07.2001 | 21,5 | Experiment 2: Laktation 09.07.2001: 20. Laktationstag, Mutter zu Kitzen Nr.7 und Nr.8 |

3.3.3.3. Experiment 3: Milchaufnahme Mufflonlämmer

Im Jahr 2000 wurden 3 Lämmer untersucht, im Jahr 2001 kamen 5 weitere Lämmer hinzu.

Tab. 3.4.: Versuchstiere Experiment 3

| Lamm Nr. | Geschlecht | Geburtsdatum | Alter (Lebensstage) während des Versuchs | mittleres Körpergewicht (kg) | Mutter Mufflon-Nr. / Lamm(L)-Nr. |
|----------|------------|--------------|--|------------------------------|----------------------------------|
| 1 | w | 29.03.2000 | 12.-16. | 4,50 | 3 |
| 2 | w | 31.03.2000 | 10.-14. | 4,50 | 2 |
| 3 | m | 06.04.2000 | 08.-12. | 4,35 | 1 |
| 4 | w | 04.03.2001 | 12.-16. | 4,60 | 4 |
| 5 | w | 27.03.2001 | 10.-14. | 5,20 | 2 |
| 6 | w | 28.03.2001 | 09.-13. | 4,65 | 3 |
| 7 | w | 26.04.2001 | 11.-15. | 4,05 | L1 |
| 8 | m | 26.04.2001 | 11.-15. | 5,00 | L2 |

Die Lämmer Nr. 4-8 wurden für die Überprüfung der nach Literaturangaben angenommenen Äquilibrierungszeit von 2 h eingesetzt und zwar geschah dies durch Beprobung am ersten und letzten Versuchstag jeweils ca. 2½ und 3 h nach Markerapplikation.

3.3.3.4. Experiment 4: Milchaufnahme Rehkitze

Im Jahr 2000 wurden zunächst 3 Kitze untersucht, im Jahr 2001 wurde die Gesamtstichprobe (n-Zahl) der Kitze auf 8 erhöht (Tab. 3.5.).

Tab. 3.5.: Versuchstiere Experiment 4

| Kitz Nr. | Geschlecht | Geburtsdatum | Alter (Lebensstage) während des Versuchs | mittleres Körpergewicht (kg) | Besonderheiten |
|----------|------------|--------------|--|------------------------------|--|
| 1 | w | 25.05.2000 | 14.-18. | 3,18 | Isotopenrecycling- untersuchung |
| 2 | m | 25.05.2000 | 18.-22. | 3,73 | |
| 3 | m | 01.06.2000 | 12.-16. | 3,75 | legt sich am 16.Lebenstag nicht mehr ab, einfaches Fangen mit Netz |
| 4 | m | 24.04.2001 | 13.-17. | 3,45 | läuft bereits am 13. Lebenstag hinter Mutter her |
| 5 | m | 24.04.2001 | 13.-17. | 3,53 | s. Kitz 4, zudem schwieriges Fangen mit Netz, sehr agil |
| 6 | m | 27.05.2001 | 11.-16. | 4,05 | Mutter: Ricke 8 aus Experiment 2 |
| 7 | w | 19.06.2001 | 10.-14. | 2,63 | Mutter: Ricke 9 aus Experiment 2 |
| 8 | m | 19.06.2001 | 10.-14. | 2,78 | |

 = Zwillinge

3.4. Versuchsabläufe

Die folgende Abb. 3.2. visualisiert die in den Schemata zu den Versuchsabläufen sowie den Berechnungsformeln (s.u.) verwendeten Parameter und deren Abkürzungen.

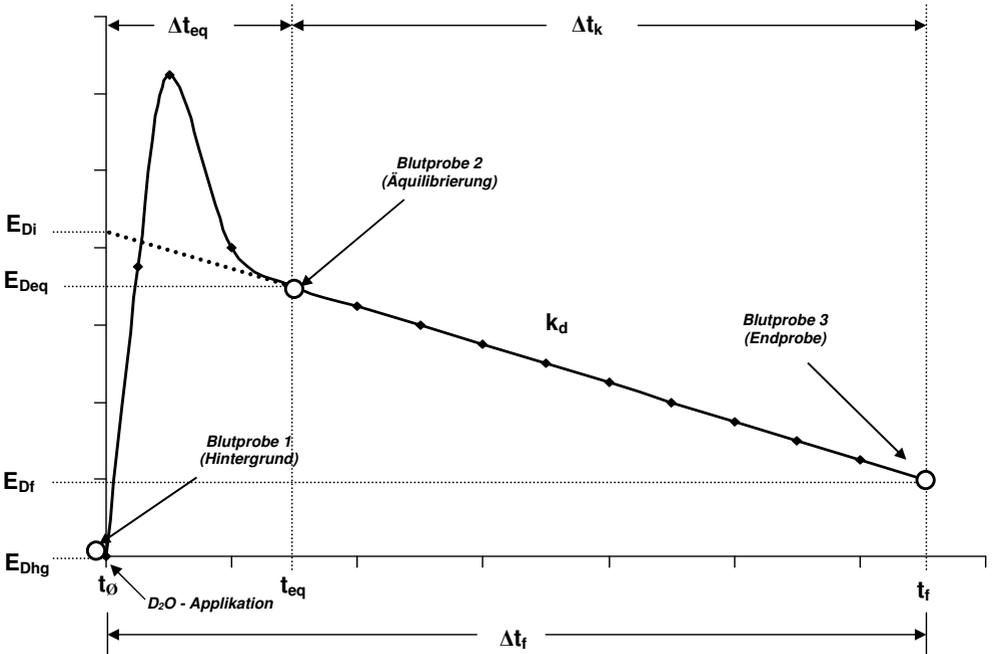


Abb. 3.2.: Parameterdefinition anhand einer Isotopenkinetikkurve (Prinzip)

mit

| | |
|-----------------|--|
| E_{Dhg} | mit „E“ von engl. „enrichment“: Konzentration des Deuterium im Wasser der Hintergrundprobe |
| E_{Deq} | Konzentration des Deuterium im Wasser der Äquibrierungsprobe |
| E_{Df} | Konzentration des Deuterium im Wasser der Endprobe |
| E_{Di} | per Rückrechnung ermittelte Initialkonzentration des Isotops im Probenwasser |
| t_0 | Zeitpunkt der Entnahme der Hintergrundprobe mit anschließender Applikation des Isotops, für die Kalkulationen wurde dieser Zeitpunkt als 0 gesetzt |
| t_{eq} | Zeitpunkt der Entnahme der Äquibrierungsproben |
| t_f | Zeitpunkt der Entnahme der Endproben |
| Δt_{eq} | Zeitraum für die Äquibrierung des Isotops mit dem Körperwasser |
| Δt_k | Untersuchungszeitraum von der Entnahme der Äquibrierungsprobe bis zur Entnahme der Endprobe |
| Δt_f | Gesamtuntersuchungszeitraum ab Isotopapplikation bis zur Entnahme der Endprobe |
| k_D | Ausscheidungsrate Deuterium |

3.4.1. Experiment 1: Körperreserven adulter weiblicher Mufflons

Validierungsversuch A: D₂O - Äquilibrierungszeit bei adulten weiblichen Mufflons

Die Ermittlung der Äquilibrierungszeit von D₂O war eingebunden in die Versuchsabläufe zu den Körperzusammensetzungsuntersuchungen adulter Mufflons (s. nächster Abschnitt). Zwei Stunden nach Applikation des D₂O wurden halbstündlich Blutproben von je etwa 3 bis 4ml bis zur 6. Stunde entnommen. Dies geschah aus einer in die V. jugularis gelegten Braunüle. Die verwendeten Probenbehältnisse werden unter 3.5.2. beschrieben.

Saisonale Körperreserven adulter weiblicher Mufflons

Die Mufflons wurden am Untersuchungstag im abgegrenzten Fütterungsareal (ca. 100m² groß) ihres Geheges eingesperrt. An dieses ist eine Fanganlage angeschlossen (s. *Foto 1*). Vor Untersuchungsbeginn wurden die Tiere vorsichtig in den Fang getrieben. Sie wurden von dort einzeln von zwei Personen gefangen und auf einen Untersuchungstisch im Gehege gelegt. Es wurde eine Braunüle in die V. jugularis geschoben - nach Rasur und Desinfektion des Hautbezirks um die Einstichstelle - und Blutproben (ca. 3-5ml) zur Bestimmung der Hintergrundkonzentrationen von D₂O gewonnen. Im Anschluss daran wurde der vorbereitete Marker D₂O in einer Dosis von 0,5g/kg Körpergewicht⁵ durch die Braunüle i.v. verabreicht. Die Braunüle wurde verschlossen und jedes Tier bis zur Entnahme der Äquilibrierungsblutprobe in einen Verschluss verbracht, der einen Teil der Fanganlage darstellt. Dort gab es keinen Zugang zu Wasser und Futter. Bei den Tieren, die zur Bestimmung der Äquilibrierungszeit herangezogen wurden (im Januar und August), erfolgte die Blutentnahme zu den im Validierungsexperiment A angegebenen Zeitpunkten (s.o.).

⁵ Im Dezember 1999 wurde bereits ein „Testlauf“ für das im Januar 2000 startende Experiment 1 durchgeführt. Anhand der Körpergewichte der Versuchstiere wurde dann die D₂O - Gesamtmenge für die erwünschte Dosis geschätzt.

Alle anderen Versuchstiere wurden nach ca. 5h wieder einzeln auf den Untersuchungstisch gelegt und es erfolgte die Entnahme der Äquilibrationsblutprobe und das Entfernen der Braunüle. Die Region um die Stichstelle wurde mit Heparin-Natrium Gel (50.000I.E. Heparin pro 100g Gel) versorgt (*Heparin AL Gel 50.000@, ALIUD Pharma*). Zum Schluss erfolgte die Wägung in einem Planensack, welcher an eine digitale Waage gehängt wurde (s. Abschnitt 3.5.1 „Erhebung der Versuchstiergewichte“) und das Entlassen in das Gehege. Das Wiegen wurde am Ende durchgeführt, weil die Tiere während der Äquilibrationszeit möglichst wenig zusätzlichem Stress ausgesetzt werden sollten. Die weitere Aufbereitung der Proben und die Messung der D_2O – Konzentrationen werden unter Punkt 3.5. beschrieben. Eine Woche später erfolgte eine erneute Wägung der Versuchstiere mit Entnahme einer weiteren Blutprobe („Endprobe“, s. Abb. 3.2.).



Foto 1: Mufflonfanganlage

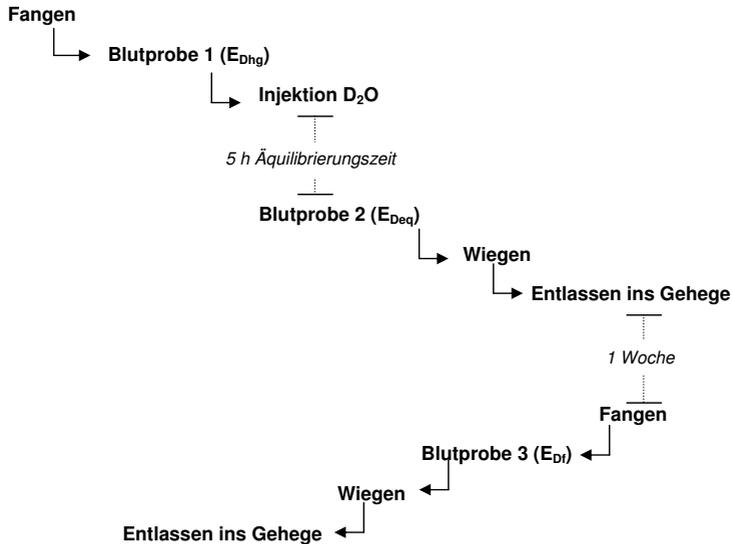


Abb. 3.3.: Versuchsschema Experiment 1

3.4.2. Experiment 2: Körperreserven adulter weiblicher Rehe

Validierungsversuch B: D₂O - Äquilibrierungszeit bei adulten weiblichen Rehen

Auch hier wurden für die Versuchsdurchführung zwei unterschiedliche Jahreszeiten gewählt, nämlich Winter und Frühling (Januar/April). Das zu untersuchende Tier wurde vorsichtig mit zwei den Tieren vertrauten Personen aus dem Gehege in einen Fang getrieben und dort per Blasrohr immobilisiert (*Foto 2*). Der Betäubungspfeil enthielt als Mischinjektion eine Gesamtdosis von 40mg Xylazin und 70-80mg Ketamin. Um Stress aufgrund visueller und akustischer Reize zu minimieren, bekam das Tier eine Gesichtsmaske aufgesetzt, und die äußeren Gehörgänge wurden mit Watte verschlossen. Das Reh wurde in einer Plane gewogen. Der weitere Versuch fand in einem Untersuchungsraum statt.



Foto 2: Teleinjektionsimmobilisation mittels Blasrohr im Rehfang

Das Tier wurde dort intubiert und an ein Gasnarkosegerät angeschlossen (initial: 2ml/min. *Isofluran*[®] durch 750 ml/min. Sauerstoff mit laufender Anpassung des Narkoseregimes an den Zustand des Tieres). Eine Braunüle wurde in die V. jugularis gelegt - nach Rasur und Desinfektion der Einstichstelle - und Blutproben (ca. 3-5ml) zur Bestimmung der Hintergrundkonzentration von D₂O gewonnen. Im Anschluss daran wurde der vorbereitete Marker D₂O in einer Dosis von 0,5g/kg KGW durch die Braunüle i.v. verabreicht. Etwa 1h nach der Injektionsnarkose wurde diese mit 1,5ml Yohimbin 1% antagonisiert. Damit wurde die narkoseverursacht (durch Xylazin) eingeschränkte Pansenmotorik wiederhergestellt. Eine physiologische Verdauungsmotorik ist für eine korrekte Verteilung des Wasserisotops von Bedeutung. Die Inhalationsnarkose wurde aufrechterhalten. Blutprobennahmen fanden ab Markerapplikation alle 15 bis 20 Minuten bis zur vierten Stunde statt (ca. 4-5ml in ein K⁺ - EDTA *Sarstedt*[®] Röhrchen). Nach Abschluss des Versuches wurden dem Tier zur Vermeidung von stressbedingten Krankheiten 2 ml des Paraimmunitätsinducers *Baypamun*[®] s.c., ein Benzylpenicillingemisch 2,0ml i.m. als Langzeitantibiotikum sowie 5,0 ml *Vitamin-B-Komplex*[®] s.c. injiziert. Das Tier wurde sodann zurück in sein Gehege gebracht und stand bis zum vollständigen Aufwachen unter Beobachtung.

Körperreserven Rehe - Trächtigkeit im März 2001

Der Versuchsablauf entsprach dem der Vorversuche zur Ermittlung der Äquilibrationszeit (s. vorheriger Abschnitt 3.4.2.1.) mit den folgenden Unterschieden: Die Versuchstiere wurden nur per (Blasrohr-) Injektionsnarkose immobilisiert und nach Entnahme der Hintergrundsblutprobe und der Applikation des D_2O mit einer Gesichtsmaske und verschlossenen äußeren Gehörgängen in abgedunkelte Transportboxen (Maße Länge, Breite, Höhe: ca. 1,70m, 0,80m, 1,00m) gelegt, wo die Narkose antagonisiert wurde. Basierend auf den Ergebnissen zur Äquilibrationszeit aus dem Validierungsexperiment B wurden die Äquilibrationsblutproben nach 2½h und zur Kontrolle nach 3h gezogen. Dies war ohne erneute Narkose möglich. Abschliessend wurden die Tiere in den Transportboxen in ihr Gehege zurückgetragen und dort unter Beobachtung aus dem Versuch entlassen. Die Blutprobe zur Ermittlung der Endkonzentration im Blutwasser (E_{Di}) und damit Berechnung der Initialanreicherung (E_{Di}) wurde nach drei Wochen aus der V. jugularis entnommen. Dazu wurden die Tiere nochmals mittels Blasrohr immobilisiert (s.o.). Nach Zurückbringen in das Gehege wurde die Narkose nach ca. 30 min. ab Narkosebeginn antagonisiert und die Tiere bis zum vollständigen Erwachen beobachtet.

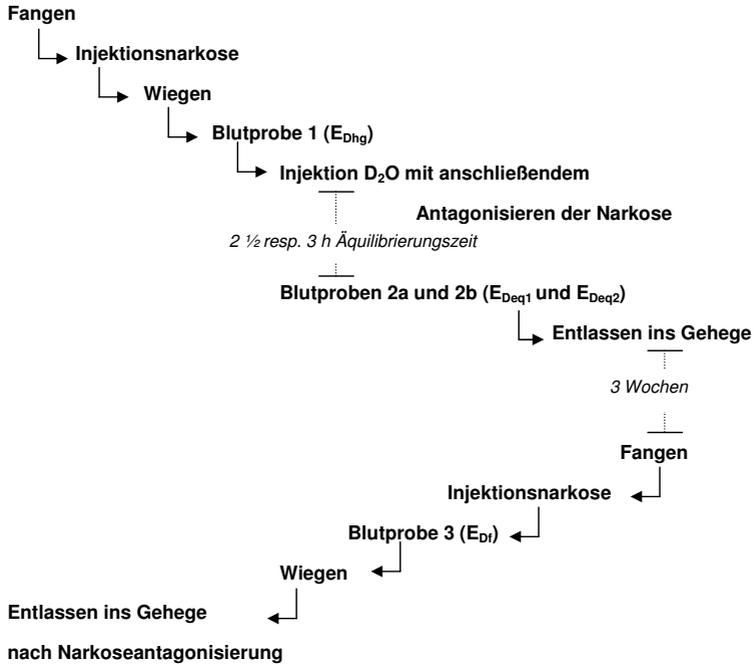


Abb. 3.4.: Versuchsschema Experiment 2 - Trächtigkeit Rehe im März



Foto 3: Inhalationsnarkose und Blutentnahme beim Reh in einer Transportbox

Körperreserven Rehe - Laktation im Juli 2001

Der Versuchsablauf war nahezu identisch mit dem zu Körperreserven während der Trächtigkeit (s. Abschnitt 3.4.2.2.). Es ergab sich lediglich folgende Abweichung: das Versuchstier wurde 2½ Stunden nach Markerapplikation mittels Inhalationsnarkose (Isofluran – 2ml/min mit Sauerstoff als Trägergas 750ml/min.) über eine dem Reh angepasste Maske nochmals komplett immobilisiert (*Foto 3*). Dies wurde nötig, weil zusätzlich zur Entnahme der Äquilibrationsblutproben das Tier zur Bestimmung der Milchzusammensetzung gemolken wurde. Nach Entnahme der Äquilibrationsblutproben (s.o.) wurde dem Tier 1ml (entspricht 10 I.E.) Oxytocin (*Bengen®*) langsam in die V. jugularis der der Braunüle gegenüberliegenden Halsseite verabreicht und sogleich per manueller Milchpumpe oder Hand jedes Euterviertel ganz ausgemolken (*Foto 4*). Die Milchmenge wurde mithilfe eines Messzylinders bestimmt und die Milch bei - 20°C bis zur Analyse eingefroren. Nach vollständigem Ausmelken wurde eine zweite Äquilibrationsblutprobe gewonnen und dann das Tier in sein Gehege zurückgetragen, wo es bis zum Aufstehen unter Beobachtung stand. Das Wiederfangen für die Endblutprobennahme geschah bereits nach zwei Wochen, da Milchbildung mit einem erhöhten Wasserumsatz einhergeht (MacFarlane und Howard, 1972; Cowan et al., 1980).



Foto 4: Gewinnung einer Milchprobe beim Reh

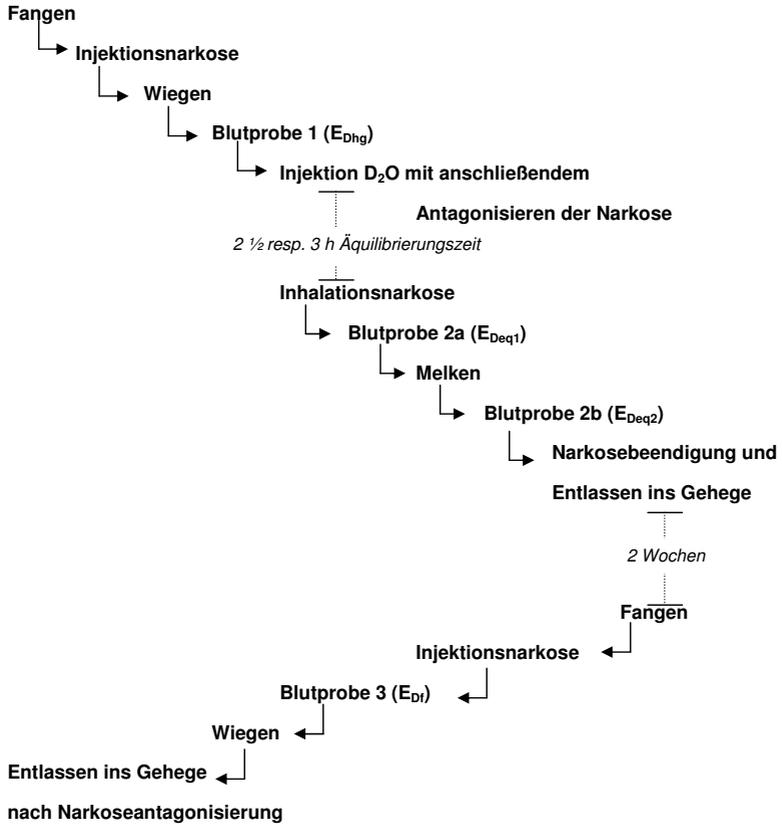


Abb. 3.5.: Versuchsschema Experiment 2 Laktation – Rehe im Juli

3.4.3. Experiment 3: Milchaufnahme Mufflonlämmer

Überprüfung der D₂O-Äquilibrationszeit bei Mufflonlämmern

Die Überprüfung der erwarteten D₂O-Äquilibrationszeit für Mufflonlämmer von 2h fand eingebunden in Experiment 3 statt: Nach Markerapplikation wurde inklusive einer Sicherheitsmarge von ½h eine erste Äquilibrationsblutprobe nach 2½h und eine weitere nach 3h entnommen. Die Endprobe wurde, konsistent mit den Angaben nach Coward et al. (1982), nach vier Tagen gewonnen.

Milchaufnahme Mufflonlämmer - Versuche 2000/2001

Die Lämmer wurden einzeln untersucht. Nach dem Fangen mithilfe der Fanganlage im Mufflongehege kennzeichnete man sie zunächst zur Wiedererkennung mithilfe von Stanzmarkierungen an den Ohren. Zur Bestimmung der D₂O-Hintergrundkonzentration ($E_{D_{H_2O}}$) wurde dann eine 1. Blutprobe aus der V. jugularis entnommen. Daraufhin wurde das stabile Wasserisotop in einer Dosis von etwa 0,5g/kg KGW s.c. injiziert.⁶ Nach Erfahrungen aus eigener Handaufzucht und Literaturangaben (Tomiczek und Türcke, 1995) wiegen zwei Wochen alte Mufflonlämmer etwa 4,2kg. Nach Markerapplikation verbrachten die Lämmer - ohne Zugang zum Muttertier, zu Futter oder Wasser - im Verschlag der Mufflonfanganlage (s.o.) die Äquilibrationszeit. Nach ca. 2½h und 3h wurden die Äquilibrationsblutproben entnommen, jeweils eine Menge von ca. 2ml. Die Lämmer wurden schließlich in einem Planensack gewogen und anschließend zurück zur Mutter ins Gehege entlassen (s. Foto 5).

Nach vier Tagen wurden die Lämmer erneut gefangen, gewogen und je eine weitere Blutprobe zur Bestimmung der Endkonzentration des D₂O im Blutwasser entnommen.

⁶ Diese Dosis wurde gewählt, weil damit eine für die Genauigkeit des für die Analyse der D₂O-Konzentration verwendeten Infrarotspektralphotometers ausreichende Anreicherung des Wassermarkers im Blutwasser auch noch nach 4-7 Tagen erzielt wird.

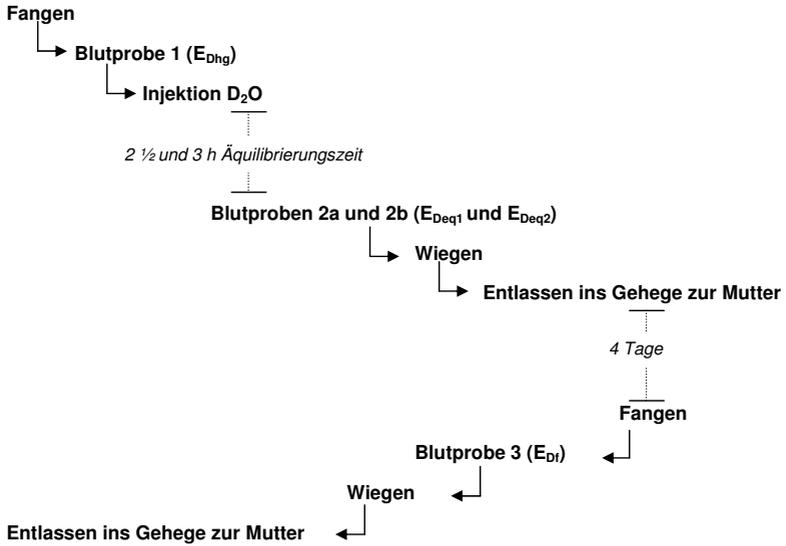


Abb.3.6.: Versuchsschema Experimente 3 und 4 – Ermittlung der Milchaufnahme von Rehkitzen und Mufflonlämmern



Foto 5: Mufflonlamm mit Mutter im Gehege

3.4.4. Experiment 4: Milchaufnahme Rehkitze

Überprüfung der D₂O-Äquilibrierungszeit bei Rehkitzten

Die auf dem Boden kauernenden Kitze wurden aus dem Gehege genommen (s. *Foto 6*). Falls sie doch bereits Fluchtreaktion zeigten, wurde abgewartet, bis sich die Kitze erneut ablegten, um dann ein Fangnetz über sie zu werfen (nötig bei den Kitzen 4 und 5). Das weitere Vorgehen zur Überprüfung der D₂O-Äquilibrierungszeit durch Blutproben nach 2½ und 3h (s. *Foto 7*) entsprach der bei den Mufflonlämmern (*Abb. 3.6.* und Abschnitt 3.4.3.), außer dass die Kitze während der Äquilibrierungszeit in einer mit Heu ausgelegten, dunklen Transportkiste untergebracht waren und in einer festen Tasche gewogen wurden (s. *Foto 8*).



Foto 6: Abgelegtes Rehkitz eine Woche alt

Isotopenrecycling

Für die Ermittlung des Isotopenrecyclings nach Urin- und Kotalaufnahme durch das Muttertier und Wiederabgabe über die Milch wurden die Hintergrundsproben zweier Kitze miteinander verglichen. Diese Kitze waren Geschwister. Ein Kitz kam vier Tage vor dem anderen in die Untersuchung zur Milchaufnahme mittels DVM.

Milchaufnahme Rehkitze

Die Rehkitzversuche verliefen analog zu den Milchaufnahmeversuchen der Mufflönlämmer mit den eben beschriebenen Unterschieden.



Foto 7: Vorbereitung eines Kitzes für die Blutentnahme

3.5. Probenaufbereitung und Messverfahren

3.5.1. Erhebung der Versuchstiergewichte

Alle Versuchstiere wurden mithilfe einer digitalen Hängewaage (*KERN CH50K50*) auf 50g genau gewogen. Dazu legte man sie in eine verschließbare Trageplane oder einen Sack aus Zeltplane bzw., im Falle der Rehkitze, eine feste Tasche und wog sie darin (*Photo 8*). Die Gewichte von Trageplane respektive Wägsack oder Tasche wurden anschließend vom so ermittelten Gesamtgewicht abgezogen. Plane und Sack wurden an jedem Versuchstag gewogen, um Gewichtsschwankungen - bei Regen durch starke Nässe etwa - berücksichtigen zu können.



Foto 8: Wägung eines Kitzes

3.5.2. Probenbehältnisse, -transport und -aufbewahrung

Für die Blutproben zur Analyse der Isotopenkonzentration wurden K⁺-EDTA-Röhrchen verwendet (*Sarstedt®*). Diese Behältnisse wurden zuvor im Trockenschrank bei 60°C über Nacht getrocknet, um einen Verdünnungseffekt mit dem als EDTA-Lösungsmittel eingesetzten Wasser zu vermeiden. Sämtliche Proben wurden zum Transport auf Eis und dann bis zur Analyse bei -20°C gelagert. Für die Überprüfung des Gesundheitsstatus wurden Blutproben in je ein K⁺-EDTA- und ein Serumröhrchen (*Sarstedt®*) pro Tier gezogen und nach Abschluss des Versuches noch am selben Tag auf Eis gelagert zum analysierenden Labor („Labor 28“, Berlin) gebracht.

3.5.3. Verwendete Isotope, Isotopenapplikation und Isotopendosisbestimmung

Für die Versuche wurde D₂O mehrerer Hersteller mit den folgenden Anreicherungen verwendet:

Für die Vorversuche und Experimente 1 und 3: 97,1 atom%-iges D₂O aus dem Institut für Tierernährung der Universität Hohenheim, für das Experiment 2: 99,7 atom%-iges D₂O des Herstellers *ROTH* (Deuterium oxide D₂O M 20,03 D-1,1) und für das Experiment 4: 99,9 atom%-iges D₂O des Herstellers *ALDRICH*.

Adulten Tieren wurde das D₂O intravenös (i.v.), den Säuglingen subkutan (s.c.) verabreicht. Die Dosis des Isotops wurde je nach Applikationsmodus unterschiedlich bestimmt: Die Marker wurden auf einer *Sartorius-Analysenwaage (AC 211 P)* auf 1/10000stel Gramm genau eingewogen. Jede Wägung wurde dreifach ausgeführt und für die weiteren Berechnungen der Durchschnittswert daraus benutzt.

Für die subkutane Applikation gilt:

- a. Einwaage der Plastikspritze (*BRAUN®* 2ml) mit Marker
- b. Einwaage der Plastikspritze nach Markerapplikation

Die Gesamtdosis des Markers berechnet sich dann aus den Werten von a-b.

Für die intravenöse Applikation gilt:

- a. Leereinwaage der Plastikspritze (*BRAUN*® 2ml respektive 5ml)
- b. Einwaage der Plastikspritze mit Marker

Die Gesamtdosis des Markers berechnet sich dann aus den Werten von b-a. Eine Rückwaage der Spritze wurde nicht durchgeführt. Nach der i.v. Injektion des Markers wurde die Spritze 3 x mit Blut gespült, um eine vollständige Applikation des Isotops sicherzustellen.

3.5.4. Isotopenanalyse

Die Messungen der D₂O-Konzentrationen im Blutwasser erfolgten am Infrarot-Spektralphotometer (Perkin Elmer, 16 PC FT-IR) des Instituts für Tierproduktion in den Tropen und Subtropen der Humboldt-Universität zu Berlin.

Die Probenaufbereitung (Vollblut (K⁺-EDTA)) und Messung der D₂O-Konzentrationen wurden nach folgendem Schema durchgeführt:

1. Sublimation der Proben in einer Apparatur nach Tissier et al. (1978) (s. *Foto 9*).
2. Aufteilung des Sublimats in A- und B- Probe, Abfüllung in Mini Vials®
3. Tiefkühlung der Proben bei – 20 °C
4. Messung der A- respektive B- Probe an einem Infrarot-Spektralphotometer (Perkin Elmer, 16 PC FT-IR) in einem Wellenlängenzahlbereich von 2700cm⁻¹ bis 2400cm⁻¹ gegen Aqua bidest. an zwei unterschiedlichen Tagen. Jede Probe wurde im Photometer automatisch 32-mal gemessen.



Foto 9: Gefriertrocknung der Blutproben

Mit dem in den Versuchen verwendeten D₂O wurde eine Standardreihe erstellt, die das Spektrum der aus den Proben zu erwartenden Konzentrationen abdeckte. Diese diente der Messmethodenerstellung für das Infrarot-Spektralphotometer. Zwei dieser Standards wurden zur Kontrolle vor und nach den jeweiligen Messreihen zur Überprüfung der Stabilität der Messungen mituntersucht.

3.5.5. Analyse der Reh- und Mufflonmilchzusammensetzung

Die Reh- und Mufflonmilchproben wurden im Institut für Lebensmittelhygiene der Freien Universität Berlin, Fachbereich Veterinärmedizin nach §35 LMBG (Lebensmittel- und Bedarfsgegenständegesetz)⁷ auf ihre Anteile an Gesamteiweiß, Gesamtfett, Laktose und Rohasche hin untersucht. Die Trockensubstanz wurde mittels Wägung vor und nach Trocknung (im Trockenschrank bei 105°C bis zur Gewichtskonstanz) im Institut für Tierzucht in den Tropen und Subtropen der Humboldt Universität zu Berlin ermittelt.

⁷ Seit 07. September 2005 abgelöst durch § 64 des LFGB (Lebensmittel- und Futtermittelgesetzbuch) auf Basis der EU-Verordnung 178/2002

3.6. Berechnungen

Für die Abkürzungen der Parameter in den folgenden Formeln gilt die Nomenklatur aus Abb. 3.2. Für eine einfachere Lesbarkeit wurden einige nochmals genauer erklärt.

3.6.1. Äquilibrierungszeitpunkt von D₂O im Blutwasser

Bei den Jungtierversuchen wurde die angenommene Äquilibrierungszeit von 2 ½ h auf folgende Weise überprüft: Zunächst wurde die Initialkonzentration von D₂O (E_{Di} in ppm) zum Zeitpunkt t=0 mittels Rückrechnung der Konzentrationen der Äquilibrierungsblutproben nach 2 ½ und 3h (Blutproben 2a und 2b mit E_{Deq1} resp. E_{Deq2}) ermittelt:

$$[1] \quad E_{Di1} = (E_{Deq1} - E_{Dhg}) / e^{-k_D \cdot t_{eq1}} \quad \text{und} \quad E_{Di2} = (E_{Deq2} - E_{Dhg}) / e^{-k_D \cdot t_{eq2}} \quad [\text{ppm}]$$

Betrag die Abweichung zwischen den E_{Di}-Werten (ΔE_{Di}) max. +/- 2ppm (gegeben durch die Messgenauigkeit des Infrarotspektralphotometers), so wurde von einer bereits stattgefundenen Äquilibrierung zum Zeitpunkt der ersten Blutprobennahme ausgegangen. Analog wurde für die Ermittlung und Überprüfung des Äquilibrierungszeitpunktes von D₂O im Blutwasser adulter Tiere verfahren. Bei den hierzu gehörenden Äquilibrierungszeitversuchen wurden die E_{Di}-Werte sämtlicher in Abständen zwischen 15 und 30min. gezogener Blutproben miteinander verglichen. Die berechneten E_{Di}-Werte werden im Ergebnisteil (Abb. 4.1.-4.6.) aufgeführt.

$$[2] \quad \Delta E_{Di} = E_{Di\ n+1} - E_{Di\ n} \quad [\text{ppm}]$$

k_D errechnet sich aus:

$$[3] \quad k_D = (\ln (E_{Deq} - E_{Dhg}) - \ln (E_{Di} - E_{Dhg})) / \Delta t_k \quad [\text{ppm/d}]$$

3.6.2. Berechnung der Milchaufnahme

Im folgenden werden die Rechenschritte zur Berechnung der Milchaufnahme aus der Deuteriumoxidverdünnungsmethode dargestellt:

Berechnung des Wasserumsatzes (WU) und der Wasseraufnahme (WA)

Nach Coward et al. (1982) sind Wasserumsatz und Wasseraufnahme für ausschließlich säugende Jungtiere gleichzusetzen. Für die adulten Tiere wird der Wasserumsatz nach Formel [5] berechnet.

Zunächst wird das Gesamtkörperwasser (KW in g) errechnet. Es gilt:

$$[4] \quad KW = N_D \cdot \text{molm}_D \text{ [g]}$$

mit

KW: Gesamtkörperwasser [g]

N_D : D_2O - Verteilungsraum [mol]

molm_D : ist das Gewicht eines Mols des applizierten Wasserisotops [$g \cdot \text{mol}^{-1}$] (s. Formeln 6a-d)

Der Wasserumsatz (WU) für die adulten Tiere lässt sich nun bereits berechnen:

$$[5] \quad WU = KW \cdot k_D \text{ [g/d]}$$

Der D_2O - Verteilungsraum (N_D) wird folgendermaßen ermittelt:

$$[6] \quad N_D = \text{Mol}_{D_{inj}} \cdot (E_{Di} - E_{D_{inj}}) / - E_{Di} \text{ [mol]}$$

mit

N_D : D_2O - Verteilungsraum [mol]

$\text{Mol}_{D_{inj}}$: injizierte Menge [mol] D_2O = „Moldosis“ D_2O

$E_{D_{inj}}$: Anreicherung [ppm] des jeweilig injizierten Isotops

Die Moldosis (M_{Dinj}) errechnet sich aus:

$$[7] \quad \mathbf{Mol}_{Dinj} = M_{Dinj} / \text{molm}_D$$

mit

M_{Dinj} : injizierte Menge [g] D_2O = „Gewichtsdosis“ D_2O

molm_D : Gewicht pro Mol des jeweils injizierten D_2O =
„Molmasse D_2O “ [$g \cdot mol^{-1}$]

Die Molmassen der verwendeten D_2O ergeben sich aus ihren jeweiligen Anreicherungen (es wurde hier auf die Angaben des Herstellerlabors zurückgegriffen) wie folgt:

Berechnung der Molmasse des 99,7%-igen D_2O (D1):

$$[8a] \quad \mathbf{molm}_{D1} = (0,998 \cdot 16) + (0,002 \cdot 18) + 2 \cdot (0,997 \cdot 2 + 0,003 \cdot 1) = 19,998$$

Berechnung der Molmasse des 98%-igen D_2O (D2):

$$[8b] \quad \mathbf{molm}_{D2} = (0,998 \cdot 16) + (0,002 \cdot 18) + 2 \cdot (0,98 \cdot 2 + 0,02 \cdot 1) = 19,996$$

Berechnung der Molmasse des 99,9%-igen D_2O (D3):

$$[8c] \quad \mathbf{molm}_{D3} = (0,998 \cdot 16) + (0,002 \cdot 18) + 2 \cdot (0,999 \cdot 2 + 0,001 \cdot 1) = 20,002$$

Berechnung der Molmasse des 97,1%-igen D_2O (D4) „ D_2O aus Hohenheim“ :

$$[8d] \quad \mathbf{molm}_{D4} = (0,998 \cdot 16) + (0,002 \cdot 18) + 2 \cdot (0,971 \cdot 2 + 0,029 \cdot 1) = 19,946$$

Nun kann die tägliche Wasseraufnahme (WA [g/d]) für die Jungtiere berechnet werden (Methode nach Coward et al., 1982):

$$[9] \quad \mathbf{WA} = (((KW_i - KW_f) / \ln(KW_i - KW_f)) * \ln(E_{Df} / (E_{Df} - E_{Dhg}))) / \Delta t_f$$

mit

KW_i : Körperwasser [g] am ersten Versuchstag

KW_f : Körperwasser [g] am letzten Versuchstag

Δt_f : Gesamtversuchsdauer [d]

Das Körperwasser des letzten Versuchstags (KW_i) wurde aus dem Gewicht dieses Tages sowie dem am ersten Versuchstag ermittelten Körperwasseranteil errechnet.

Berechnung der Milchaufnahme (MA)

Die Milchaufnahmerate (MA in g/d) errechnet sich aus der Wasseraufnahmerate (WA in g/d) und dem Milchkoeffizienten (mk).

$$[10] \quad MA = WA / mk \quad [g/d]$$

Jede Milch hat aufgrund ihrer individuellen, tierart- und laktationsphasenspezifischen Zusammensetzung einen entsprechenden Milchkoeffizienten. Es steht rmk für Rehmilch bzw. mmk für Mufflonmilch.

Der Milchkoeffizient setzt sich aus folgenden Größen zusammen: dem Wassergehalt der Milch (WG in g/100g Milch, mit rWG = relativer Wassergehalt in %) und dem aus den Hauptinhaltsstoffen gebildeten metabolischen Wasser (H_2O_{met} in g/100g Milch).

$$[11] \quad mk = (rWG + H_2O_{met})/100$$

Im Folgenden werden die Berechnungen der Milchkoeffizienten für zunächst Mufflonmilch (mmk) und schließlich Rehmilch (rmk) beschrieben. Die Milchezusammensetzung hat einen deutlichen Einfluss auf den Milchkoeffizienten und somit auch auf die Milchaufnahmerate.

Für **Mufflonmilch** wurden 14 Milchproben der Mutterschafe zum Zeitpunkt der Lämmerversuche gemittelt (*Tab. 3.6.*): Die Milchproben wurden während der Lammversuche (Experiment 3) von den respektiven Mutterschafen gewonnen. Dies geschah, zur Vermeidung stressbedingt verminderter Milchbildung, am letzten Versuchstag des jeweiligen Lammversuches. Außerdem wurde darauf geachtet, vor

dem Melken Mutter und Lamm mindestens 1 ½ h getrennt zu halten, um eine möglichst physiologische Milchezusammensetzung aus vollem Euter zu erhalten. Dieser Zeitraum entspricht dem altersentsprechenden Abstand zwischen zwei Säugeereignissen (Piegert und Uloth, 2000).

Tab. 3.6.: Mufflonmilchezusammensetzung (prozentual) – Daten aus der Analyse eigener Mufflonmilchproben (n=7)

| Milchbestandteil | Anteil in % |
|------------------|-------------|
| Rohfett | 5,1±0,7 |
| Rohprotein | 5,0±0,2 |
| Laktose | 5,1±0,4 |
| Rohasche | 0,9±0,1 |

Für die Berechnung des relativen Wassergehalts (rWG in %) von Mufflonmilch gilt:

$$\begin{aligned}
 [12] \quad rWG &= 100 - (\%Fett + \%Protein + \%Laktose + \%Rohasche) \\
 &= 100 - (5,1+5,0+5,1+0,9)
 \end{aligned}$$

Es ergibt sich ein relativer Wassergehalt von 83,9g/100g Mufflonmilch.

Für die Bildung von metabolischem Wasser (H_2O_{met} in g) aus den Inhaltsstoffen von Mufflonmilch gilt:

Tab. 3.7.: Bildung metabolischen Wassers (H_2O_{met} in g) (nach Bergmann and Green, 1975 zitiert nach Coward et al., 1982) aus den Mufflonmilchbestandteilen

| Milchbestandteil | Bildung H_2O_{met} (g) pro g aufgenommenem Milchbestandteil | Bildung H_2O_{met} (g) pro 100 g aufgenommener Mufflonmilch |
|------------------|---|---|
| Fett | 1,07 | 5,46 |
| Protein | 0,42 | 2,10 |
| Laktose | 0,55 | 2,81 |
| gesamt | - | 10,37 |

Hiernach entstehen aus 100g aufgenommener Mufflonmilch 10,37g metabolisches Wasser. Somit ergibt sich für den Mufflonmilchkoeffizienten (mmk):

$$[13] \quad \text{mmk} = (\text{rWG} + \text{H}_2\text{O}_{\text{met}}) / 100$$

$$= (83,9 + 10,37) / 100$$

$$\text{mmk} = 0,943$$

Es folgt für die Berechnung der Milchaufnahmerate (MA_{ia} in g/d) bei den Lämmerversuchen:

$$[14] \quad \text{MA}_{\text{ia}} = \text{WA} / 0,943$$

Da die Angaben zur Zusammensetzung von **Rehmilch** in der Literatur sehr stark variieren (z.B. von Fett und Milchzucker um bis zu 300%) und die Laktationsstadien und Untersuchungsmethoden nicht immer klar beschrieben werden und auch nicht vergleichbar sind, werden für Berechnung des rmk Werte aus eigenen Analysen (*Tab. 3.8.*) sowie nach Treichler et al. (1974) (*Tab. 3.9.*) verwendet. In der Studie von Treichler et al. wurde eine zahme Ricke täglich gemolken und die Milch auf energetisch relevante Hauptinhaltsstoffe sowie einige Mineralstoffe hin analysiert. Für die Berechnungen des Milchkoeffizienten sowie der Bruttoenergie in der Milch wurden Mittelwerte aus den Hauptinhaltsstoffen derjenigen Laktationstage gebildet, welche im Altersabschnitt der hier untersuchten Kitze liegen (in den Tabellen grau unterlegt).

Die folgenden Tabellen 3.8. und 3.9. zeigen die Variabilität der Rehmilchzusammensetzung während der Laktationsphase.

Tab. 3.8.: Rehmilchzusammensetzung - Daten aus der Analyse eigener Rehmilchproben, n=3; N=4

| Laktationstag | Milchbestandteil / Ricke-Nr. | Laktose | Protein | Fett | Asche | Trockenmasse |
|---------------|------------------------------|---------|---------|------|-------|--------------|
| 20. | 9 | - | 9,6 | 8,7 | 1,4 | - |
| 36. | 9 | - | 7,7 | - | - | - |
| 43. | 7 | 1,66 | 8,7 | 11,1 | - | 22,86 |
| 52. | 8 | - | 9,3 | 13,5 | - | - |

Tab. 3.9.: Laktationstagspezifische Milchezusammensetzung (%) einer zahmen Ricke (nach Treichler et al., 1974)

| Laktationstag \ Milchbestandteil in % | Laktose | Protein | Fett | Trockenmasse |
|---------------------------------------|-----------|---------|------|--------------|
| 1. | KOLOSTRUM | - | - | - |
| 2. | 2,2 | 10,84 | 7,56 | - |
| 3. | 2,8 | 9,44 | - | 26,66 |
| 4. | 3,2 | 9,44 | 7,40 | 24,32 |
| 5. | 3,6 | 9,84 | 7,52 | 24,96 |
| 6. | 3,5 | 9,76 | 8,40 | 25,76 |
| 8. | 3,6 | 9,82 | 6,20 | 23,32 |
| 9. | 3,6 | 9,36 | 6,00 | 24,46 |
| 10. | 3,6 | 7,10 | 7,15 | - |
| 11. | 3,7 | 9,28 | 7,25 | - |
| 13. | 3,8 | 10,02 | 4,80 | 27,08 |
| 69. | 3,0 | 9,96 | 4,80 | 20,16 |

Bei folgender prozentualer Zusammensetzung von Rehmilch (Durchschnittswerte aus Daten von Treichler (1974) der Laktationstage 10-13 und eigener Probengewinnung bei Ricke 3 (20.Laktationstag))

Tab. 3.10.: Rehmilchezusammensetzung (%) – berechnungsrelevante Durchschnittswerte für die laktationsphasenspezifische Zusammensetzung zum Untersuchungszeitpunkt

| Milchbestandteil | Anteil in % |
|------------------|-------------|
| Rohfett | 7,0±1,6 |
| Rohprotein | 9,0±1,3 |
| Laktose | 3,7±0,1 |
| Rohasche | 1,4 |

ergibt sich nach Formel 10

$$\begin{aligned}
 [15] \quad rWG &= 100 - (\%Fett + \%Protein + \%Laktose + \%Rohasche) \\
 &= 100 - (7,0+9,0+3,7+1,4)
 \end{aligned}$$

ein relativer Wassergehalt (rWG) für Rehmilch von 78,9%.

Für die Bildung von metabolischem Wasser ($\text{H}_2\text{O}_{\text{met}}$ in g) aus den Rehmilchinhaltstoffen gilt:

Tab. 3.11.: Bildung metabolischen Wassers ($\text{H}_2\text{O}_{\text{met}}$ in g) (nach Bergmann and Green, 1975 zitiert nach Coward et al., 1982) aus den Rehmilchinhaltstoffen

| Milchbestandteil | Bildung $\text{H}_2\text{O}_{\text{met}}$ (g) pro g aufgenommenem Milchbestandteil | Bildung $\text{H}_2\text{O}_{\text{met}}$ (g) pro 100 g aufgenommener Rehmilch |
|------------------|--|--|
| Fett | 1,07 | 7,49 |
| Protein | 0,42 | 3,77 |
| Laktose | 0,55 | 2,0 |
| gesamt | - | 13,26 |

Hiernach entstehen aus 100g aufgenommener Rehmilch 13,26g metabolisches Wasser. Somit ergibt sich für den Rehmilchkoeffizienten (rmk):

$$\begin{aligned}
 [16] \quad \text{rmk} &= (\text{rWG} + \text{H}_2\text{O}_{\text{met}})/100 \\
 &= (78,9 + 13,26)/100 \\
 \text{rmk} &= \mathbf{0,922}
 \end{aligned}$$

Es folgt für die Berechnung der Milchaufnahmerate aus der Wasseraufnahmerate (in g/d) bei den Kitzversuchen (MA_{ki}):

$$[17] \quad \text{MA}_{\text{ki}} = \text{WA} / 0,922$$

3.6.3. Berechnung der Investition in die Laktation

Die Milchaufnahme der Jungtiere entspricht der Milchabgabe durch das jeweilige Muttertier und, auch wenn ein geringer Teil der produzierten Milch in der Milchdrüse wieder resorbiert werden kann, der gebildeten Milch (MP). Es gilt:

$$[18] \quad MP = MA \text{ [g/d]}$$

Daraus kann der Bruttoenergiegehalt der aufgenommenen (**BEA** in kJ) sowie analog der gebildeten Milch (**BEP** in kJ) berechnet werden. Abkürzungen zu Bruttoenergie sind sowohl „BE“ als auch „GE“ (für engl. „*gross energy*“).

Berechnung der Bruttoenergie der gebildeten Milch (BEP)

Die physiologischen Brennwerte entsprechen für:

1g Protein 17,2kJ (GE)

1g Fett 38,9kJ (GE)

1g Laktose 16,4kJ (GE)

Für **Mufflons** gilt nach den Durchschnittswerten der Milchzusammensetzung (Tab.3.6.):

$$\begin{aligned}
 [19] \quad \mathbf{BEA} = \mathbf{BEP} &= MA * (0,172 * \text{Rohprotein} + 0,389 * \text{Rohfett} + 0,172 * \text{Laktose}) \\
 &= MA * (0,172 * 4,9 + 0,389 * 4,9 + 0,164 * 5,1) \\
 &= MA * 3,585 \quad [\text{kJ/d}]
 \end{aligned}$$

Analog gilt für **Rehe** nach den Durchschnittswerten der Milchzusammensetzung (Tab.3.10.):

$$\begin{aligned}
 [20] \quad \mathbf{BEA} = \mathbf{BEP} &= MA * (0,172 * \text{Rohprotein} + 0,389 * \text{Rohfett} + 0,172 * \text{Laktose}) \\
 &= MA * (0,172 * 9,0 + 0,389 * 7,0 + 0,164 * 3,7) \\
 &= MA * 4,878 \quad [\text{kJ/d}]
 \end{aligned}$$

Zum Zwecke der Vergleichbarkeit der Ergebnisse mit Literaturangaben zu Energieumsätzen wird hier neben der eben erwähnten aufgenommenen Bruttoenergie (GE; BEA) auch die Energiestufe der umsetzbaren (metabolisierbaren) Energie (ME) berechnet, d.h. die Energie aus der aufgenommenen Milch, welche dem Organismus des Jungtieres für Erhaltungsbedarf sowie Leistungsumsätze wie Wachstum oder Bewegung zur Verfügung steht (ME_j = Metabolisierbare Energie [kJ/d]).

Es gilt:

GE (Bruttoenergie der aufgenommenen Milch) – Energieverluste über Kot



Faktor: 0,91

DE (Verdauliche Energie) – Energieverluste über Harn



Faktor: 0,95

ME_j (Umsetzbare Energie)

Abb. 3.7.: Schema zur Umrechnung von Bruttoenergie der aufgenommenen Milch (GE) zu umsetzbarer Energie (ME_j)

Milch ist in den ersten Lebenswochen und bei ausschließlicher Milchnahrung sehr gut verdaulich. Der Faktor zur Umrechnung der Energiestufen GE zu DE liegt für Milch zwischen 0,89 und 0,95 (Prentice und Prentice, 1988). Hier wird er mit 0,91 angenommen (Kamphues et al., 1999). Über den Harn wird ein weiterer Energieverlust in Höhe von 5 % angenommen (Kamphues et al., 1999). Der Konvertierungsfaktor von DE zu ME lautet demnach 0,95.

Es gilt:

$$[21] \quad ME_j = BEA \cdot 0,91 \cdot 0,95 \text{ [kJ ME/d]}$$

Berechnung der Metabolisierbaren Energie für die Laktation (ME)

Gleichsam kann die vom Muttertier benötigte umsetzbare Energie für die Bildung einer bestimmten Milchmenge unter zu Hilfenahme der Bruttoenergie der gebildeten Milch (das entspricht der NEL = Nettoenergie Laktation im Terminus der Tierernährung) berechnet werden:

$$[22] \quad ME = \frac{BEP}{k_L} \quad [\text{kJ/d}]$$

k_L bezeichnet den Teilwirkungsgrad für die Laktation und ist als Faktor 0,6 anzunehmen (Kleiber, 1967; Kamphues et al., 1999)

$$\text{d.h.} \quad ME = \frac{BEP}{0,6}$$

Aus der für die Laktation aufzubringenden metabolisierbaren Energie kann nun retrograd die dafür notwendige Bruttoenergieaufnahme durch das Muttertier ermittelt werden (*Abb. 3.8.*). Für adulte Tiere sind unterschiedliche Faktoren für die Verdaulichkeit (Drożdż und Osiecki, 1973) und Energieverluste über Harn und Methan (Galbraith et al., 2000) anzunehmen. Galbraith et al. (2000) ermittelten sowohl für den Browser Weißwedelhirsch (*Odocoileus virginianus*) als auch den Intermediärtyp mit Tendenz zum Grazer Wapiti (*Cervus elaphus canadensis*) einen Faktor für die Umrechnung von verdaulicher zu metabolisierbarer Energie von 0,87 und für den Grazer Bison (*Bison bison*) einen Wert von 0,82. Für den Browser Reh und den Intermediärtyp mit Tendenz zum Grazer Mufflon wurde analog zu Weißwedelhirsch und Wapiti der Wert von 0,87 übernommen. Nahrungsenergieverluste über den Kot werden für Rehe nach Drozdzyk und Osiecki (1973) mit 13% angegeben, für Mufflons wird der Wert von 25% für Schafe nach Silanikove (2000) übernommen. Somit ergibt sich für die Umsetzbarkeit der Nahrungsbruttoenergie in Metabolisierbare Energie (q) beim Reh ein Wert von $q=0,75$ und beim Mufflon ein Wert von $q=0,65$.

d.h.:

ME (Umsetzbare Energie) + Energieverlustberücksichtigung für Harn und Gärgase



Faktor: 0,87 für Rehe (Galbraith et al., 2000)
Faktor: 0,87 für Mufflons (Galbraith et al., 2000)

DE (Verdauliche Energie) + Energieverlustberücksichtigung für Kot



Faktor: 0,87 für Rehe (Droždž und Osiecki, 1973)
Faktor: 0,75 für Mufflons (Silanikove, 2000)

GE (für die Milchbildung notwendige **Nahrungsbruttoenergieaufnahme**)

Abb. 3.8.: Schema zur Umrechnung von für die Milchbildung aufzubringender umsetzbarer Energie (ME) zu dafür benötigter Bruttoenergieaufnahme (GE)

Es ergeben sich folgende Berechnungsformeln für die benötigte Bruttoenergieaufnahme (GE) zur Deckung des Energiebedarfs für die Laktation (ME):

für Rehe:

$$[23] \quad GE = \frac{ME}{0,76} \text{ [kJ/d]}$$

für Mufflons:

$$[24] \quad GE = \frac{ME}{0,65} \text{ [kJ/d]}$$

3.6.4. Berechnung der Körperreserven

Wie bereits in der Literaturübersicht geschildert, gibt es für die Ermittlung der Körperzusammensetzung von Wiederkäuern mittels DVM mehrere Korrekturfaktoren, auch spezies- und nutzierrasseabhängig. Es werden hier Gleichungen aus Studien zur Körperzusammensetzung bei Ziegenlämmern von Treitel (1998) verwendet. In jener Studie waren Ziegenlämmer im Alter und im Lebendmassenbereich der hier verwendeten Tiere eingeschlossen. Es wurde davon ausgegangen, dass eine anhand von Ziegen ermittelte Berechnungsweise der Körperreserven aufgrund ihres Ernährungstyps *Intermediate Feeder* für die Verwendung bei Mufflons und Rehen geeignet ist. Treitel beschreibt für eine exaktere Berechnung des Gesamtkörperwassers eine Korrektur um die Chymuswassermasse (Formeln Nummer [25-27]) und um den Verlust von D₂O im Kot-Harngemisch (Formel [25] und [28]). Das Treitel'sche System der Regressionsgleichungen ist im Vergleich zu den in der Literatur vielfach aufgeführten Modellen, bei denen mit Hilfe der Lebendmasse und der mittels D₂O geschätzten Ganzkörperwassermasse direkt auf die Leerkörperzusammensetzung geschlossen wird, genauer. Es erfasst nicht nur die Variabilität der Chymusmassen, sondern nutzt auch die enge Beziehung zwischen der Leerkörpermasse und deren fettfreier Zusammensetzung.

Folgende Rechnungen sind für die Ermittlung der Körperreserven notwendig:

Zunächst wird der mittels DVM geschätzter Ganzkörperwassergehalt rKW_{DVM} (%) berechnet:

$$[25] \quad rKW_{DVM} = (M_{dinj} (g) - D_{chym}(g)) * 100 / (E_{di} / 1000 * (KGW(kg) - CHYM(kg)))$$

dazu sind die folgenden drei Parameter nötig:

$$[26] \quad \text{Chymusmasse CHYM (kg)}$$

$$CHYM = -0,8914 + 0,3148 * LM - 0,0051 * KGW^2$$

[27] Chymuswassermasse CHYWM (kg)

$$\text{CHYWM} = -0,7798 + 0,2759 \cdot \text{LM} - 0,0047 \cdot \text{KGW}^2$$

[28] D2O im Chymus D_{CHYM} (g):

$$D_{\text{CHYM}} = \text{CHYWM} \cdot E_{\text{dij}} / 1000$$

Das Leerkörpergewicht (LKGW in kg) ergibt sich dann aus dem Körpergewicht minus der Chymusmasse:

[29] $\text{LKGW} = \text{KGW} - \text{CHYM}$

Der Ganzkörperwassergehalt (rKW in %) wird nach zwei Gewichtsklassen separat berechnet:

[30] Ganzkörperwassergehalt rKW (%):

[30a] $\text{rKW} = 51,1291 + 0,2902 \cdot \text{rKW}_{\text{DVM}} (17)$ für 4-5kgKGW

[30b] $\text{rKW} = -7,6414 + 1,0613 \cdot \text{rKW}_{\text{DVM}}$ für Gruppen 8-21kgKGW

Die Berechnung des Leerkörperwassergehalts (rLKW in % Formel [32]) ist für die Berechnung des fettfreien Leerkörpergewichts (LKGW_f in kg Formel [34]) von Bedeutung, welches schließlich als Grundlage für die Ermittlung der Körperreserven Fett (Formeln [35] und [36]) und Protein (Formeln [38] und [39]) dient:

[31] Leerkörperwassermasse LKWM (kg):

$$\text{LKWM} = \text{rKW} / 100 \cdot \text{KGW} - \text{CHYWM}$$

[32] Leerkörperwassergehalt rLKW (%):

$$\text{rLKW} = \text{LKWM} / \text{LKGW} * 100$$

[33] Wassergehalt des fettfreien Leerkörpers rLK_{ff}W (%):

$$\text{rLK}_{\text{ff}}\text{W} = 79,5501 * \text{LKGW}^{-0,0263}$$

[34] Gewicht des fettfreien Leerkörpers LKGW_{ff} (kg):

$$\text{LKGW}_{\text{ff}} = \text{LKWM} * 100 / \text{rLK}_{\text{ff}}\text{W}$$

[35] Rohfett des Leerkörpers LKF (kg):

$$\text{LKF} = \text{LKGW} - \text{LKGW}_{\text{ff}}$$

[36] Rohfettgehalt des Leerkörpers rLKF (%):

$$\text{rLKF} = \text{LKFM} / \text{LKGW} * 100$$

[37] Rohproteingehalt des fettfreien Leerkörpers rLK_{ff}P (%):

$$\text{rLK}_{\text{ff}}\text{P} = 17,3010 * \text{LKGW}^{0,0739}$$

[38] Rohproteingehalt des Leerkörpers rLKP (%):

$$\text{rLKP} = \text{rLK}_{\text{ff}}\text{P} / \text{LKGW} * \text{LKGW}_{\text{ff}}$$

[39] Rohprotein des Leerkörpers LKP (kg):

$$\text{LKP} = \text{LKGW} * \text{rLKP} / 100$$

3.7. Statistische Methoden

Ergebnisse sind als Mittelwerte mit Standardabweichung angegeben; n ist die Anzahl der Tiere, N die Anzahl der Messungen, \pm bezeichnet die Standardabweichung der Mittelwerte. Für die statistische Auswertung kam das Computerprogramm SPSS® (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) in der Version 16 zum Einsatz. Unter Verwendung geeigneter statistischer Tests (Mann-Whitney-U, Wilcoxon, lineare Regression) wurden verschiedene Fragestellungen auf ihre Signifikanz getestet. Der „p-Wert“ wurde stets zweiseitig und exakt berechnet angegeben. Tests auf Saisonalität wurden unter zu Hilfenahme des Programms Cosinor (Vectronics GmbH, Berlin, Adlershof) durchgeführt.

4.1. Wetter

Zur Betrachtung der Saisonalität während des Versuchszeitraums werden die monatlichen Mittelwerte zu Temperatur und Niederschlagsmenge während des Untersuchungszeitraumes graphisch dargestellt.

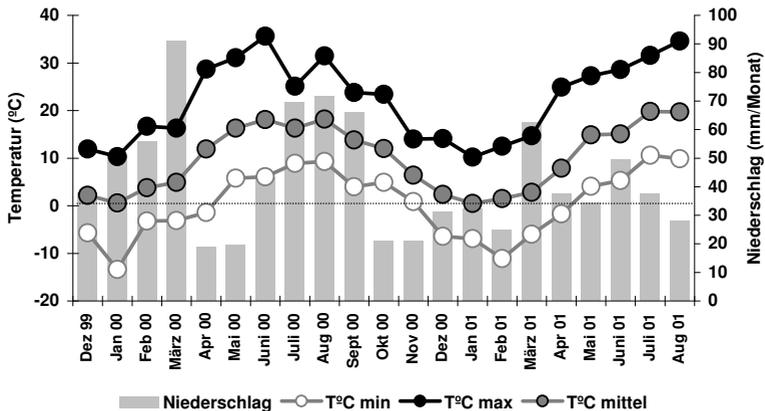


Abb. 4.1.: Wetter während der Versuchszeiträume. Angegeben sind durchschnittliche Monatswerte zu Minimal-, Maximal- sowie Durchschnittstemperatur und Niederschlagsmenge. Werte aus der Klimadatendatei des Deutschen Wetterdienstes für den Ort Lindenberg (geographischer Längengrad: 14,12° ; geographischer Breitengrad: 52,2°) westlich des Untersuchungsgebietes.

Die Betrachtung der Durchschnittstemperaturen und Niederschlagsmengen im 10-Jahres-Mittel ergab, dass

- April, Juni, Okt, Nov, 2000 vergleichsweise⁸ wärmer waren und der Juli 2000 kühler war
- Februar und März 2000 vergleichsweise⁸ niederschlagsreich waren und der Mai 2000 außergewöhnlich trocken war.

⁸ Aufgeführt sind die Monate, deren Werte außerhalb der Standardabweichung zum 10-Jahres-Mittelwert lagen.

4.2. Validierungsexperimente / Vorversuche

Für die Anwendbarkeit der DVM bei jungen und adulten Mufflons und Rehen wurde die benötigte Zeit ab Markerapplikation bis zum Erreichen des Verteilungsgleichgewichts von D₂O mit dem Körperwasser (Äquilibrationszeit) ermittelt oder überprüft. Auch ein eventuelles Isotopenrecycling bei Geschwisterkitzen sollte näher betrachtet werden.

4.2.1. Validierungsexperiment A: Ermittlung der D₂O-Äquilibrationszeit adulter weiblicher Mufflons

Tab. 4.1. zeigt Parameter zur Äquilibrationszeitermittlung zweier Mufflons. Mufflon Nr.3 hatte im August eine Durchfallerkrankung, die erst während der Versuchsdurchführung evident wurde. Eine Aussage zur Äquilibrationszeit bei Mufflon Nr.3 war daher für den August nicht möglich.

Tab. 4.1.: Äquilibrationszeitermittlung an adulten Mufflons im Januar und August; ΔE_{D_i} (ppm): Abweichung der D₂O-Initial-Konzentrationen (E_{D_i}) zweier aufeinander folgender Blutproben

| Monat | Mufflon – Nr. | verstrichene Zeit nach Markerapplikation Δt_{eq} (h) | E_{D_i} (ppm) | ΔE_{D_i} (ppm) | Äquilibrationszeitpunkt nach spätestens (h) |
|--------|---------------|--|-----------------|------------------------|---|
| Januar | 2 | 3,2 | 814 | | 4,2 |
| | | 4,2 | 758 | -56 | |
| | | 5,0 | 757 | - 1 | |
| | | 5,6 | 757 | +/- 0 | |
| | 3 | 4,1 | 755 | | 4,1 |
| | | 4,7 | 755 | +/- 0 | |
| | | 5,3 | 754 | -1 | |
| August | 2 | 3,7 | 766 | | 3,7 |
| | | 4,7 | 763 | - 3 | |
| | | 5,4 | 767 | + 4 | |
| | | 6,4 | 764 | - 3 | |
| | 3 | | | | nicht bestimmbar (Durchfallerkrankung) |

4.2.2. Validierungsexperiment B: Ermittlung der D_2O -Äquilibrierungszeit adulter weiblicher Rehe

An Ricke Nummer 1 wurde die D_2O -Äquilibrierungszeit im Januar (Winter) und April (Frühjahr) 1999 bestimmt.

D_2O -Äquilibrierungszeit adulter Rehe im Winter

Die graphische Darstellung in *Abb. 4.2.* (nach den E_D -Werten der *Tab. 4.2.*) zeigt exemplarisch die Kinetik der D_2O -Konzentration im Blutwasser während der Äquilibrierungsphase im Januar:

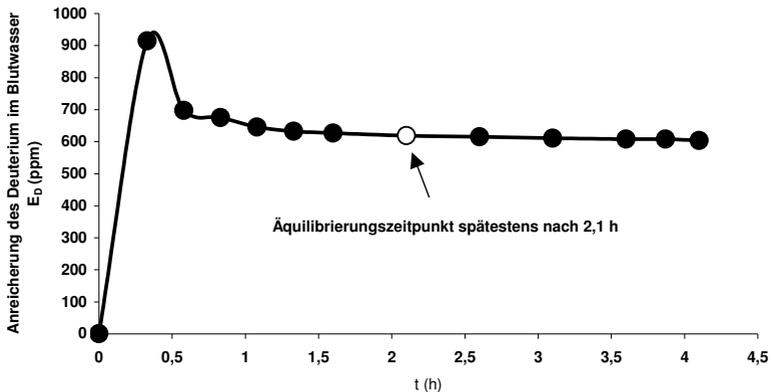


Abb. 4.2.: Darstellung der D_2O -Äquilibrierung mit dem Blutwasser einer adulten Ricke im Januar. Injektionszeitpunkt des D_2O zum Zeitpunkt t_0 . O = Probenahmen

Die Äquilibrierung von D_2O mit dem Blutwasser während des Vorversuchs an Ricke Nr.1 im Januar fand nach spätestens 2,1h statt (*Tab. 4.2.*).

Tab. 4.2.: Äquilierungszeitermittlung an Ricke Nr. 1 im Januar; ΔE_{Di} (ppm): Abweichung der D_2O -Initial-Konzentrationen (E_{Di}) zweier aufeinander folgender Blutproben

| verstrichene Zeit nach Markerapplikation Δt_{eq} (h) | E_D (ppm) | E_{Di} (ppm) | ΔE_{Di} (ppm) | Äquilierungs- zeitpunkt nach spätestens (h) |
|--|--------------|----------------|-----------------------|---|
| 0 | $E_{Dhg}: 0$ | | | |
| 0,3 | 913 | 914 | | |
| 0,6 | 699 | 700 | -214 | |
| 0,8 | 676 | 678 | -22 | |
| 1,1 | 646 | 649 | -29 | |
| 1,3 | 634 | 637 | -12 | |
| 1,6 | 627 | 630 | -11 | |
| 2,1 | 619 | 623 | -7 | 2,1 |
| 2,6 | 615 | 620 | -3 | |
| 3,1 | 611 | 617 | -3 | |
| 3,6 | 608 | 615 | -2 | |
| 3,9 | 608 | 615 | +/-0 | |
| 4,1 | 604 | 612 | -3 | |

D_2O -Äquilierungszeit adulter Rehe im Frühjahr

Die Äquilierung von D_2O mit dem Blutwasser während des Vorversuchs im April an Ricke Nr. 1 fand nach spätestens 1,5h statt (Tab. 4.3.):

Tab. 4.3.: Äquilierungszeitermittlung an Ricke Nr. 1 im April; ΔE_{Di} (ppm): Abweichung der D_2O -Initial-Konzentrationen (E_{Di}) zweier aufeinander folgender Blutproben

| verstrichene Zeit nach Markerapplikation Δt_{eq} (h) | E_{Deq} (ppm) | E_{Di} (ppm) | ΔE_{Di} (ppm) | Äquilierungs- zeitpunkt nach spätestens (h) |
|--|-----------------|----------------|-----------------------|---|
| 0 | $E_{Dhg}: 2$ | | | |
| 0,5 | 609 | 611 | | |
| 1,5 | 531 | 535 | -76 | 1,5 |
| 2 | 526 | 531 | -4 | |
| 2,5 | 525 | 531 | +/- 0 | |
| 3 | 525 | 532 | +1 | |
| 3,6 | 522 | 531 | -1 | |

4.2.3. Überprüfung der D₂O-Äquilibrierungszeiten

Überprüfung der D₂O-Äquilibrierungszeit adulter Ricken

Im Validierungsexperiment B wurde die Äquilibrierung des D₂O mit dem Blutwasser nach spätestens 2,1h erreicht. Eine Überprüfung dieser Zeitspanne an 6 Ricken erfolgte im Rahmen der Experimente zur Körperzusammensetzung im März und Juli. Der Vergleich der E_{Di}-Werte konsekutiv gewonnener Blutproben zeigte, dass die Äquilibrierung mindestens 1,9h benötigte und nach spätestens 3,1h bei allen untersuchten Tieren stattgefunden hatte (Tab. 4.4.):

Tab. 4.4: Überprüfung der D₂O Äquilibrierungszeit Ricken; ΔE_{Di} (ppm): Abweichung der D₂O-Initial-Konzentrationen (E_{Di}) zweier aufeinander folgender Blutproben

| Monat | Ricke Nr. | verstrichene Zeit nach Markerapplikation Δt_{eq} (h) | E _{Di} (ppm) | ΔE_{Di} (ppm) | Äquilibrierungs- zeitpunkt nach spätestens (h) |
|-------|-----------|--|-----------------------|-----------------------|--|
| März | 4 | 2,5 | 1021 | | |
| | | 3,1 | 1032 | +11 | 3,1 |
| | | 3,4 | 1032 | +/-0 | |
| | 5 | 2,6 | 819 | | 2,6 |
| | | 3,2 | 823 | +4 | |
| | 6 | 1,1 | 776 | | |
| | | 1,9 | 738 | -38 | 1,9 |
| | | 2,5 | 739 | +1 | |
| | | 3,2 | 735 | -4 | |
| Juli | 8 | 2,5 | 692 | | 2,5 |
| | | 3,3 | 689 | -3 | |
| | 1 | 2,72 | 873 | | 2,7 |
| | | 3,37 | 873 | +/-0 | |
| | 9 | 3,08 | 815 | | 3,1 |
| | | 3,63 | 817 | +2 | |

Die Äquilibrierungszeit war beim Mufflon mit etwa vier Stunden signifikant länger als die der Rehe mit im Mittel 2,4 Stunden (Mann-Whitney-U: 0,000; p=0,012; N=11; n=3 Mufflons; n=8 Rehe).

Überprüfung der D₂O-Äquilibrationszeit bei Mufflonlämmern

Die Auswertung der Vergleiche zwischen den rechnerisch extrapolierten Initialanreicherungen (E_{D_i}) der Blutproben 2½ und 3h nach Markerapplikation zeigte, dass 2½h Äquilibrationszeit für Mufflonlämmer ausreichend sind. Eine nach 2½ h stattgefundene Äquilibration kann, außer für Lamm Nr. 6, angenommen werden (Tab. 4.5). Es ergaben sich Abweichungen der E_{D_i} -Werte von 0ppm (einmal), und 2ppm (dreimal).

Tab. 4.5: Überprüfung der Äquilibrationszeit von 2,5 h an Mufflonlämmern; ΔE_{D_i} (ppm): Abweichung der D₂O-Initial-Konzentrationen (E_{D_i}) zweier aufeinander folgender Blutproben

| Lamm Nr. | verstrichene Zeit nach Markerapplikation Δt_{eq} (h) | E_{D_i} (ppm) | ΔE_{D_i} (ppm) | Äquilibrations- zeitpunkt nach spätestens (h) |
|----------|--|-----------------|------------------------|---|
| 4 | 2,6 | 802 | | 2,6 |
| | 3,1 | 804 | +2 | |
| 5 | 2,7 | 714 | | 2,6 |
| | 3,3 | 714 | +/- 0 | |
| 6 | 2,4 | 833 | | nicht bestimmbar |
| | 3,0 | 819 | -14 | |
| 7 | 2,5 | 430 | | 2,5 |
| | 3,1 | 428 | -2 | |
| 8 | 2,2 | 512 | | 2,2 |
| | 2,6 | 510 | -2 | |

Überprüfung der D₂O-Äquilibrationszeit bei Rehkitzten

Die Auswertung der Vergleiche zwischen den rechnerisch extrapolierten Initialanreicherungen der Blutproben 2½ und 3h nach Markerapplikation zeigte auch für die Rehkitze, dass nach 2½ h die Äquilibration von D₂O mit dem Blutwasser stattgefunden hat. Bei Kitz Nr. 4 konnte die erste Äquilibrationsblutprobe allerdings erst nach 3,0h gezogen werden. Das Verteilungsgleichgewicht war zu diesem Zeitpunkt bereits eingetreten. Es ergaben sich die in Tab. 4.6. gezeigten Abweichungen der E_{D_i} -Werte zweier aufeinander folgender Äquilibrationsblutproben.

Tab. 4.6.: Überprüfung der Äquilierungszeit von 2,5h an Rehkitzen; ΔE_{D_i} (ppm): Abweichung der D_2O -Initial-Konzentrationen (E_{D_i}) zweier aufeinander folgender Blutproben

| Kitz Nr. | verstrichene Zeit nach Markerapplikation Δt_{eq} (h) | E_{D_i} (ppm) | ΔE_{D_i} (ppm) | Äquilierungszeitpunkt nach spätestens (h) |
|----------|--|-----------------|------------------------|---|
| 4 | 3,0 | 553 | | 3,0 |
| | 4,2 | 555 | +2 | |
| 5 | 2,3 | 589 | | 2,3 |
| | 3,0 | 585 | - 4 | |
| 6 | 2,5 | 488 | | 2,5 |
| | 3,1 | 490 | -2 | |
| 7 | 2,5 | 560 | | 2,5 |
| | 3,0 | 559 | -1 | |
| 8 | 2,5 | 542 | | 2,5 |
| | 3,0 | 542 | +/- 0 | |

4.2.4. Wasserumsätze von Mufflon und Reh

Im Zusammenhang mit den Äquilierungszeiten ist die Kenntnis des Wasserumsatzes interessant. Ein höherer Wasserumsatz bedingt eventuell schnellere Äquilierungszeiten (MacFarlane und Howard, 1972).

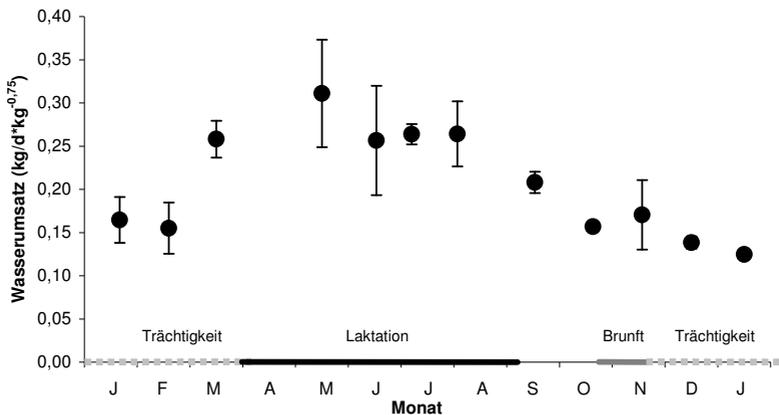


Abb. 4.3.: Wasserumsätze pro kg metabolischem Körpergewicht ($kg/kg^{0,75} \cdot d^{-1}$) weiblicher Mufflons ($n=4$) im Jahresverlauf ermittelt mithilfe der Deuteriumoxidverdünnungsmethode

Abb. 4.3. zeigt den Wasserumsatz weiblicher Mufflons im Jahresverlauf. Des weiteren ist die Wasserumsatzrate pro kg metabolischem Körpergewicht ($\text{kg}^{0,75}$) zwischen Trächtigkeit (im dritten Trächtigkeitmonat⁹) und Hauptlaktation sowohl intra- als auch interspezifisch für Mufflon und Reh in Tab. 4.7. gegenübergestellt.

Tab. 4.7.: Vergleich der Wasserumsatzraten ($\text{kg}/\text{kg}^{0,75}\cdot\text{d}^{-1}$) während Trächtigkeit und Laktation bei Reh und Mufflon; n.tr. = nicht trüchtig; n.lakt. = nicht laktierend

| | Tier Nr. | Trächtigkeit | Tier Nr. | Laktation |
|--------------------------------------|----------|--|----------|--|
| Ricken | 2 | 0,105 | 1 | 0,275 |
| | 3 | 0,105 | 8 | 0,274 |
| | 4 | 0,212 | 9 | 0,267 |
| | 5 | 0,155 | | |
| | 6 | 0,146 | | |
| MW±SD | | 0,144±0,044 | | 0,270±0,005 |
| Mufflons | 1 | 0,174 | 1 | 0,355 |
| | 2 | 0,111 | 2 | 0,359 |
| | 3 | 0,170 | 3 | 0,305 |
| | 4 | 0,165 (n.tr.) | 4 | 0,225 (n.lakt.) |
| MW±SD (o. subadultes Tier) | | 0,155±0,030 (0,152±0,035) | | 0,311±0,062 (0,340±0,030) |

Die Wasserumsatzraten sind während der Laktation etwa doppelt so hoch wie zum Zeitpunkt der Trächtigkeit (Tab. 4.7.) und stiegen somit signifikant an (Mann-Whitney-U-Test: $U=0,000$; $p=0,001$; $N=14$; $n_{\text{Trächtigkeit}}=8$; $n_{\text{Laktation}}=6$). Es gibt keine offensichtlichen Unterschiede im Sinne von Größenordnungen zwischen den Arten (bei der folgenden Statistik wurden die Werte ohne Berücksichtigung des subadulten Mufflons Nr.4 in Klammern angegeben):

Trächtigkeit: Mann-Whitney-U: 6,000 (5,000); $p=0,373$ (0,518); $N=9(8)$

Laktation: Mann-Whitney-U: 3,000 (0,000); $p=0,400$ (0,100); $N=7(6)$

⁹ beim Reh wurde hierfür der Trächtigungsabschnitt ab dem Implantationszeitpunkt Ende Dezember berücksichtigt

4.2.5. Isotopenrecycling Kitz – Ricke - Kitz

Der Vergleich der Hintergrundproben der zeitlich versetzt untersuchten Geschwisterkitze Kitz 1 und Kitz 2 ergab kein versuchstechnisch relevantes Isotopenrecycling über Urin- und Kotaufnahme der markierten Kitze durch das Muttertier und Wiederabgabe mit der Milch. Bei Kitz 1 betrug die D₂O – Hintergrundkonzentration 3ppm. Kitz 2 hatte einen Hintergrundwert von 5 ppm. Der Unterschied von 2ppm liegt im Messfehlerbereich des Infrarotspektralphotometers und ist somit vernachlässigbar. Der Mittelwert der Hintergrundkonzentrationen aller Kitze betrug 3±1ppm (n=8).

4.3. Körpergewicht und Körperreserven – adulte Tiere

4.3.1. Mufflonschafe

4.3.1.1. Körpergewichtsentwicklung Mufflonschafe im Jahresverlauf

Für den folgenden Überblick zur saisonalen Körpergewichtsentwicklung der Mufflonschafe soll erwähnt werden, dass Schaf 1 zwei Lämmer innerhalb von 9 Monaten setzte (März 2000 und Januar 2001). Schaf 4 wurde erst im Herbst des Untersuchungsjahres zum ersten Mal trächtig und wuchs während des Untersuchungsjahres noch. Daher wurden einige Ergebnisse getrennt nach alle Versuchschafe (n=4) und nur adulte (ausgewachsenen) Versuchstiere (n=3) aufgeführt.

Im saisonalen Gewichtsverlauf der adulten weiblichen Mufflons ist ein deutliches Muster zu erkennen (*Abb. 4.4.*). Durch die Geburt nimmt das Körpergewicht ab, zu Beginn der Laktation wieder leicht zu, ist dann während der Sommermonate relativ konstant, um dann ab September wieder anzusteigen. Mufflonschaf Nummer 1 nahm bis zum für die Tierart außergewöhnlichen Geburtszeitpunkt Januar am Ende des Untersuchungszeitraumes deutlich an Gewicht zu. Für die Mufflons 1,3 und 4 wurde ein signifikantes zirkaannuales Muster ermittelt und zwar mit den Maxima im Herbst (*Tab. 4.8.*).

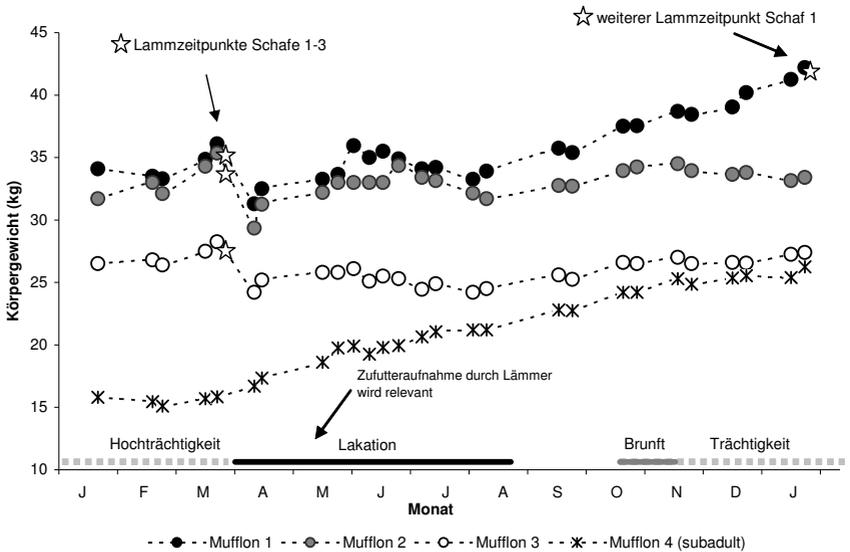


Abb.4.4.: Saisonale Körpergewichtsentwicklung (kg) der weiblichen Mufflons während des Versuchszeitraums von Januar 2000 bis Januar 2001

Im Anhang befindet sich die Erläuterung der Cosinor-Methode zur Untersuchung einer Zeitreihe hin auf statistisch signifikante Jahresrhythmik.

Tab. 4.8. : Ergebnisse zur zirkaannualen Rhythmik der Körpergewichtsentwicklung (kg) weiblicher Mufflons (n=4) (Cosinor-Analyse).

| Mufflon Nummer | p-Wert | Maximum |
|----------------|--------|----------------|
| 1 | 0,0202 | Mitte November |
| 2 | 0,6113 | - |
| 3 | 0,0179 | Mitte Oktober |
| 4 | 0,0052 | Mitte Oktober |

Die für die Fragestellungen dieser Studie relevanten Körperreserven Fett und Protein werden in den folgenden Abschnitten ausführlicher betrachtet.

4.3.1.2. Änderungen des Körperfetts im Jahresverlauf

Das folgende Diagramm (Abb. 4.5.) beschreibt die Änderungen des Leerkörperfetts der weiblichen Mufflons im Jahresverlauf. Die monatlichen Mittelwerte schwanken zwischen $0,96 \pm 0,68 \text{ kg}$ und $5,64 \pm 1,41 \text{ kg}$. Bei allen Mufflonschafen inkl. dem subadulten Schaf ist ein deutlicher saisonaler Rhythmus erkennbar (Cosinor-Analyse s. Tab. 4.9.). Die Minimalwerte liegen im Mai/Juni, Maxima werden im Dezember/Januar erreicht. Im Juli litt Mufflon 2 unter Durchfall. Mufflon 3 hatte im August und September Durchfall.

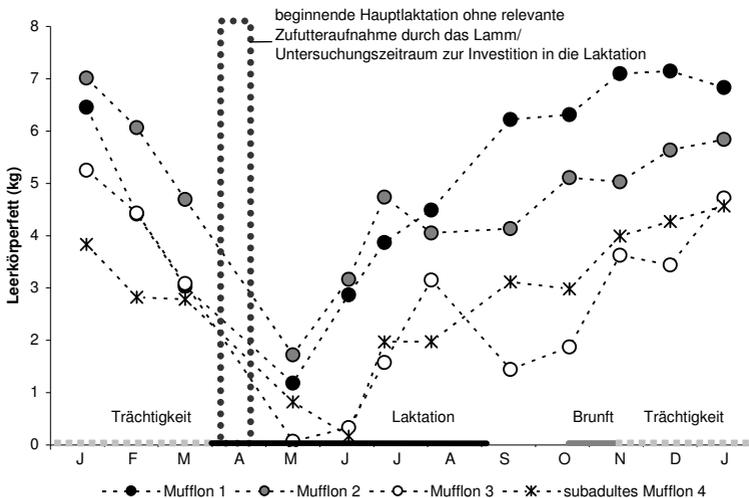


Abb. 4.5.: Saisonalen Verlauf des Leerkörperfetts (kg) von Mufflonschafen

Tab. 4.9.: Ergebnisse zur zirkaannualen Rhythmik der Leerkörperfettentwicklung (kg) weiblicher Mufflons (n=4) (Cosinor-Analyse)

| Mufflon Nummer | p-Wert | Maximum |
|----------------|----------|-----------------|
| 1 | <0,00005 | Anfang Dezember |
| 2 | 0,0095 | Ende Dezember |
| 3 | 0,0176 | Mitte Januar |
| 4 | 0,0002 | Ende Dezember |

Kalkuliert man aus den monatlichen Messwerten die mittlere tägliche Änderung im Körperfett, so zeigt sich, dass der Fettreservenabbau zu Beginn des Jahres während der zweiten Trächtigkeitshälfte und Frühlaktation erfolgt (Abb. 4.6.): Von Januar bis Mai wird Fett unter monatlich ähnlich hohen Raten abgebaut ($46 \pm 4 \text{g/d}$). Der Zeitraum des Hauptfettaufbaus liegt zwischen Juni und Juli ($65 \pm 12 \text{g/d}$). Aufgrund von Durchfallerkrankungen blieben der Juli/August-Wert von Mufflon2 (-26g/d), von Mufflon 3 der August-September-Wert (-39g/d) sowie der September-Oktober-Wert ($+13 \text{g/d}$) bei der Mittelwertberechnung unberücksichtigt. Außerdem wurde der Dezember/Januar-Wert von Mufflon 1 (-11g/d) aufgrund ihrer Hochträchtigkeit hier weggelassen (Lammzeitpunkt 21. Januar).

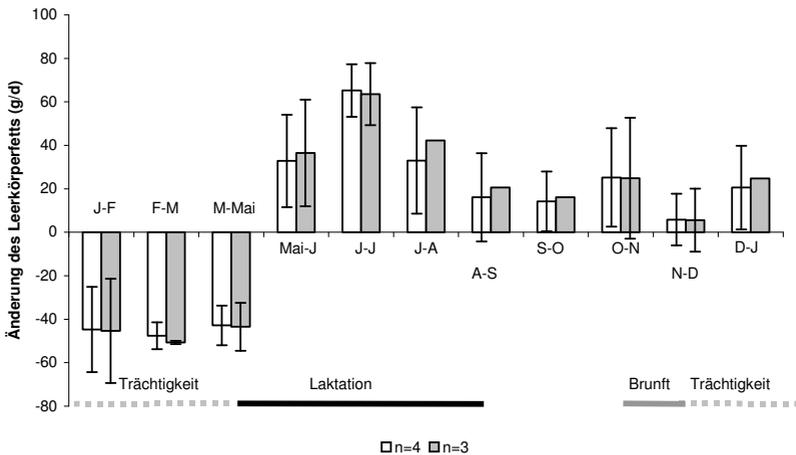


Abb. 4.6.: Mittlere tägliche Änderung des Leerkörperfetts weiblicher Mufflons in g/d im Vergleich zum vorausgehenden Untersuchungszeitpunkt. Dargestellt sind die Mittelwerte aus $n=4$, d.h. unter Einbeziehung aller Mufflonschafe aus Experiment 1 (Anzahl der Messpunkte: $N=44$) und die Mittelwerte nur der adulten reproduzierenden Schafe des ersten Experiments $n=3$ ($N=32$). Zu beachten ist die ausnahmsweise Darstellung von zwei Monaten in einem Balken (März bis Mai) und die fehlende Standardabweichung bei $n=3$ für J-A, A-S, S-O und D-J, da hier je nur die Werte zweier adulter Tiere zugrunde liegen.

Zwischen den Wertepaaren zu Körpergewicht (kg) und Leerkörperfett (kg) aller adulten weiblichen Mufflons zusammengenommen besteht ein Zusammenhang (Spearman's rho: 0,638; $p < 0,0005$; $n=4$; $N=48$). *Abb. 4.7.* zeigt die Betrachtung auf individuellem Niveau. Hier lässt sich feststellen, dass lediglich bei Mufflon Nr.1 und 4 eine signifikante Korrelation zwischen Körpergewicht und Leerkörperfett besteht, d.h. je höher das Körpergewicht war, desto mehr Fett enthielt der Leerkörper (Mufflon 1: Spearman's rho: 0,695; $p=0,012$; $N=12$; Mufflon 4: Spearman's rho: 0,606; $p=0,037$; $N=12$). Bei Mufflon Nr.2 und Nr.3 ergab sich jedoch kein Zusammenhang zwischen diesen Parametern (Mufflon 2: Spearman's rho: 0,672; $p=0,137$; $N=12$; Mufflon 3: Spearman's rho: 0,515; $p=0,087$; $N=12$).

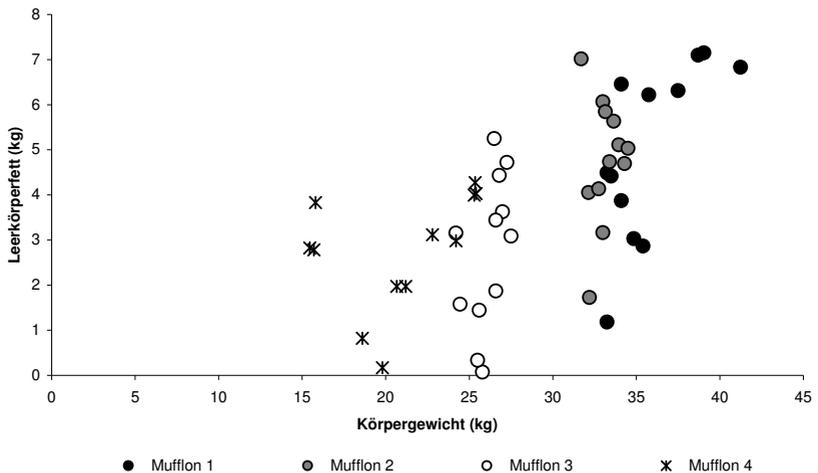


Abb. 4.7.: Zusammenhang von Leerkörperfett (kg) und Körpergewicht (kg) weiblicher Mufflons ($n=4$), dargestellt sind die Wertepaare der einzelnen Versuchstiere zu sämtlichen gemessenen Zeitpunkten im Jahresverlauf

4.3.1.3. Änderungen des Körperproteins im Jahresverlauf

Der saisonale Verlauf des Leerkörperproteins zeigt von Januar bis Juni eine Zunahme des Leerkörperproteins, sodann eine Abnahme bis August, um danach bis zur Brunft wieder anzusteigen. Nach der Brunft erfolgt bei Schaf 1 ein weiterer Anstieg bis Januar, als es ein weiteres Mal lammt. Die übrigen Mufflons hingegen verlieren Proteinmasse nach der Brunft. Dies gilt auch für das subadulte Schaf 4, welches in dieser Brunftperiode belegt worden ist und im Folgejahr lammt (Abb. 4.8.). Die Minimal- resp. Maximal-Mittelwerte liegen zwischen $3,89 \pm 1,45 \text{ kg}$ im Januar und $5,07 \pm 1,27 \text{ kg}$ im Juni. Ohne das subadulte Schaf 4 liegen die Werte zwischen $4,55 \pm 0,75 \text{ kg}$ und $5,64 \pm 0,74 \text{ kg}$ zu denselben Zeitpunkten. Die Cosinor-Analyse zeigte lediglich für Mufflon 4 eine signifikante jahreszeitliche Rhythmik der Leerkörperproteinentwicklung (Tab. 4.10.). Dies gilt ebenso für die Betrachtung des Leerkörperproteins als prozentualer Anteil der Leerkörpermasse.

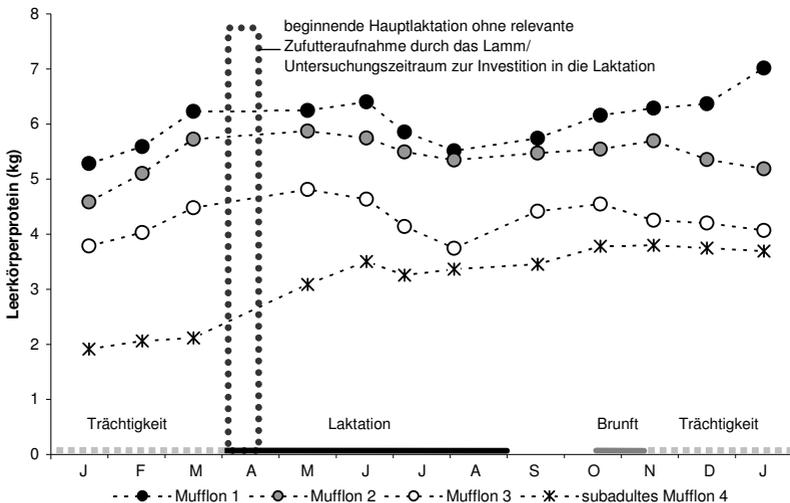


Abb. 4.8.: Saisonaler Verlauf des Leerkörperproteins (kg) von Mufflonschafen

Tab. 4.10.: Ergebnisse zur zirkannualen Rhythmik der Leerkörperproteinentwicklung (kg) weiblicher Mufflons (n=4) (Cosinor-Analyse).

| Mufflon Nummer | p-Wert | Maximum |
|----------------|----------------|------------------|
| 1 | n.s.; p=0,7673 | - |
| 2 | n.s.; p=0,4053 | - |
| 3 | n.s.; p=0,8850 | - |
| 4 | p=0,0215 | Anfang September |

Die tägliche Zunahme an Leerkörperprotein ist für alle Tiere am höchsten zwischen Januar und Februar ($11\pm 6\text{g/d}$) sowie Februar und März ($16\pm 10\text{g/d}$); der Körperproteinabbau findet hauptsächlich von Juni bis Juli statt ($19\pm 8\text{g/d}$) (Abb. 4.9.).

Betrachtet man dies nur für die adulten Tiere, sind Januar-Februar und Februar-März die Hauptaufbaumonate (13 ± 5 bis $21\pm 4\text{g/d}$). Leerkörperproteinabbau erfolgt hauptsächlich zwischen Juni und Juli ($22\text{g}\pm 4\text{g/d}$) und Juli-August (13 und 15g/d) (s. ebenfalls Abb. 4.9.).

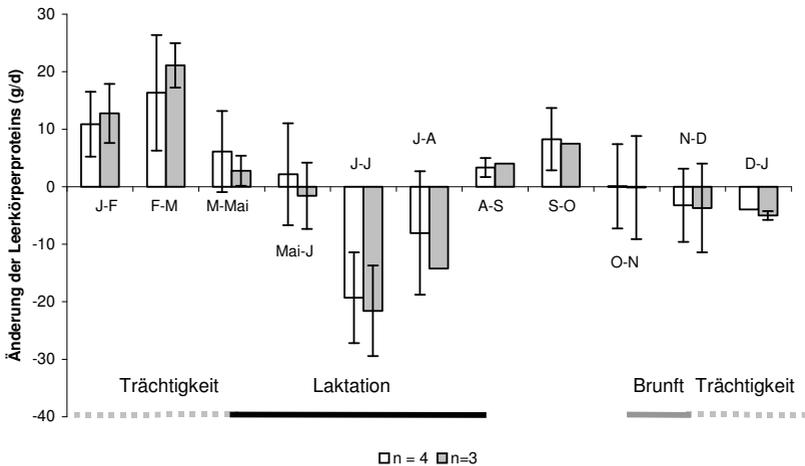


Abb. 4.9.: Mittlere tägliche Änderung des Leerkörperproteins weiblicher Mufflons in g/d im Vergleich zum vorausgehenden Untersuchungszeitpunkt, dargestellt sind die Mittelwerte aus n=4, N=45 und n=3; N=33; zu beachten ist die ausnahmsweise Darstellung von zwei Monaten in einem Balken (März bis Mai) und die fehlende Standardabweichung bei n=3 für J-A, A-S, S-O sowie D-J, da dann nur zwei Tiere betrachtet werden konnten.

4.3.2. Ricken – Körpergewichte und Körperreserven

Bei den weiblichen adulten Rehen wurden das Körpergewicht und die Körperreserven Fett und Protein während der Hochträchtigkeit im März (n=6) und der Hauptlaktationsperiode im Juli (n=3) ermittelt (Tab. 4.11.) Aus logistischen Gründen war es nicht möglich, dieselben Tiere zu beiden Zeitpunkten zu untersuchen.

Im Vergleich der untersuchten Parameter während Hochträchtigkeit und Laktation ließen sich keine statistisch signifikanten Änderungen zwischen den Rehgruppen erkennen (Mann-Whitney-U-Test: Körpergewicht: $U=5,000$; $p=0,333$; $N=9$; Leerkörperfett/-protein: $U=7,000$; $p=0,714$; $N=9$).

Tab. 4.11.: Körpergewichte und Körperreserven Ricken während Trächtigkeit und Laktation

| Ricke Nr. | Körpergewicht (kg) | Leerkörperfett (kg) | Leerkörperprotein (kg) |
|---------------------|--------------------|---------------------|------------------------|
| Trächtigkeit | | n=6 | |
| 2 | 22,40 | 3,91 | 3,20 |
| 3 | 22,50 | 5,80 | 2,82 |
| 4 | 16,75 | 3,68 | 2,13 |
| 5 | 23,30 | 6,77 | 2,77 |
| 6 | 22,30 | 4,79 | 2,99 |
| 7 | 23,30 | 3,22 | 3,54 |
| MW±SD: | 21,76±2,49 | 4,69±1,37 | 2,91±0,47 |
| Laktation | | n=3 | |
| 8 | 25,50 | 6,18 | 3,37 |
| 1 | 18,30 | 2,67 | 2,64 |
| 9 | 23,50 | 8,55 | 2,43 |
| MW±SD: | 22,43±3,72 | 5,80±2,96 | 2,81±0,49 |

Es zeigte sich bei der Betrachtung aller Ricken, dass das Leerkörperfett mit dem Körpergewicht ansteigt (Spearman´s rho: 0,686; p=0,041; N=9; Abb. 4.10.).

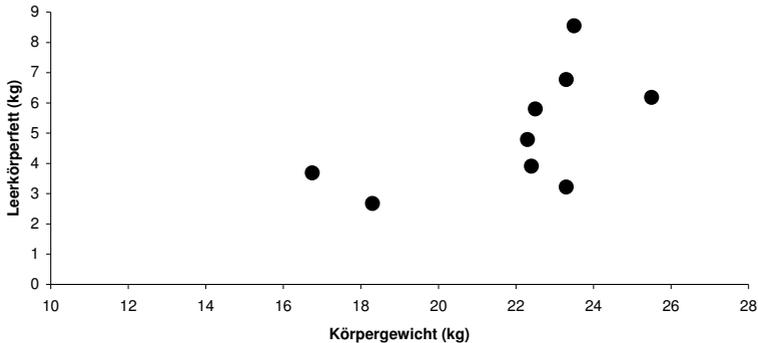


Abb. 4.10.: Körpergewicht und Leerkörperfett adulter weiblicher Rehe (n=9)

Während Mufflons einen signifikanten saisonalen Rhythmus in der Körperreserve Fett aufweisen, zeigen Rehe keinen Unterschied im Körperfettgehalt zwischen den Reproduktionsabschnitten Trächtigkeit und Laktation.

4.4. Körpergewichtsentwicklung und Körperzusammensetzungen Jungtiere

4.4.1. Mufflonlämmer

Das Körpergewicht der untersuchten Mufflonlämmer (n=8) betrug zu Versuchsbeginn (Tag 1) im Mittel $4,33 \pm 0,38$ kg, bei Versuchende (Tag 4) wurden im Mittel $4,87 \pm 0,36$ kg gemessen. Aus den Werten beider Versuchstage wurde die durchschnittliche tägliche Zunahme (Wachstumsrate) ermittelt. Sie lag bei $0,14 \pm 0,02$ kg/d. Nach Andersen et al. (2000) und Oftedal (1981) ist die Wachstumsrate im ersten Lebensmonat von Kitzen sowie Lämmern und vielen weiteren Säugetierarten linear. Da das Alter der Lämmer bekannt war, konnte das Geburtsgewicht extrapoliert werden, es lag bei $2,94 \pm 0,51$ kg

(Tab.4.12.). Für die anschließende vergleichende Betrachtung der Jungtiere beider Modelltierarten wurden Parameter auf das $\text{KGW}^{0,83}$ (Ofteidal, 1984; Riek, 2008) bezogen dargestellt.

Tab. 4.12.: Gewichtsentwicklung und extrapolierte Geburtsgewichte der Versuchslämmer
 KGW = Körpergewicht; WR=Wachstumsrate; GebGW = extrapoliertes Geburtsgewicht

| Lamm - # | Geschlecht | KGW (kg) | KGW (kg) | WR | WR | GebGW (kg) |
|-----------------------------|------------|---------------------------------|---------------------------------|------------------------------|--|---------------------------------|
| | | Tag 1 | Tag 4 | (g/d) | ($\text{g/kg}^{0,83} \cdot \text{d}^{-1}$) | |
| 1 | w | 4,20 | 4,75 | 137 | 40 | 2,55 |
| 2 | w | 4,25 | 4,65 | 100 | 29 | 3,25 |
| 3 | m | 4,00 | 4,70 | 176 | 52 | 2,59 |
| 4 | w | 4,35 | 4,85 | 125 | 35 | 2,85 |
| 5 | w | 4,95 | 5,45 | 126 | 32 | 3,69 |
| 6 | w | 4,40 | 4,90 | 126 | 35 | 3,26 |
| 7 | w | 4,75 | 5,30 | 138 | 36 | 3,24 |
| 8 | m | 3,75 | 4,35 | 150 | 47 | 2,10 |
| MW\pmSD | | 4,33\pm0,38 | 4,87\pm0,36 | 135\pm22 | 38\pm8 | 2,94\pm0,51 |

Beim Vergleich des extrapolierten Geburtsgewichts mit der Wachstumsrate der Lämmer (Abb. 4.11.) ergibt sich kein Zusammenhang zwischen diesen Parametern (n.s.: Spearman's rho: -0,587; $p=0,126$; $N=8$). Die beiden männlichen Lämmer hatten pro $\text{kg}^{0,83}\text{KGW}$ eine höhere Wachstumsrate (um die $50\text{g/kg}^{0,83} \cdot \text{d}^{-1}$) als weibliche Lämmer ($30\text{-}40\text{g/kg}^{0,83} \cdot \text{d}^{-1}$).

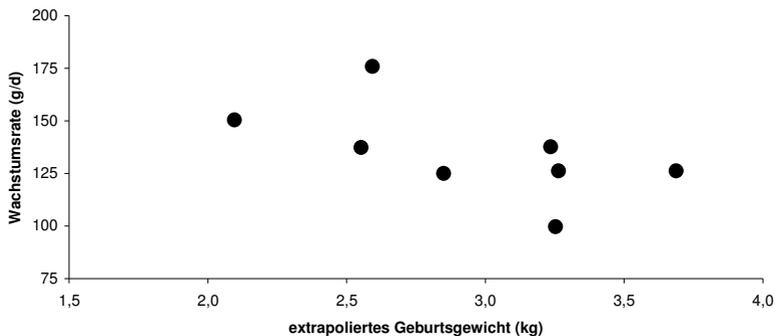


Abb. 4.11.: Extrapoliertes Geburtsgewicht (kg) und Wachstumsrate (g/d) in den ersten zwei Lebenswochen von Mufflonlämmern.

Die folgende *Tabelle 4.13.* zeigt die Leerkörperfett- und –proteingehalte von Mufflonlämmern im Alter von etwa zwei Wochen.

Tab. 4.13.: Leerkörperzusammensetzung Lämmer

| Lamm Nr. | Leerkörperfett LKF (kg) | Leerkörperfett rLKF (%) | Leerkörperprotein LKP (kg) | Leerkörperprotein rLKP (%) |
|---------------|----------------------------|----------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| 1 | 0,30 | 7,7 | 0,69 | 18,0 |
| 2 | 0,32 | 8,3 | 0,70 | 17,9 |
| 3 | 0,17 | 4,5 | 0,67 | 18,2 |
| 4 | 0,38 | 9,5 | 0,71 | 17,9 |
| 5 | 0,39 | 8,9 | 0,79 | 18,0 |
| 6 | 0,39 | 9,7 | 0,72 | 17,9 |
| 7 | 0,36 | 8,6 | 0,77 | 18,0 |
| 8 | 0,15 | 4,2 | 0,64 | 18,2 |
| MW±SD: | 0,31±0,10 | 7,7±2,5 | 0,71±0,05 | 18,0±0,1 |

4.4.2. Rehkitze

Tabelle 4.14. stellt die Gewichte der Kitze 1-8 zu Beginn ($3,17 \pm 0,43 \text{ kg}$) und zu Ende ($3,61 \pm 0,57 \text{ kg}$) der Versuchsperiode sowie die daraus resultierenden Wachstumsraten dar. Aufgrund der bekannten Geburtszeitpunkte der Versuchstiere konnten die Geburtsgewichte ($1,90 \pm 0,41 \text{ kg/d}$) durch Extrapolation berechnet werden (s. Abschnitt 4.3.1.). Die Geburtsgewichte lagen alle innerhalb der beobachteten Werte für Kitze, die im Untersuchungsgebiet (Feldstation Niederfinow) geboren wurden (Sylvia Albrecht und Mirjam Becker, unpubl. Daten).

Die beiden Einzelkitze haben im Vergleich zu den einzelnen Geschwisterkitzen höhere Zuwachsraten (167 und 181 g/d vs $82 \pm 14 \text{ g/d}$). Auch pro $\text{kg KGW}^{0,83}$ bleibt der Unterschied deutlich (s. *Tab 4.14.*). Beim Vergleich der Wachstumsraten pro $\text{kg KGW}^{0,83}$ der Zwillingswürfe (auf das aufsummierte Gewicht der Geschwisterkitze bezogen) mit jenen der Einzelkitze bewegten sich die Werte jedoch im vergleichbaren Rahmen (Zwillingswürfe: $61 \pm 18 \text{ g/kg}^{-0,83} \cdot \text{d}^{-1}$; Einzelkitze: 56 und $57 \text{ g/kg}^{-0,83} \cdot \text{d}^{-1}$).

Tab. 4.14.: Gemessene Anfangs- und Endgewichte (kg) der Kitze während der Versuchsperiode sowie hieraus berechnete Wachstumsraten (g/d) und extrapolierte Geburtsgewichte (kg) ○ = Zwillingsskitze; KGW = Körpergewicht; WR=Wachstumsrate; GebGW = extrapoliertes Geburtsgewicht

| Kitz - # | Geschlecht | KGW (kg) | KGW (kg) | WR (g/d) | WR (g/kg ^{0,83*d⁻¹}) | GebGW (kg) |
|--------------|------------|------------------|------------------|---------------|--|------------------|
| | | Tag 1 | Tag 4 | | | |
| 1 | w | 3,05 | 3,30 | 62 | 24 | 2,18 |
| 2 | m | 3,55 | 3,90 | 84 | 28 | 2,04 |
| 3 | m | 3,40 | 4,10 | 167 | 56 | 1,39 |
| 4 | m | 3,30 | 3,60 | 76 | 27 | 2,24 |
| 5 | m | 3,40 | 3,65 | 61 | 22 | 2,54 |
| 6 | m | 3,60 | 4,50 | 181 | 57 | 1,61 |
| 7 | w | 2,45 | 2,80 | 87 | 39 | 1,58 |
| 8 | m | 2,60 | 3,00 | 100 | 43 | 1,60 |
| MW±SD | | 3,17±0,43 | 3,61±0,57 | 102±46 | 37±14 | 1,90±0,41 |

Leichter geborene Kitze wachsen schneller als solche mit höherem Geburtsgewicht (Spearman's rho: -0,810; p= 0,015; N=8; Abb. 4.12.). Dies gilt auch für einzeln betrachtete Zwillingsskitze (Spearman's rho: -0,886; p= 0,019; N=6). Vergleicht man Zwillingss- mit Einlingswürfen, so wachsen Einlinge schneller als individuelle Zwillinge. Die Wachstumsraten von Einzelkitzen (56 und 57g/kg^{0,83*d⁻¹}) liegen außerhalb der Obergrenze des 99% Konfidenzintervalls des Mittelwerts aller Kitze. Diese Obergrenze beträgt 48,72g/kg^{0,83*d⁻¹}.

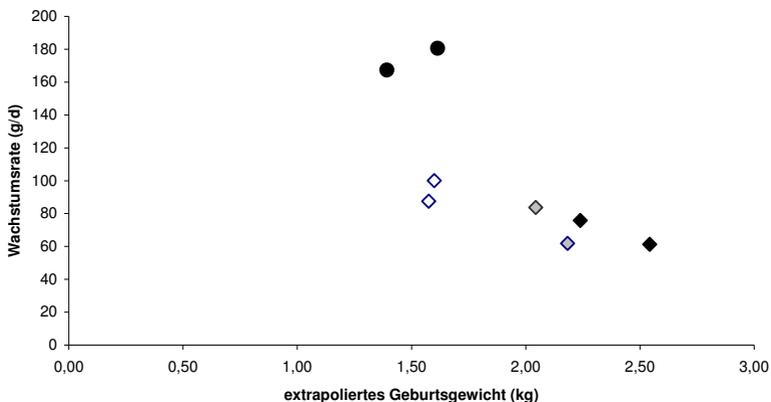


Abb. 4.12.: Geburtsgewicht und Wachstumsrate (g/d) bei Rehkitzten. ● = Einzelkitze
◇ =Zwillinge Kitze 1 und 2 ◆ = Zwillinge Kitze 4 und 5 ◆ = Zwillinge Kitze 7 und 8

Die folgende Tabelle 4.15. zeigt die Leerkörperfett- und –proteingehalte von Rehkitzten im Alter von etwa zwei Wochen.

Tab. 4.15.: Leerkörperzusammensetzung Kitze

| Kitz Nr. | Leerkörperfett LKF (kg) | Leerkörperfett rLKF (%) | Leerkörperprotein LKP (kg) | Leerkörperprotein rLKP (%) |
|---------------|----------------------------|----------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| 1 | 0,16 | 5,6 | 0,50 | 18,0 |
| 2 | 0,17 | 5,4 | 0,59 | 18,1 |
| 3 | 0,23 | 7,3 | 0,56 | 17,9 |
| 4 | 0,14 | 4,6 | 0,55 | 18,1 |
| 5 | 0,24 | 7,6 | 0,56 | 17,9 |
| 6 | 0,25 | 7,6 | 0,59 | 17,9 |
| 7 | 0,15 | 6,8 | 0,40 | 17,9 |
| 8 | 0,19 | 7,8 | 0,42 | 17,8 |
| MW±SD: | 0,19±0,04 | 6,6±1,2 | 0,52±0,07 | 18,0±0,1 |

4.4.3. Leerkörperzusammensetzungen und Wachstumsraten:

Vergleich Mufflonlämmer-Rehkitze

Im Alter von etwa zwei Wochen haben Mufflonlämmer keinen höheren Leerkörperfettgehalt als Rehkitze (Mann-Whitney-U: $p=0,123$; $N=16$, $n=8$ Kitze; $n=8$ Lämmer).

Lämmer und Kitze wachsen gleich schnell. Es gibt weder einen statistisch signifikanten Unterschied zwischen den Wachstumsraten von Lämmern ($135\pm 22\text{g/d}$) und individuell betrachteten Kitzen ($102\pm 46\text{g/d}$) (Mann-Whitney-U: $p=0,088$; $n=8$ Lämmer; $n=8$ Kitze; $N=16$) noch zwischen denen von Lämmern und Zwillingwürfen ($156\pm 27\text{g/d}$) (Mann-Whitney-U: $p=0,224$; $n=8$ Lämmer; $n=3$ Zwillingwürfe Kitze; $N=11$).

Diese Aussagen bleiben auch für die interspezifische Betrachtung der Wachstumsraten pro $\text{kgKGW}^{0,83}$ bestehen (Abb. 4.13.): Mufflonlämmer ($38\pm 8\text{g/kg}^{0,83}\cdot\text{d}^{-1}$) und individuelle Rehkitze ($37\pm 14\text{g/kg}^{0,83}\cdot\text{d}^{-1}$) wachsen gleichermaßen schnell (Mann-Whitney-U: $p=0,626$; n Lämmer = 8; n Kitze = 8; $N=16$; Abb. 4.13.).

Lämmer wachsen zwar tendenziell schneller ($38,8 \pm 8 \text{g/kg}^{0,83} \cdot \text{d}^{-1}$) als die einzelnen Kitze eines Zwillingswurfes ($31 \pm 9 \text{g/kg}^{0,83} \cdot \text{d}^{-1}$), dieses Ergebnis ist jedoch statistisch nicht signifikant (Mann-Whitney-U: 11,000; $p=0,099$; $n=8$ Lämmer; $n=6$ Kitze; $N=14$). Die Wachstumsraten aller Kitze pro Wurf ($43 \pm 14 \text{g/kg}^{0,83} \cdot \text{d}^{-1}$) sowie die aller Lämmer betrachtet, ergab ebenfalls keinen statistisch signifikanten Unterschied (Mann-Whitney-U: 20,000; $p=1,000$; $N=13$; $n=8$ Lämmer; Anzahl der Kitzwürfe = 5, davon $n=3$ Zwillingskitzwürfe -verwendet wurde die durchschnittliche Wachstumsrate der jeweiligen Wurfzwillinge- und $n=2$ Einzelkitze). Einen statistisch signifikanten Unterschied gibt es jedoch zwischen den Wachstumsraten von Lämmern und Einzelkitzen (Mann-Whitney-U: 0,000; $p=0,044$; $n=8$ Lämmer; $n=2$ Kitze; $N=10$); auch liegt die Wachstumsrate der Einzelkitze (56 und $57 \text{g/kg}^{0,83} \cdot \text{d}^{-1}$) außerhalb der Obergrenze des 99% Konfidenzintervalls des Mittelwerts von $52 \text{g/kg}^{0,83} \cdot \text{d}^{-1}$ in diesem Vergleich. Die Wachstumsraten von Einzelkitzen können daher als extrem angesehen werden.

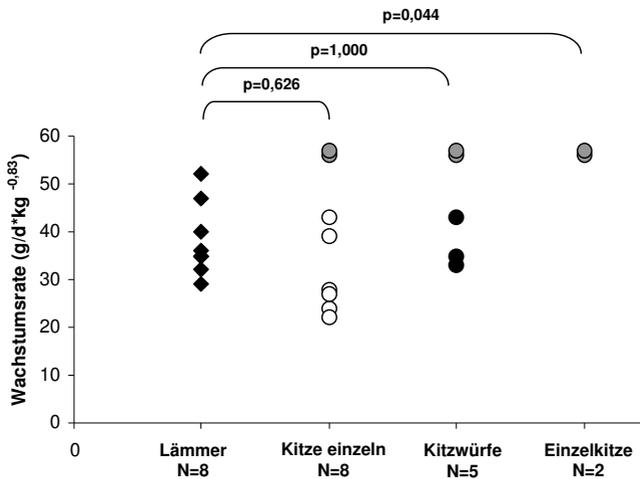


Abb. 4.13.: Tägliche Wachstumsraten pro $\text{kgKGW}^{0,83}$ vergleichend zwischen Mufflonlämmern (Rautensymbol) und Rehkitten (Kreissymbol); \bullet = Einzelkitze

4.5. Milchaufnahme und Investition in die Laktation

Für ein einfacheres Verständnis wurden im Folgenden sämtliche Angaben zu den Energieeinheiten mit Abkürzungen zum Energieniveau, auf das Bezug genommen wurde, versehen (z.B.: MJ GE/d bedeutet Megajoule pro Tag in der Energiestufe GE = Bruttoenergie).

4.5.1. Mufflons

4.5.1.1. Milchaufnahme und Bruttoenergieaufnahme Mufflonlämmer

Die Milchaufnahmerate lag bei 1055 ± 119 g/d. Die acht untersuchten Mufflonlämmer nahmen durchschnittlich $3,78 \pm 0,43$ MJ GE/d über die Milch auf (Tab.4.16.). Die Bruttoenergieaufnahme pro kgKGW^{0,83} betrug $1,07 \pm 0,10$ MJ GE/kg^{0,83*d⁻¹}.

Ein anderer Parameter für den interspezifischen Vergleich ist der Zusammenhang Bruttoenergieaufnahme und Wachstumsrate: es ergab sich ein Mittelwert von 29 ± 6 kJ/g. Sämtliche Ergebnisse hierzu seien in der folgenden *Tabelle 4.16.* im Überblick dargestellt:

Tab. 4.16.: Parameter zur Milchaufnahme und Energieaufnahme über Milch bei etwa zwei Wochen alten Mufflonlämmern; Milchaufnahmerate MA (g/d), tägliche Bruttoenergieaufnahme BEA (MJGE/d) und tägliche Bruttoenergieaufnahme pro kg KGW^{0,83} (MJGE/kg^{0,83*d⁻¹}) sowie Bruttoenergieaufnahme pro g Wachstum (WR) (kJGE/g) der Versuchslämmer

| Lamm - # | MA (g/d) | BEA (MJ GE/d) | BEA pro kg KGW ^{0,83} (MJ GE/kg ^{0,83*d⁻¹}) | BEA pro WR (kJ GE/g) |
|--------------|-----------------|------------------|---|----------------------|
| 1 | 1186 | 4,25 | 1,23 | 31 |
| 2 | 1053 | 3,77 | 1,09 | 38 |
| 3 | 1057 | 3,86 | 1,14 | 22 |
| 4 | 1120 | 4,01 | 1,13 | 32 |
| 5 | 1187 | 4,25 | 1,08 | 34 |
| 6 | 994 | 3,57 | 1,00 | 28 |
| 7 | 1002 | 3,59 | 0,94 | 26 |
| 8 | 823 | 2,95 | 0,92 | 20 |
| MW±SD | 1055±119 | 3,78±0,43 | 1,07±0,10 | 29±6 |

Schnell wachsende Lämmer nahmen nicht mehr Energie auf als langsam wachsende (Spearman´s rho: -0,263; p=0,528; n=8; N=8; *Abb.4.14.*).

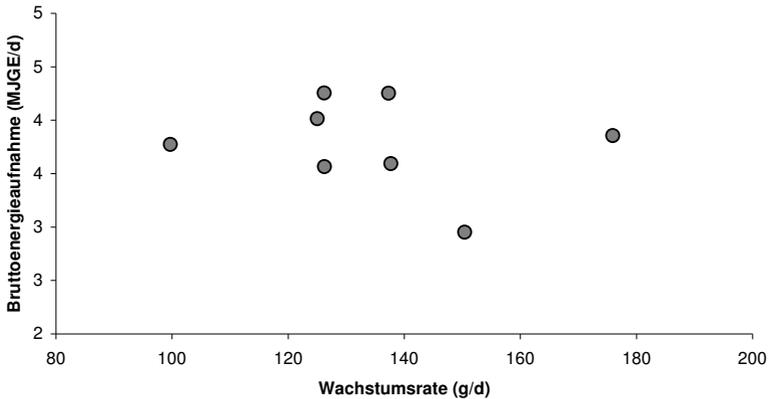


Abb. 4.14.: Energieaufnahme über Milch (MJ GE/d) und Wachstumsrate (g/d) bei ca. zwei Wochen alten Mufflonlämmern gemittelt über den viertägigen Untersuchungszeitraum

4.5.1.2. Investition in die Laktation Mufflonschafe

Die Milchbildungsrate entspricht der Milchaufnahmerate bei Lämmern, da Mufflonschafe fast immer nur ein Lamm gebären. Mufflonmütter bilden in der beginnenden Hauptlaktationsperiode durchschnittlich $3,78 \pm 0,43$ MJ GE/d Milchbruttoenergie (entspricht der NEL), bezogen auf das metabolische Körpergewicht sind das $0,29 \pm 0,03$ MJ GE/kg^{0,75}*d⁻¹ (*Tab.4.17.*). Nur die Körpergewichte dreier Mufflonmütter waren zum Zeitpunkt der Geburt bekannt, bei den übrigen wurde ein durchschnittliches Gewicht von 30kg für die Berechnungen angenommen. Es werden durch jedes Muttertier $6,30 \pm 0,71$ MJ ME/d metabolisierbare Energie für die Milchbildung aufgewendet (berechnet nach Formel 22). Das bedeutet eine für die Milchbildung zusätzlich benötigte Nahrungsenergieaufnahme von $9,70 \pm 1,09$ MJ GE/d (berechnet nach Formel 24).

Tab.4.17.: Investition in die Laktation von Mufflonmüttern während der Hauptlaktationsperiode. Milchbildung (MP); Bruttoenergie der gebildeten Milch (BEP=NEL); für die Milchbildung aufzuwendende metabolisierbare Energie (ME) sowie für die Milchbildung zusätzlich benötigte Nahrungsenergie (MJ GE/d)

| Mufflonmutter zu Lamm - # | MP (g/d) | MP pro kg KGW ^{0,75} g/kg ^{0,75*d⁻¹} | BEP (MJ GE/d) | BEP pro kg KGW ^{0,75} (MJ GE/kg ^{0,75*d⁻¹}) | ME (MJ ME/d) | für die Milchbildung zusätzlich benötigte Nahrungsenergie (MJ GE/d) |
|---------------------------|-----------------|---|------------------|---|------------------|---|
| 1 | 1186 | 87 | 4,25 | 0,31 | 7,09 | 10,90 |
| 2 | 1053 | 83 | 3,77 | 0,30 | 6,29 | 9,68 |
| 3 | 1057 | 78 | 3,86 | 0,28 | 6,43 | 9,88 |
| 4 | 1120 | 87 | 4,01 | 0,31 | 6,69 | 10,29 |
| 5 | 1187 | 93 | 4,25 | 0,33 | 7,09 | 10,91 |
| 6 | 994 | 78 | 3,57 | 0,28 | 5,94 | 9,14 |
| 7 | 1002 | 78 | 3,59 | 0,28 | 5,99 | 9,21 |
| 8 | 823 | 64 | 2,95 | 0,23 | 4,92 | 7,57 |
| MW±SD | 1055±119 | 81±9 | 3,78±0,43 | 0,29±0,03 | 6,30±0,71 | 9,70±1,09 |

Die Körpergewichte dreier Mufflonmütter waren zum Geburtszeitpunkt ihrer Lämmer bekannt. Die folgende *Tab.4.18.* zeigt hierzu Körpergewichte und Körperfettreserven der Mütter sowie die korrespondierenden Werte von Bruttoenergieaufnahme über die Milch und die extrapolierten Geburtsgewichte der Lämmer.

Tab. 4.18.: Überblick zu Körpergewicht (KGW) und Körperfettreserven (LKF) von Mufflonmüttern im Vergleich zum Bruttoenergiegehalt (BEA in MJ GE/d) der aufgenommenen Milch und extrapoliertem Geburtsgewicht (GebKGW in kg) der respektiven Lämmer.

| Mufflonmutter-Nr. | KGW der Mutter (kg) | LKF der Mutter zum Zeitpunkt der Geburt (kg) | BEA (MJ GE/d) | GebKGW der Lämmer (kg) |
|-------------------|---------------------|--|---------------|------------------------|
| 1 | 33,3 | 2,27 | 3,86 | 2,59 |
| 2 | 29,4 | 3,47 | 3,77 | 3,25 |
| 3 | 32,5 | 1,75 | 4,25 | 2,55 |

4.5.2. Rehe

4.5.2.1. Milchaufnahme und Bruttoenergieaufnahme Rehkitze

Die tägliche Milchaufnahmerate der Kitze lag im Mittel bei 609 ± 242 g/d (Tab. 4.19.). Die große Standardabweichung ist auf den ungewöhnlich hohen Wert des Kitzes 5 zurückzuführen. Aufgrund der zu geringen Stichprobengröße von $n < 10$ ist ein statistischer Ausreißertest nicht möglich. Fehler in der Versuchsdurchführung oder bei den Messungen wurden mit großer Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen. Verhaltensbeobachtungen zeigten allerdings eine hohe lokomotorische Aktivität von Kitz 5. Es flüchtete noch vor Erreichen der Netzwurfdistanz vor den Untersuchern und war auffallend aktiv. Aufgrund dieses für sein Alter ungewöhnlichen Verhaltens wurden Ergebnisse zunächst ohne und dann mit Kitz 5 (in Klammern) angegeben. Für die tägliche Milchaufnahmerate ergab sich ohne Kitz 5 ein Mittelwert von 531 ± 108 g.

Tab.4.19.: Parameter zur Milchaufnahme und Energieaufnahme über Milch bei etwa zwei Wochen alten Rehkitzen; Milchaufnahmerate MA (g/d), tägliche Bruttoenergieaufnahme BEA (MJ GE/d) und tägliche Bruttoenergieaufnahme pro kgKGW^{0,83} ((MJ GE/kg^{0,83}·d⁻¹) sowie Bruttoenergieaufnahme pro Wachstumsrate (WR) (kJ GE/g) der Kitze; ○ = Zwillingskitze

| Kitz - # | MA (g/d) | BEA (MJ GE/d) | BEA pro kg KGW ^{0,83} (MJ GE/kg ^{0,83} ·d ⁻¹) | BEA pro WR (kJ GE/g) |
|--------------|-----------------------------|---------------------------------|---|-------------------------|
| ① | 444 | 2,17 | 0,83 | 35 |
| ② | 508 | 2,48 | 0,83 | 30 |
| 3 | 694 | 3,39 | 1,13 | 20 |
| ④ | 450 | 2,19 | 0,79 | 29 |
| ⑤ | 1153 | 5,63 | 1,98 | 92 |
| 6 | 677 | 3,30 | 1,03 | 18 |
| ⑦ | 451 | 2,20 | 0,99 | 25 |
| ⑧ | 496 | 2,42 | 1,03 | 24 |
| MW±SD | 531±108 (609±242) | 2,59±0,57 (2,97±1,18) | 0,94±0,13 (1,08±0,38) | 26±6 (34±24) |

Die acht untersuchten Kitz nahmen über die Milch durchschnittlich $2,59 \pm 0,57$ MJ GE/d Bruttoenergie auf ($2,97 \pm 1,18$ MJ GE/d). Die Bruttoenergieaufnahme pro $\text{kg}^{0,83}$ des Körpergewichts betrug $0,94 \pm 0,13$ MJ GE/d ($1,08 \pm 0,38$ MJ GE/d) (Tabelle 4.19).

Bei Ausschluss von Kitz 5 besteht eine signifikante positive Korrelation zwischen Bruttoenergieaufnahme und Wachstumsrate (Abb. 4.15.). Die Bruttoenergieaufnahme stieg mit der Wachstumsrate an (Spearman's rho: 0,857; $p=0,014$; $n=7$; $N=7$; $\text{BEA (MJ GE/d)}=0,011 \cdot \text{WR}+1,406$ (MJ/d); $r^2 = 0,943$).

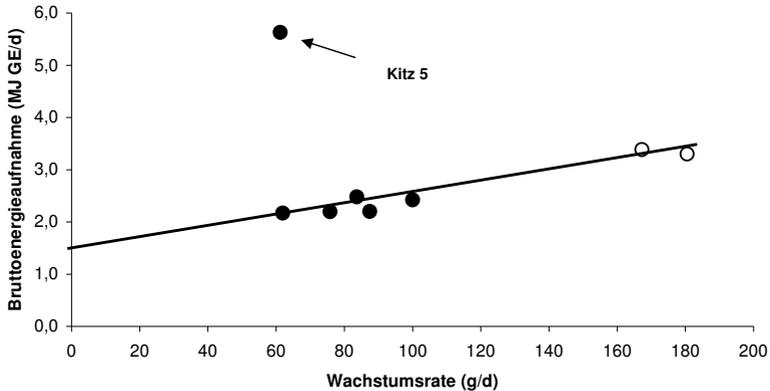


Abb. 4.15.: Wachstumsrate (g/d) und tägliche Bruttoenergieaufnahme (MJ GE/d). Bei der Regressionsgeraden wurde Kitz 5 ausgeschlossen.

4.5.2.2. Investition in die Laktation Ricken

Tab. 4.20. zeigt in Übersicht die Ergebnisse zur Investition in die Milchbildung zur Hauptlaktationsperiode. Die Menge der gebildeten Milch pro Muttertier variierte mit der Anzahl der Kitze. Die drei Mütter von Zwillingen bildeten mehr Milch (952 und 946g/d; Mutter der Kitze 4 und 5: 1602g/d), als die Mütter der beiden Einzelkitze (694 und 677g/d). Im Folgenden wurden die Ergebnisse zunächst ohne die Werte der Mutter zu den Kitzen 4 und 5 und dann (in Klammern) mit diesen angegeben. Der Durchschnittswert für die täglich abgegebene Energie über die Milch (BEP=NEL) betrug $3,99 \pm 0,75 \text{ MJ GE/d}$ ($4,75 \pm 1,83 \text{ MJ GE/d}$). Unter der Annahme eines durchschnittlichen Körpergewichts der Ricken von 22kg erhielt man Werte von $0,39 \pm 0,07 \text{ MJ GE/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$ ($0,47 \pm 0,18 \text{ MJ GE/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$) Bruttoenergie der pro kg mütterlichem $\text{KGW}^{0,75}$ gebildeten Milch. Die Investition metabolisierbarer Energie (berechnet nach Formel 22) in die Laktation belief sich auf $6,65 \pm 1,24 \text{ MJ ME/d}$ ($7,92 \pm 3,05 \text{ MJ ME/d}$). Für Zwillingmütter waren es $7,74$ und $7,70 \text{ MJ ME/d}$ ($9,49 \pm 3,05 \text{ MJ ME/d}$). Das bedeutet pro Ricke eine für die Milchbildung zusätzlich benötigte Nahrungsenergieaufnahme von $8,75 \pm 1,64 \text{ MJ GE/d}$ ($10,43 \pm 4,02 \text{ MJ GE/d}$) (berechnet nach Formel 23).

Tab. 4.20.: Investition in die Laktation von Rehmüttern während der Hauptlaktationsperiode: Milchbildung (MP); Bruttoenergie der gebildeten Milch (BEP); für die Milchbildung aufzuwendende metabolisierbare Energie (ME) sowie für die Milchbildung zusätzlich benötigte Nahrungsenergie (MJ GE/d)

| Rehmütter zu Kitzen - # | MP (g/d) | MP pro kg $\text{KGW}^{0,75}$ ($\text{g/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$) | BEP (MJ GE/d) | BEP pro kg $\text{KGW}^{0,75}$ (MJ GE/ $\text{kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$) | MEL (MJ ME/d) | für die Milchbildung zusätzlich benötigte Nahrungsenergie (MJ GE/d) |
|-----------------------------|--|--|--|---|--|---|
| 1 und 2 | 952 | 94 | 4,65 | 0,46 | 7,74 | 10,19 |
| 3 | 694 | 68 | 3,39 | 0,33 | 5,64 | 7,42 |
| 4 und 5 | 1602 | 158 | 7,82 | 0,77 | 13,03 | 17,15 |
| 6 | 677 | 67 | 3,30 | 0,32 | 5,50 | 7,24 |
| 7 und 8 | 946 | 93 | 4,62 | 0,45 | 7,70 | 10,13 |
| MW\pmSD | 817\pm152 (974 \pm 375) | 80\pm15 (96 \pm 37) | 3,99\pm0,75 (4,75 \pm 1,83) | 0,39\pm0,07 (0,47 \pm 0,18) | 6,65\pm1,24 (7,92 \pm 3,05) | 8,75\pm1,64 (10,43 \pm 4,02) |

4.5.3. Vergleich Mufflon und Reh – Milchaufnahme und Investition in die Laktation

Pro Jungtier wurde täglich mehr Milch und Energie von Mufflonlämmern (MA: $1055 \pm 119 \text{g/d}$; BEA: $3,78 \pm 0,43 \text{MJGE/d}$) als von Rehkitzten (MA: $531 \pm 108 \text{g/d}$; BEA: $2,59 \pm 0,57 \text{MJ GE/d}$) aufgenommen (Mann-Whitney-U: 0,000; $p < 0,0005$; n Lämmer=8; n Kitze=7; N=15 für die Milchaufnahme; für die Bruttoenergieaufnahme: Mann-Whitney-U: 2,000; $p = 0,001$; n Lämmer=8; n Kitze=7; N=15).

Pro $\text{kgKGW}^{0,83}$ betrachtet, nehmen Mufflonlämmer und Rehkitze täglich etwa 1MJ GE auf. Für Lämmer sind es $1,07 \pm 0,10 \text{MJ GE/kg}^{0,83} \cdot \text{d}^{-1}$ für Kitze $0,94 \pm 0,13 \text{MJ GE/kg}^{0,83} \cdot \text{d}^{-1}$ ($1,08 \pm 0,38 \text{MJGE/kg}^{0,83} \cdot \text{d}^{-1}$ inkl. Kitz Nummer 5). Zwischen den Tierarten gibt es diesbezüglich keinen signifikanten Unterschied (Mann-Whitney-U: 13,500; $p = 0,099$; n Lämmer=8; n Kitze=7; N=15).

Auf das mütterliche metabolische Körpergewicht ($\text{kgKGW}^{0,75}$) bezogen, unterscheiden sich Rehe und Mufflons nicht in ihrer Milchbildungsrate ($\text{g/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$) (Mann-Whitney-U: 14,500; $p = 0,812$; n Mufflons=8; n Rehe=4; N=12). Mufflonmütter bilden $81 \pm 9 \text{g/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$ Ricken (ohne die Mutter der Kitze 4 und 5) $80 \pm 15 \text{g/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$.

Die Milchbruttoenergiebildung durch das Muttertier ist zwischen den hier untersuchten Mufflons ($3,78 \pm 0,43 \text{MJ GE/d}$) und Rehen ($3,99 \pm 0,75 \text{MJ GE/d}$) gleich (Mann-Whitney-U: 14,000; $p = 0,776$; n Mufflons=8; n Rehe=4; N=12). Für zwillingsführende Ricken (4,65 und $4,62 \text{MJ GE/d}$) ist sie größer als für Mufflons ($3,78 \pm 0,43 \text{MJ GE/d}$). Dieser Unterschied wird noch deutlicher unter Einschluss der Mutter der Kitze 4 und 5 ($4,75 \pm 1,83 \text{MJ GE/d}$) (Mann-Whitney-U: 0,000; $p = 0,012$; n Mufflons=8; n Rehe=3; N=11).

Betrachtet man jedoch den Bruttoenergiegehalt der täglich gebildeten Milch, so zeigte sich, dass Ricken pro kg metabolischem Körpergewicht ($\text{kgKGW}^{0,75}$) signifikant mehr investieren als Mufflonmütter (Abb. 4.16 Vergleiche 1-3). Nur die beiden Mütter der Einzelkitze unterschieden sich diesbezüglich nicht von den Mufflonmüttern (Abb. 4.16. Punkt 1). Die einzelnen Ergebnisse der Zusammenhänge 1-3 (Abb. 4.16.) lauten: ad 1) Mann-Whitney-U: 1,500; $p=0,008$; $N=12$; ad 2) Mann-Whitney-U: 1,500; $p=0,005$; $N=13$; ad 3) Mann-Whitney-U: 0,000; $p=0,006$; $N=11$.

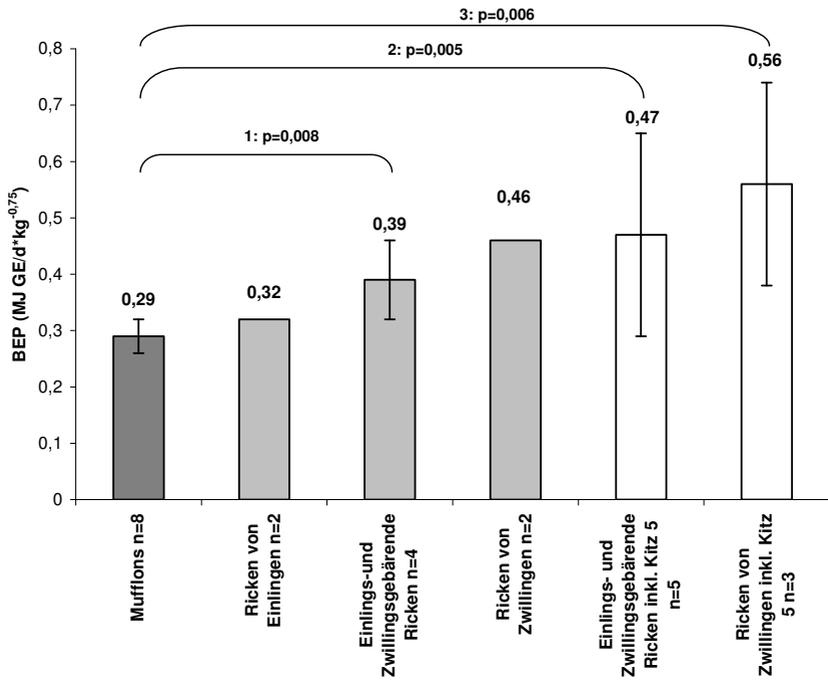


Abb. 4.16.: Bruttoenergiegehalt der täglich gebildeten Milch (BEP) pro kg metabolischem Körpergewicht der Mutter ($\text{MJ GE}/\text{kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$), Darstellung der Unterschiede (Mann-Whitney-U-Test) zwischen Mufflonschafen und Ricken. Dunkelgrau sind die Mufflonmütter, hellgrau die Ricken ohne die Mutter der Kitze 4 und 5 und weiß die Ricken inkl. der Mutter der Kitze 4 und 5 dargestellt.

4.6. Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Die Äquilibrierungszeiten von D₂O mit dem Blutwasser unterschieden sich zwischen den etwa gleichschweren Wildwiederkäuern Reh und Mufflon mit durchschnittlich 2,44±0,57h resp. 4,02±0,26h signifikant voneinander.
2. Die Wasserumsätze beider Tierarten waren pro kg metabolischem Körpergewicht während der Laktation mit ungefähr 300g/kg^{0,75*d⁻¹} etwa doppelt so hoch als während der Trächtigkeit (etwa 150g/kg^{0,75*d⁻¹}). Zwischen den Tierarten fand sich kein signifikanter Unterschied in den Wasserumsatzraten.
3. Mufflons zeigen eine signifikante Saisonalität (Cosinor-Analyse) in der Körperreserve Fett. Diese erreicht die höchsten Werte im Januar (Leerkörperfett: 5,64±1,41kg bzw. 24,8±3,5% des Leerkörpergewichts). Am wenigsten Fett haben Mufflons während der Laktationsphase im Mai (0,95±0,69kg bzw. 4,0±2,5% des Leerkörpergewichts). Rehe hingegen besitzen zu diesen reproduktionsenergetisch relevanten Zeitpunkten gleichmäßig und zudem unerwartet hohe Leerkörperfettanteile (späte Trächtigkeit März: 4,69±1,37kg bzw. 25,8±6,5% des Leerkörpergewichts und Laktation Juli: 5,80±2,96kg bzw. 29,8±12,8% des Leerkörpergewichts).
4. Die beiden Einzelkitze hatten im Vergleich zu den einzelnen Kitzen aus einem Zwillingswurf höhere tägliche Zuwachsraten pro kg metabolischem Körpergewicht (56 und 57g/kg^{0,83*d⁻¹} für Einlinge vs. 31±9g/kg^{0,83*d⁻¹} für einzelne Zwillingsskitze). Die beiden weiblichen Kitze unterscheiden sich nicht in ihren Wachstumsraten von den männlichen Kitzen. Die beiden Mufflonlammwidder wuchsen mit 50g/kg^{0,83*d⁻¹} schneller als weibliche Mufflonlämmer (30-40g/kg^{0,83*d⁻¹}). Mufflonlämmer und Rehkitze aus Zwillingswürfen unterscheiden sich nicht in ihren Wachstumsraten (38±8g/kg^{0,83*d⁻¹} resp. 37±14 g/kg^{0,83*d⁻¹}); es besteht jedoch ein statistisch signifikanter Unterschied zwischen den Wachstumsraten von Mufflonlämmern und Einzelkitzen .

5. Von Mufflonlämmern wurde täglich mehr Milch und Bruttoenergie aufgenommen als von Rehkitzen (Milch- und Bruttoenergieaufnahme Lämmer: $1055 \pm 119 \text{g/d}$ und $3,78 \pm 0,43 \text{MJ GE/d}$; Milch- und Bruttoenergieaufnahme Kitze: $531 \pm 108 \text{g/d}$ und $2,59 \pm 0,57 \text{MJ GE/d}$). Pro $\text{kgKGW}^{0,83}$ der Jungtiere, nahmen Mufflonlämmer und Rehkitze jedoch täglich ähnliche Energiemengen auf ($1,07 \pm 0,10 \text{MJ GE/kg}^{0,83} \cdot \text{d}^{-1}$ und $0,94 \pm 0,13 \text{MJ GE/kg}^{0,83} \cdot \text{d}^{-1}$), d.h. jeweils in der Größenordnung von etwa $1 \text{MJ GE/kg}^{0,83} \cdot \text{d}^{-1}$.
6. Ricken investierten für die Milchbildung pro Wurf zwischen $5,57 \text{MJ ME/d}$ für Einzelkitze ($n=2$) und $7,72 \text{MJ ME/d}$ für Zwillinge ($n=2$). Bei einer weiteren Zwillingssricke wurde der außergewöhnlich hohe Wert von $13,03 \text{MJ ME/d}$ ermittelt. Mufflonmütter investieren $6,30 \pm 0,71 \text{MJ ME/d}$ in ihr einzelnes Lamm ($n=8$). Rehmütter von Zwillingen investieren mehr Energie als Mufflonmütter.

Der Energiegehalt der pro $\text{kgKGW}^{0,75}$ gebildeten Milch (BEP in $\text{MJ GE/kgKGW}^{0,75}$) war beim Reh signifikant höher als beim Mufflon (Mufflons: $0,29 \pm 0,03 \text{MJ GE/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$ $n=8$ vs Rehe: $0,39 \pm 0,07 \text{MJ GE/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$ $n=4$ nur für die Zwillingssricke ($n=2$) sind es $0,45$ und $0,46 \text{MJ GE/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$, unter Einschluss der Ricke der Kitze 4 und 5 mit einer auffällig hohen Milchbildungsrate waren es: $0,56 \pm 0,18 \text{MJ GE/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$ ($n=3$). Bei der Aufzucht von Einzelkitzen wird von Ricken nicht mehr Milchbruttoenergie gebildet als von Mufflonmüttern für die Aufzucht von normalerweise einem Lamm (Ricken mit Einlingen: $0,32$; Mufflonmütter: $0,33 \text{MJGE/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$).

7. Für Kitze ließ sich nach Extrapolation aus der mit der Bruttoenergieaufnahme linear ansteigenden Wachstumsrate der Erhaltungsbedarf ermitteln. Er betrug hier: $1,41 \text{MJ GE/d}$. Für die untersuchten Mufflonlämmer war ein solches Vorgehen nicht möglich.

5.1 Methodenkritik

5.1.1 Investition in die Laktation

Es gibt unterschiedliche Ansätze zur Bestimmung der energetischen Investition in die Laktation. Man kann beispielsweise Energieumsätze beim Jungtier messen und so auf die für die Deckung dieses Energieumsatzes notwendigen Milchaufnahme (und somit Milchproduktion beim Muttertier) schließen (Lason et al., 2000, 2001). Dabei ist es wichtig, das Jungtier unter möglichst naturnahen Bedingungen zu untersuchen, damit alle Komponenten des Energieumsatzes wie z.B. Thermoregulation und Bewegung mit in die Berechnung der benötigten Milchaufnahme einfließen können. Für solche Versuche unter Gehege- und Freilandbedingungen ist die „Doubly Labelled Water“ Methode (DLWM) besonders geeignet. Sie wurde ursprünglich von Lifson, Gordon und McClintock (1955) an Mäusen entwickelt und fand seither für die verschiedensten Tierarten und unterschiedliche Fragestellungen Anwendung (Speakman, 1997).

Auch für adulte Wiederkäuer (darunter auch Wildwiederkäuer) wurde die DLWM unter besonderer Berücksichtigung von Korrekturfaktoren zur Methanbildung und Verlusten der Isotope im Gastrointestinaltraktinhalt validiert (Midwood et al., 1993 und 1994: Schafe (*Ovis ammon*); Haggarty et al., 1998: Rothirsch (*Cervus elaphus*); Fancy et al., 1986 und Gotaas et al., 2000: Rentier (*Rangifer tarandus*)). Galbraith et al. (2000) fanden für die Methanproduktion sowohl saisonale als auch tierartliche Unterschiede. Dabei war die Produktionsrate von Methan (in Liter pro kg Trockenmassenaufnahme) in den Monaten Februar/März höher als im April/Mai; am höchsten war sie beim Bison (*Bison bison*), geringer beim Kanadischen Rothirsch Wapiti (*Cervus elaphus*) und beim Weisswedelhirsch (*Odocoileus virginianus*) am geringsten.

Man kann den Leistungsumsatz für die Laktation näherungsweise rechnerisch bestimmen, indem man Erhaltungsbedarf und Bewegungsleistungen vom Gesamtumsatz des Muttertieres abzieht. Insbesondere die Quantifizierung der genauen Bewegungsleistung ist schwierig oder benötigt hohen experimentellen Mehraufwand (z.B. mittels Herzfrequenzmessungen s. Renecker und Hudson, 1985). Dies führt dazu, dass der Energieaufwand für die Milchbildung nur ungefähr bestimmt werden kann. Dieses Problem könnte man versuchen zu umgehen, indem man lediglich Ruheumsatzraten (RMR) von laktierenden und nichtlaktierenden Müttern ermittelt und die Differenz als den Mehraufwand für die Milchbildung betrachtet (differentielle RMR). Der „Ruheumsatz“ würde hiernach die Leistung für die Laktation mitbeinhalten. Dieser Ansatz wurde von Mauget et al. (1997a, 1997b) für Ricken mittels indirekter Kalorimetrie in Respirationskammern praktiziert. Um Einflüsse auf den Energieumsatz zu minimieren, wurden die adulten Tiere laut Mauget et al. (1997b) vor dem Versuch nicht gefastet. Dennoch wurde bei jener Studie ein Zeitpunkt von 24 Stunden vor Versuchsbeginn angegeben, zu dem die Tiere das letzte Mal gefüttert wurden. Dieser Zeitraum kann auch für Wiederkäuer bereits eine Reduzierung der Milchproduktion bedingen (Ofstedal, 1981; Silanikove, 2000). Der nach Mauget et al. (1997b) ermittelte Anstieg des Ruheumsatzes bei Rehen von 27% im ersten Monat postpartum unterschätzt demnach eventuell die Laktationskosten. Aufgrund ihrer Nervosität wurden bei der Versuchsdurchführung von Mauget et al. (1997b) die Muttertiere etwa fünf Stunden von ihren Kitzen getrennt. Die Gesamtversuchsdauer liegt deutlich über dem Säugeintervall von 9 bis 19 mal täglich im ersten Monat der Laktation (Danilkin, 1996; Stubbe, 1997). Dies kann eine Reduktion der Milchbildung zur Folge haben, die Laktationskosten könnten unterschätzt werden. Der Ansatz über die sogenannte differentielle RMR in Respirationskammern den Energieaufwand für die Milchbildung bei Rehen zu berechnen, beinhaltet demnach logistisch bedingte Ungenauigkeiten.

Eine weitere Möglichkeit zur Ermittlung der Investition für die Milchbildung ist die Messung der Milchaufnahme beim Jungtier und konsekutive Berechnung des für die Bildung dieser Milchmenge notwendigen Energieaufwandes.

Für die Bestimmung der Milchaufnahme gibt es mehrere Möglichkeiten: Man kann das Jungtier vor und nach jedem Saugakt wiegen. Dabei sind jedoch Beeinträchtigungen des natürlichen Saugverhaltens durch das häufige Fangen und Wiegen bei sowohl Mutter- als auch Jungtier anzunehmen; solche Störungen können sich insbesondere auf die Milchmenge negativ auswirken (Oftedal, 1981). Außerdem wird die Menge an Harn und Kot, die beispielsweise Ricken nach Stimulation von Kot- und Harnabsatz beim Kitz während des Saugvorganges aufnehmen, nicht mitbestimmt. Das Ergebnis bliebe also mit hoher Unsicherheit versehen. Die Milchaufnahme über die Saugfrequenz bestimmen zu wollen (wie Girard et al., 1996 für Mufflonlämmer), ist ebenfalls sehr ungenau (Cameron, 1998) und zudem für Untersuchungen von Versuchstieren in Gehegehaltung mit hohem personellen und technischen Aufwand verbunden.

Da perspektivisch eine Methode gesucht war, die für beim Muttertier verbleibende Jungtiere in Gehegen und perspektivisch im Freiland geeignet ist, limitierte sich die Auswahl auf Tracermethoden. Die „Schweres-Wasser-Verdünnungsmethode“ zur Milchaufnahmebestimmung ist für viele Tierarten beschrieben worden (MacFarlane et al., 1969; McEwan et Whitehead, 1971, Baverstock et Green, 1975; Doreau et al., 1980; Oftedal, 1981 und 1984; Coward et al., 1982; Riek, 2007 und 2008) und liefert unter Berücksichtigung einer genauen Versuchsdurchführung (Dove und Freer, 1979; Oftedal, 1981) sehr präzise Ergebnisse.

Die in der vorliegenden Arbeit verwendete Deuteriumoxidverdünnungsmethode war bei den Jungtieren im untersuchten Alter und nach Überprüfung der Äquilibrierungszeit (s. Abschnitt 4.2.3) einfach und sicher anwendbar. Sowohl die Erhebung notwendiger Parameter wie das Körpergewicht als auch die Applikation der Isotope oder die Gewinnung benötigter Blutproben war ohne Einschränkungen durchzuführen. Es gestaltete sich lediglich das Fangen von zwei Kitzen als etwas schwieriger, welche sich bei Annäherung nicht mehr ablegten, sondern vor den Untersuchern flohen. Mithilfe eines Fangnetzes konnte dieses Problem leicht gelöst werden. Sämtliche Jungtiere zeigten nach Versuchsdurchführung normale Verhaltensmuster und Interaktionen mit der Mutter und säugten alle kurze Zeit nach dem Entlassen aus dem Versuch.

5.1.2. Körperreserven

Saisonale Körperzusammensetzungen beim Wildwiederkäuer wurden häufig anhand gejagter Individuen ermittelt (Weiner, 1973; Piegert und Uloth, 2000). Erkenntnisse zu Körperreserven beziehen sich meist auf männliche (Trophäenjagd) und vorselektierte (besonders kräftige aber auch kümmernde) Vertreter einer Art. Eine realistische Abbildung der Körperreservensituation einer Population ist daher nicht zu erwarten. Für die Fragestellungen dieser Arbeit ist die Ermittlung der Körperkondition während der für Jagden gesperrten Fortpflanzungszeiten bedeutend, um eine eventuelle Energiebereitstellung aus Körperreserven für die Laktation abschätzen zu können. Durch Jäger überlassenes Tiermaterial (Nierenfett, Mark ausgewählter Knochen) wurde für die Entwicklung von Fettindizes als Maß der Körperkondition verwendet. Ermittelte indirekte Fettindizes gelten meist nur für einzelne Tierarten (Torbit et al., 1988 und Anderson et al., 1990). Auch innerhalb der Tierarten gibt es unterschiedlich geeignete Fettindizes. Holand (1992) empfiehlt für das Reh die Analyse von Nierenfett für Tiere in guter Kondition und Femurknochenmarkfett für Tiere in schlechter Kondition. Indirekte Fettindizes können nicht etabliert werden, ohne gleichzeitig den Gesamtkörperfettgehalt gemessen zu haben (Holand, 1992). Bei gezielter Jagd (Reimers et al., 1982; Anderson et al., 1990; Adamczewski et al., 1993; Hewison et al., 1996) sind Fettbestimmungen durch Ganzkörperuntersuchungen sehr zeitaufwändig. Fettindizes, die nur am getöteten Tier erhoben werden können, sind für Fragestellungen zu individuellen saisonalen Körperzusammensetzungen ungeeignet.

Für die Bestimmung der Körperreserven *in vivo*, insbesondere des Körperfetts, gibt es mehrere Methoden. Sie reichen von morphologischen Messungen über Densitometrie und Tracer-Verdünnungsmethoden bis hin zu verschiedenen Hochtechnologie-methoden. Der Nachteil morphologischer Messungen (Brustumfang, Rückenfettdicke z.B. „European Five Point Scale“) liegt darin, dass Ergebnisse oft von der jeweils messenden Person abhängen. Subkutane Fettpolster werden zudem bei den verschiedenen Tierarten an unterschiedlichen Stellen und in unterschiedlicher mit dem Gesamtfettgehalt häufig nicht korrelierender Menge angelegt. So tragen Ziegen ihr Fett

„im Bauch“ und weisen kaum subkutane Fettdepots auf (Mohrand-Fehr et al., 1989). Morphologische Messungen in Kombination mit dem Körpergewicht (Schulte-Hostedde, 2005) scheinen für *in vivo* Bestimmungen der Kondition vielversprechend. Die Fettreservenbestimmung mittels Densitometrie durch komplettes Eintauchen des narkotisierten Tieres unter Wasser ist unter Feldbedingungen u.a. aufgrund des hohen apparativen Aufwands nicht durchführbar. Dasselbe gilt für Hochtechnologiemethoden wie z.B. die Computertomographie (Weber und Thompson, 1998 am Damhirsch (*Dama dama*)) und Kernspintomographie (z.B. Renou et al., 1985 am Hausschwein (*Sus scrofa*)), welche zudem einen sehr hohen Kostenaufwand haben.

Eine geeignete und in Genauigkeit, Kosten und Aufwand hinreichend günstige Methode ist die hier angewendete Deuteriumoxidverdünnungsmethode (DVM). Sie misst den Körperwassergehalt, aus dem man Vorhersagen über die Körperzusammensetzung und Körperreserven ableiten kann (v. Engelhardt, 2004). Für Näheres zum Prinzip und zur Anwendung der DVM wird auf die Punkte 3.1.2. und 3.1.4. im Material- und Methodenteil verwiesen.

In der vorliegenden Studie war die DVM auch für adulte Tiere nach Bestimmung der speziesspezifischen Äquilibrierungszeit (s.u. Punkt 5.1.4.) einfach anwendbar. Bei den Mufflonversuchen traten keinerlei technische Probleme auf. Die für die Anwendung der DVM bei Rehen notwendige Narkose führte allerdings in einem Fall zu unerwarteten Komplikationen mit Versterben des Versuchstiers aufgrund einer exazerbierten Lungenentzündung. Bei Wildtieren in Gehegen ist der aktuelle Gesundheitszustand klinisch meist nicht erkennbar. Durch Narkosen können sich latente Erkrankungen violent klinisch manifestieren (Gibert, 1990). Die für das Reh notwendige Narkose schränkt die Anwendung der DVM in kurzen Zeitabständen für diese Tierart ein.

5.1.3. Verwendung des Körpergewichts als Konditionsindikator (für Körperreserven)

Studien zu *in vivo* Körperkonditionsbestimmungen bedienen sich häufig des einfach bestimmbaren Parameters Körpergewicht (Gaillard et al., 2000 für das Dickhornschaf (*Ovis canadensis*); Cameron et al., 1993 für Karibu-Rentiere (*Rangifer tarandus granti* ; Reimers et al. (1982) für das Svalbard Rentier (*Rangifer tarandus platyrhynchus*)).

Das Körpergewicht wurde vielfach als zuverlässige Variable für Konditionsindices oder als erklärender Parameter für den Fortpflanzungserfolg eingestuft (u.a. Gaillard et al., 1992 für das Europäische Reh; Garel et al., 2005 für das Europäische Mufflon). Geht es um die Bewertung der Kondition im Sinne des Ernährungszustandes, so ist diesem Vorgehen aufgrund der Ergebnisse verschiedener Studien zur wiederholten individuellen Körperreservenmittlung und auch der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit mit Vorsicht zu begegnen. Einen fehlenden Zusammenhang zwischen Körperfettanteil und Körpergewicht konstatierten bereits Little und McLean (1981) und McLean et al. (1983). Sie zeigten, dass bei Rindern (*Bos taurus*), die während der Trockenzeit nur geringfügig Gewicht verloren, Fettreserven substantiell abgebaut und durch Wasser ersetzt wurden. Auch bei Weißwedelhirsch (*Odocoileus virginianus*) und Damhirsch (*Dama dama*) wurde auf eine fehlende Beziehung von Körperfettgehalt und Körpermasse hingewiesen (Worden und Pekins, 1995 und Weber und Thompson, 1998). Junge Weisswedelhirsche können substantiell Fettreserven während des Herbstes anlegen, während ihre Körpermasse gleichzeitig reduziert ist (Verme und Ozoga, 1980).

Die statistisch signifikante Korrelation von Körperfett und Körpergewicht beim Reh aus Ergebnissen der vorliegenden Arbeit legten zunächst eine mögliche Ermittlung der Körperkondition über das Körpergewicht nahe. Allerdings fehlte hier die wiederholte Messung einzelner Individuen. Zudem ist die Streuung des Körperfettgehaltes von 3,22-8,55kg bei einer Körpergewichtsänderung von nur 200 Gramm (hier im Bereich zwischen 23,3 und 23,5kg) sehr breit und somit das statistische Ergebnis biologisch unrelevant (s. auch *Abb.4.8.* im Ergebnisteil). Ein ähnliches Beispiel beschrieben

auch Watkins et al. (1991), welche mittels chemischer Ganzkörperanalyse das Körperfett von Weißwedelhirschkalbern (*Odocoileus virginianus*) bestimmten. Während ein 24kg schweres Kalb einen Körperfettgehalt von 44% aufwies, hatte ein anderes, 26kg schweres, lediglich 10%.

Bei den monatlichen und individuell wiederholten Untersuchungen der Mufflons zeigte sich folgendes Bild: Obwohl Körpergewicht und Fett unter Einbeziehung aller Tiere und sämtlicher Messzeitpunkte korrelierten, galt dies nur in zwei von vier individuell betrachteten Fällen. Weiterhin hatte das schwerste Tier nicht die höchsten Fettreserven. Außerdem nimmt beim Mufflon das Körpergewicht bis zum Ablammen zu, gleichzeitig verringert sich der Körperfettgehalt jedoch deutlich (s. Ergebnisteil *Abb. 4.3.* und *4.4.*). Die Körpermasse ist folglich eine sehr grobe Schätzung der Kondition und verbirgt die wesentlichen physiologischen Vorgänge.

5.1.4. Speziesspezifische Äquilibrierungszeit

Die Äquilibrierungszeit war beim Mufflon mit etwa vier Stunden signifikant länger als die der Rehe mit im Mittel 2,4 Stunden (Mann-Whitney-U: 0,000; $p=0,012$; $N=11$; n Mufflons=3; n Rehe=8). Die Abweichung in dieser Größenordnung, trotz vergleichbaren Körpergewichts der Modelltiere, unterstützt die Notwendigkeit der Ermittlung der Äquilibrierungszeit für die Anwendung der DVM bei einzelnen Tierarten. Neben der Körpermasse kann auch das Volumen des Vormagens die Verteilungskinetik der Isotope beeinflussen: Das größere Volumen des Ruminoretikulums beim Mufflon sowie eine größere Ingestamenge des Magen-Darmtraktes im Vergleich zu der des Rehs (Drescher-Kaden, 1976) könnte das Vermischen des Wassermarkers mit dem Nahrungsbrei verzögern (MacFarlane und Howard, 1972). Behrend et al. (2004) zeigten, dass Flüssigkeit sowohl im Vormagen als auch im gesamten Gastrointestinaltrakt bei Mufflons länger zurückgehalten wird als bei Rehen. In jener Studie wurden allerdings fünf Mufflons mit nur zwei Rehen verglichen, was die statistische Bewertung dieser Befunde erschwert.

Beim Mufflon, das seinen Ursprung vermutlich in stärker bewaldeten, küstennahen Gebieten Kleinasiens (Piegert und Uloth, 2000) und somit in potentiell trockeneren Zonen als das Reh hatte, ist mit einem geringeren Wasserumsatz als beim aus gemäßigter Zone stammenden Reh zu rechnen (MacFarlane und Howard, 1972; Silanikove, 2000). Ein geringer Wasserumsatz bedingt laut MacFarlane und Howard (1972) einen langsameren Wasseraustausch zwischen Vormagen und Blut und somit eine längere Äquilibrierungszeit von Wasserisotopen. Ghosh et al. (1980) beschreiben signifikante Unterschiede in den Wasserumsatzraten pro $\text{kg}^{0,82}$ Körpergewicht zwischen den Jahreszeiten und den Tierarten Ziege, Schaf, Hausrind und Wasserbüffel. Und zwar waren die Wasserumsätze im Winter niedriger als im Sommer und nahmen in folgender Reihenfolge tierartspezifisch ab: Wasserbüffel > Hausrind > Schaf > Ziege. Die Ergebnisse der vorliegenden Studie (s. Abschnitt 4.2.4., *Tab. 4.7.*) zeigten keine Unterschiede zwischen den Wasserumsatzraten pro $\text{kg}^{0,82}$ Körpergewicht von Mufflon und Reh. Die Wasserumsatzraten von Mufflon und Reh waren während der Trächtigkeit (Mufflon: $0,124 \pm 0,025 \text{ kg/kg}^{0,82} \cdot \text{d}^{-1}$; Reh: $0,117 \pm 0,037 \text{ kg/kg}^{0,82} \cdot \text{d}^{-1}$) niedriger als während der Laktation (Mufflons: $0,340 \pm 0,030 \text{ kg/kg}^{0,82} \cdot \text{d}^{-1}$; Reh: $0,270 \pm 0,005 \text{ kg/kg}^{0,82} \cdot \text{d}^{-1}$) (*Tab. 4.7.*). Auch Cowan et al. (1980) und Silanikove (1989) belegen, dass laktierende Tiere höhere Wasserumsätze haben als nichtlaktierende. Dies ist nach Silanikove (1989) nicht nur auf Wasserverluste im Milchwasser zurückzuführen, sondern spiegelt ebenfalls einen erhöhten Energieumsatz während der Laktation (MacFarlane und Howard, 1972) wieder.

Die Äquilibrierungszeit von etwas mehr als zwei Stunden beim Reh entspricht den 2-3h von Monogastriern (McEwan et Whitehead, 1971; MacFarlane und Howard, 1972; Schmidley et al., 1989). Dies könnte eventuell als Hinweis auf die im Vergleich zum Grazer einfachere Struktur des Rehvorgamens (Hofmann, 1978) gewertet werden.

5.1.5. Berechnungsweisen

5.1.5.1. Körperreserven

Für die Berechnung der Körperzusammensetzungen mithilfe der DVM wurde sich hier für die Vorgehensweise nach Treitel (1998) entschieden (s. Material und Methodenteil 3.6.4.). Zur Bewertung des Einflusses unterschiedlicher Berechnungsweisen auf die Ergebnisse wurden im Folgenden auch die von Negussie (1999) ermittelten Regressionsgleichungen für Körperwasser, –fett und –protein angewendet. Negussie validierte die DVM an zwei äthiopischen Schafnutztierrassen (Menz und Horro), und zwar für wachsende Lämmer, welche entweder in der Regenzeit oder der Trockenzeit geboren wurden. Ein prinzipieller Unterschied im Vergleich zur Berechnungsweise nach Treitel ist die fehlende Korrektur um Isotopenverluste im Magen-Darm-Inhalt. Zudem bezog sich Negussie in seinen Regressionsgleichungen nicht auf den fettfreien Leerkörper. Im folgenden sind die von Negussie verwendeten Gleichungen zu Leerkörperwasser, Leerkörperfett sowie Leerkörperprotein aufgeführt (für Horroschafe).

Für den Körperwasserpool (N_d in kg) gilt:

$$[32] N_d = \text{Dosis } D_2O \text{ (g)} / E_{D_i} * 1000$$

Das Leerkörpergewicht (LKGW in kg) wurde so berechnet:

$$[33] \text{LKGW} = 0,9196 + (1,8452 * \text{LKGW}) + (-1,5798 * N_d)$$

Mithilfe den beiden vorgenannten Parameter werden das Leerkörperfett (LKF in kg) und das Leerkörperprotein (LKP in kg) ermittelt:

$$[34] \text{LKF} = -0,1868 + (0,3081 * \text{LKGW}) + (-0,1549 * N_d)$$

$$[35] \text{LKP} = -0,0465 + (0,1594 * \text{LKGW}) + (-0,0065 * N_d)$$

Die Entwicklung des Leerkörperfetts im Jahresgang zeigte für die Berechnungsmethoden nach Treitel und nach Negussie vergleichend folgendes Bild:

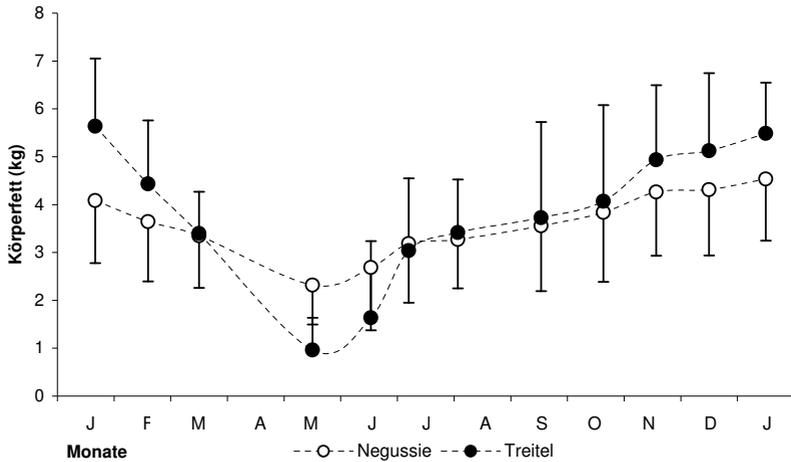


Abb. 5.1.: Leerkörperfett (in kg) weiblicher Mufflons (n=4) im Jahresverlauf vergleichend berechnet nach Treitel (1998) und Negussie (1999). Dargestellt sind die MW mit den respektiven SD.

Bei beiden Berechnungsmethoden zeigte sich die gleiche Dynamik (Abb. 5.1.). Jedoch ist die Amplitude zwischen Minimal- und Maximalwerten deutlich größer bei der Berechnung nach Treitel. Nach COSINOR-Analyse ergibt sich nach Negussie eine signifikante zirkannuale Rhythmik bei allen vier Tieren (Tab. 5.1), wie sie bereits für die Berechnung nach Treitel gezeigt wurde (s. Ergebnisteil 4.3.2.). In den Wintermonaten haben weibliche Mufflons die höchsten Körperfettgehalte, die geringsten werden im Mai/Juni gefunden.

Tab. 5.1.: Ergebnisse zur zirkannualen Rhythmik der Leerkörperfettentwicklung (kg) weiblicher Mufflons (n=4) (Cosinor-Analyse) nach Berechnung des Leerkörperfetts nach Negussie (1999).

| Mufflon Nummer | p-Wert | Maximum |
|----------------|----------|----------------|
| 1 | <0,00005 | Ende Dezember |
| 2 | 0,0286 | Ende Dezember |
| 3 | 0,0022 | Mitte Januar |
| 4 | 0,0022 | Mitte November |

Der Grund für die höheren Leerkörperfettwerte beim Mufflon nach Treitels Berechnungsmethode könnte die mitenthaltene Korrektur für Verluste des dosierten D₂O in das Chymuswasser sein. Negussie bezog sich bei der Körperzusammensetzungsermittlung zwar ebenfalls auf den Leerkörper, doch wurde für solche Verluste nicht extra korrigiert. Ohne eine solche Korrektur wird ein höherer D₂O-Verteilungsraum (N_D) und damit ein niedrigerer Fettgehalt berechnet. Die Einbeziehung des D₂O-Verlustes im Magen-Darm-Inhalt könnte auch der Grund für die nach Treitel berechneten niedrigeren Leerkörperfettwerte von Mai bis Juli sein. Wildwiederkäuer haben im Sommer einen geringeren Chymusgehalt als im Winter (Renecker und Hudson, 1990). Eine sich jahreszeitlich ändernde Magen-Darm-Füllung ist bei den von Treitel verwendeten Hausziegen unter kontrollierten Fütterungsbedingungen in Stallhaltung nicht zu erwarten. Bei einem postulierten Unterschreiten des Mufflonchymusgehaltes im Sommer im Vergleich zum relativ konstanten Chymusgehalt der untersuchten Hausziegen kann es für Mufflons folglich zu einer Unterschätzung des D₂O – Verteilungsraumes und so höher berechneten Körperfettwerten kommen.

Bei der vergleichenden Betrachtung des Leerkörperproteins im Jahresverlauf fallen konträre Verläufe bei den unterschiedlichen Berechnungsmethoden auf (Abb.5.2.). Treitel hat bei ihren Berechnungen den Bezug zum fettfreien Leerkörper verwendet. Insbesondere wird dadurch die Bestimmung des Körperproteins genauer. Daher könnten hier die nach Treitel berechneten Werte Beachtung finden. Genauer ist allerdings eine tierart-, wachstums- und reproduktionssphasenspezifische Ermittlung von Regressionsgleichungen für die Berechnung von Körperreserven mittels

Wasserisotopenverdünnungsmethoden (Sykes, 1974). Obwohl also nach der Treitel'schen Berechnungsmethode aufgrund der Einbeziehung der fettfreien Leerkörpermasse das Körperprotein exakter berechnet werden könnte, sind die saisonalen Änderungen im Leerkörperprotein vergleichsweise gering und eventuell nicht bedeutend. Das Körperprotein ist ständigen Wechseln von Auf- und Abbauvorgängen unterworfen (Jeroch, et al., 1999). Der Leerkörperproteingehalt und somit die Körperreserve Protein lässt sich in ihrer energetischen Bedeutung für die Reproduktion abschließend nicht genau bewerten.

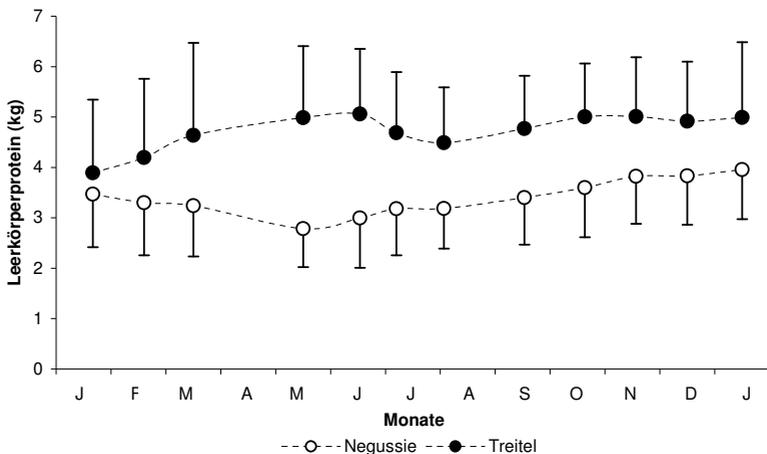


Abb. 5.2.: Leerkörperprotein (in kg) weiblicher Mufflons (n=4) im Jahresverlauf vergleichend berechnet nach Treitel (1998) und Negussie (1999). Dargestellt sind die MW mit den respektiven SD.

Bei der Berechnung des Leerkörperfetts beim **Reh** nach Treitel liegen die Werte über denen nach Negussie (Tab.5.2.) Bei beiden Rechenwegen liegen sie auch vergleichsweise höher als die nach chemischer Ganzkörperanalyse bestimmten durch Holand (1992) von max. 10,3% bei Weibchen. Möglicherweise liegt dies an der *ad libitum* Fütterung der Versuchstiere in der vorliegenden Studie. Allerdings zeigten auch einzelne im Januar in Brandenburg erlegte Rehe aus dem Freiland sehr deutliche Fettpolster (S. Ortmann, pers. Mitt., unpublizierte Beobachtungen). Unter Verwendung der chemischen Ganzkörperanalyse wurden sehr hohe Körperfettgehalte von bis zu

44% für den Weisswedelhirsch (*Odocoileus virginianus*) (Watkins, 1991) und auch für das Svalbard Rentier (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) (Reimers et al., 1982) ermittelt. Im Vergleich mit anderen Methoden ist die chemische Ganzkörperanalyse die genaueste, birgt jedoch den Nachteil der individuell nicht wiederholbaren Messbarkeit von Körperreserven.

Eine Überschätzung des Leerkörperfetts in der vorliegenden Studie aus berechnungsabhängigen Gründen ist ebenso denkbar. Browser tendieren im Vergleich zu Rauhfutterfressern zu einem geringeren Pansenvolumen relativ zum Körpergewicht (Kay, 1987). Mufflons und Rehe haben vergleichsweise zu Ziegen (10,2% des KGW) und Schafen (11,1% des KGW) (Rutagwenda, 1989) deutlich geringere relative Ingestavolumina (6,1% des KGW beim Reh, 6,3% beim juvenilen Mufflon) (Behrend, 1999). Dadurch führt die Berechnung nach Treitel (Modelltierart Ziegen) zu einer Überschätzung des mit dem Chymus verlorenen D₂O. So kommt es zur Feststellung eines geringeren D₂O –Verteilungsraums (N_D) und damit eines höheren Fettgehaltes.

Allerdings gibt es unabhängig von der Berechnungsmethode keine statistisch signifikanten Unterschiede in den Körperreserven zu den Zeitpunkten späte Trächtigkeit und frühe Hauptlaktation zwischen den untersuchten Rehgruppen (Leerkörperfett (Ergebnis gilt für Leerkörperfett und –protein): Mann-Whitney-U: 7,000; N=9; n März=6, n Juli=3; p=0,714; Leerkörperprotein (kg): Treitel: Mann-Whitney-U: 7,000; N=9; n März=6, n Juli=3; p=0,714; Negussie: Mann-Whitney-U: 6,000; N=9; n März=6, n Juli=3; p=0,548). Das bedeutet, dass sich die Tendenzen der Körperreservenänderung nach den verschiedenen Berechnungsmethoden nach Treitel und Negussie gleichsam berechnen und darstellen lassen.

Tab. 5.2.: prozentuale Leerkörperfett- (rLKF) und -proteingehalte (rLKP) beim Reh anhand der Berechnungsmethoden nach Treitel (1999)=**T** und Negussie (1998)=**N**

| Ricke -Nummer | rLKF (%) - T | rLKF (%) - N | rLKP (%) - T | rLKP (%) - N |
|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| Trächtigkeit | | | | |
| 1 | 20,8 | 16,3 | 17,0 | 15,1 |
| 2 | 30,7 | 18,5 | 14,9 | 15,2 |
| 3 | 26,7 | 16,9 | 15,4 | 15,1 |
| 4 | 34,5 | 19,3 | 14,1 | 15,3 |
| 5 | 25,6 | 17,4 | 16,0 | 15,2 |
| 6 | 16,4 | 15,4 | 18,0 | 15,1 |
| MW±SD | 25,8±6,5 | 17,3±1,4 | 15,9±1,4 | 15,2±0,1 |
| Laktation | | | | |
| 7 | 28,5 | 18,4 | 15,5 | 15,2 |
| 8 | 17,7 | 15,0 | 17,4 | 15,0 |
| 9 | 43,1 | 20,8 | 12,3 | 15,3 |
| MW±SD | 29,8±12,8 | 18,1±2,9 | 15,1±2,6 | 15,2±0,1 |

Obwohl sich die absoluten Ergebniswerte unterscheiden, lassen sich im Vergleich der Tierarten folgende Aussagen treffen: Mufflons zeigen eine signifikante Saisonalität in der Körperreserve Fett, die untersuchten Rehgruppen unterscheiden sich nicht im Leerkörperfettgehalt zwischen der späten Trächtigkeit und der frühen Hauptlaktation, welcher zudem überraschend hoch ist (Werte für den Leerkörperfettanteil nach Holand, 1992: max.: 10,3%; Werte aus der vorliegenden Studie: zwischen maximal 18,1% und 29,8%) und zwar unabhängig von der Berechnungsmethode.

Für eine quantitativ exakte Bestimmung der Körperreserven bei Mufflon und Reh ist eine weitergehende Validierung der DVM erforderlich. Die Berücksichtigung speziesspezifischer Korrekturfaktoren für die Anwendung der DVM beim Wiederkäuer (Dunshea et al., 1990; Midwood et al., 1993 und 1994; Haggarty et al., 1998; Gotaas et al., 2000) und insbesondere die Ermittlung von Isotoperlusten im Gastrointestinaltrakt ist dafür von Bedeutung. Eigene Vorversuche zur Bestimmung des individuellen Wassergehaltes im Ruminoretikulum des Rehs (mittels Co-EDTA Markierung) scheiterten aufgrund der fehlenden Schichtung und teils hohen Viskosität des Vormageninhalts (Clauss et al., 2001 und 2009). Eine Vorgehensweise über Pansenfisteln (Behrend, 1999) ist für das Freiland nicht geeignet.

5.1.5.2. Milchaufnahmeuntersuchungen

Die Berechnung der Bruttoenergieaufnahme über die Milch hängt von der Nährstoffzusammensetzung der Milch ab. Je größer die Abweichung der tatsächlichen Zusammensetzung von der angenommenen ist, desto größer wird der Fehler. Für den Iberischen Rothirsch (*Cervus elaphus hispanicus*) ist bekannt, dass die Hirschkuh Milch unterschiedlicher Zusammensetzung in Abhängigkeit des Geschlechts ihres Kalbes bildet (Landete-Castillejos et al., 2005). Die Milchezusammensetzung kann aufgrund von Umweltgegebenheiten und der individuellen Stoffwechsellage auch täglich variieren (Oftedal, 1981). Für das Reh sei dies anhand folgender Studie illustriert, wenn auch bedacht werden muss, dass hierfür lediglich ein Tier untersucht wurde. Die Analyse täglich gewonnener Milch einer zahmen Ricke durch Treichler et al. (1974) zeigte innerhalb von vier Tagen teils erhebliche Variationen in ihrer Zusammensetzung. So nahm der Fettanteil vom 6. zum 9. Laktationstag von 8,4 auf 6% ab, gleichzeitig verringerte sich der Proteingehalt von 9,8% auf 7,1% am 10. Tag, um anschließend (11.Tag) wieder auf 9,3% anzusteigen. Wenn man jeweils mit den Extremwerten zur Milchezusammensetzung rechnet, kommt es zu Abweichungen bei der Bruttoenergieaufnahme von Kitzen von bis zu 17%. Eine Verbesserung der Genauigkeit und die Berücksichtigung individueller und aktueller Milchezusammensetzungen könnte man zumindest erreichen, wenn man am letzten Versuchstag das jeweilige Muttertier fängt, die Milch unter reproduzierbaren Bedingungen ermelkt (Oftedal, 1981) und die jeweilige Milchezusammensetzung bestimmt.

5.2. Versuchstiere

Für die adulten Tiere ist eine Generalisierung der Ergebnisse aufgrund der geringen Anzahl der letztlich zur Untersuchung bereitstehenden Tiere kritisch zu betrachten. Speziell ist für die Rickenversuche kritisch anzumerken, dass nicht dieselben Tiere wiederholt untersucht wurden. Dennoch konnten deutliche Tendenzen bei den

untersuchten Parametern für die Modelltierarten aufgezeigt, Tiere mit der DVM individuell wiederholt untersucht und die Fragestellungen dieser Arbeit potentiell grundsätzlich beantwortet werden (s.u.).

Lämmer und Kitze waren während des Untersuchungszeitraums leicht zu handhaben. Verhaltensänderungen nach Durchführung der Experimente waren nicht festzustellen. Vergleichbare Kitzwachstumsraten aus dieser Studie von $164 \pm 22 \text{g/d}$ pro Wurf mit Literaturangaben aus Freilandversuchen (Andersen und Linnell 1997: 155g/d) wurden als Indiz für eine gute Gesundheit der Kitze gewertet. Es erkrankte oder verstarb keines der untersuchten Lämmer oder Kitze. Versuchsbedingtes Verstoßen, insbesondere von Rehen erwartet, trat nicht auf. Die Anzahl von je acht Jungtieren pro Tierart war eine ausreichende Grundlage für vergleichende statistische Betrachtungen. Lediglich Kitz Nr. 5 zeigte bei der Milchaufnahme eine große Abweichung zu den anderen Kitzen. Der Wert liegt außerhalb von 3 Standardabweichungen und kann daher als extrem angesehen werden. Im folgenden Abschnitt wird diese Tatsache näher beleuchtet.

„Kitz 5 Problematik“

Abweichungen bei der Wasserumsatzrate und damit der Milchaufnahme in der vorhandenen Größenordnung durch frühzeitige Zufuttermittelaufnahme und damit Fremdwasseraufnahme sind unwahrscheinlich für Kitze des untersuchten Alters, da sie erst ab einem Alter von vier Wochen Zufutter in größeren Mengen aufnehmen (Linnell 1994, Andersen und Linnell, 1997; Stubbe, 1997; Portier et al., 2000). Metabolisches Absetzen beginnt erst im Alter von drei Wochen, wenn der Energieumsatz der Kitze die Energiezufuhr über die Muttermilch wesentlich übersteigt (Mauget et al., 1999).

Obwohl die von der Ricke der Kitze Nummer vier und fünf für die Milchbildung benötigte metabolisierbare Energie (MEL) vergleichsweise viel erscheint ($13,0 \text{MJ ME/d}$ bei einem Mittelwert aller Ricken von $7,92 \pm 3,05 \text{MJ ME/d}$ und der Ricken ohne die der

Kitze 4 und 5 von $6,65 \pm 1,24$ MJ ME/d) zeigten Fütterungsversuche beim Reh, dass sehr hohe Bruttoenergieaufnahmen durch Ricken von bis zu 29 MJ GE/d (durchschnittlich etwa 16 MJ GE/d) vorkommen können (Sylvia Ortmann, pers. comm., unpubl. data). Weiner (1975) berechnete anhand seines saisonalen Energetikmodells für das Reh¹⁰ einen Wert für die Bruttoenergieaufnahme durch das Muttertier von 22,8 MJ GE/d im Juni. Die aus der MEL rechnerisch ermittelte für die Milchbildung benötigte Bruttoenergieaufnahme beläuft sich auf durchschnittlich $8,78 \pm 1,64$ MJGE/d (inkl. Ricke der Kitze 4 und 5 sind es $10,47 \pm 4,03$ MJGE/d). Bei einem angenommenen durchschnittlichen Körpergewicht der Ricken von 22 kg erhält man einen Energiebedarf von 2,98 MJ ME/d für den Grundumsatz (Formel nach Kleiber, 1961; Grundumsatz = $293 \cdot \text{kg}^{0,75}$). Dafür müssen 3,94 MJGE/d Energie über die Nahrung aufgenommen werden. Subtrahiert man nun von dem möglichen Wert von 29 MJ GE/d Bruttoenergieaufnahme ungefähr 4 MJ GE/d für den Grundumsatz und 17 MJ GE/d für die Milchbildung zur Ernährung der Kitze 4 und 5, so verbleiben weitere 8 MJGE/d für Bewegungsleistungen und eventuelle Thermoregulation des Muttertieres. Bewegungsleistungen belaufen sich im Sommer laut Weiner (1975) auf etwa 1,4 MJME/d, wofür etwa 1,9 MJ/d Bruttoenergie aufgenommen werden müssen. Das Europäische Reh hat einen breiten thermoneutralen Bereich von 9°C bis 22°C Außentemperatur (Weiner, 1977). Thermoregulationsaufwand ist daher, außer für sehr heiße Tage, vernachlässigbar.

Demnach sind die Laktationskosten für die Deckung des Energiebedarfs der Zwillingskitze Nr. 4 und Nr. 5 von einer Ricke prinzipiell zu leisten.

Kitz 5 war motorisch ungewöhnlich aktiv. Die erhöhte Energieaufnahme, bei durchschnittlicher Wachstumsrate, ist durch den Bedarf für Bewegungsenergie erklärbar.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass das recht hohe Ergebnis zur Milchaufnahmerate durch Kitz Nummer fünf plausibel ist. Es kommen demnach bei Ricken Einzelfälle sehr hoher Investition in die Laktation vor.

¹⁰ mit einem KGW von 22 kg (analog zur Annahme der Rickengewichte in der vorliegenden Arbeit)

5.3. Fazit zu Material und Methoden

Durch Anwendung der DVM wurden die Ermittlung individueller saisonaler Körperzusammensetzungen bei Mufflon und Reh *in vivo* sowie die minimalinvasive Bestimmung der Milchaufnahme von Mufflonlämmern und Rehkitzten unter Gehegebedingungen ermöglicht. Die daraus erhobenen Parameter insbesondere zur Körperreserve Fett und der Investition in die Laktation dieser Tierarten sind neu in der wissenschaftlichen Literatur.

Die Deuteriumoxidverdünnungsmethode erhöht im Vergleich zu Verhaltensbeobachtungs- und anderen Methoden zur Milchaufnahmebestimmung die Exaktheit der Ergebnisse (Oftedal, 1981). Man kann mit ihrer Hilfe unter Kenntnis der speziesspezifischen Milchezusammensetzung die Milchaufnahmerate sehr genau bestimmen. Damit können interspezifische Vergleiche zur Einordnung der Modelltierarten genaue und zuverlässige Aussagen bezüglich der mütterlichen Investition liefern (Oftedal, 1981, 1984; Riek, 2008).

Quantitativ exakte Berechnungen von Körperreserven waren aufgrund des Fehlens modelltierartenspezifischer Berechnungen nicht möglich (s. Abschnitt 5.1.5.1.). Dennoch ermöglichte die Anwendung der DVM bei Mufflons die bislang einmalige individuelle Bestimmung der Dynamik von Körperfettreserven im Monatsrhythmus. Die ermittelten Tendenzen geben wertvolle Hinweise zur Beantwortung der Fragestellungen zur Körperreservennutzung der Modelltiere für Reproduktionsleitungen.

Außerdem zeigte sich, dass Änderungen im Körpergewicht von Mufflon und Reh nicht gleichsam Änderungen des Fettgehaltes bedeuten. Eine Beurteilung des Ernährungszustandes als Maß für die Kondition durch wiederholte Bestimmung des Körperfettgehaltes *in vivo* ist genauer als das Verfolgen individueller Körpergewichte. Daher wird hier gefordert, für Untersuchungen zur mütterlichen Körperkondition als Parameter für den Reproduktionserfolg die aktuellen Körperreserven des Tieres zu

bestimmen, statt den Parameter Körpergewicht dafür einzusetzen. Eine kritische Betrachtung der vorhandenen Literatur zur Koppelung von Reproduktionserfolg und einer ausschließlich anhand des Körpergewichts bestimmten Körperkondition wäre aufgrund der Ergebnisse der vorliegenden Studie zu befürworten.

Die Deuteriumoxidverdünnungsmethode hat sich sowohl bei ihrer Anwendung an den Versuchstieren Reh und Mufflon als auch für die Beantwortung der wesentlichen Fragen nach Körperreserven und Investition in die Laktation bewährt. Sie ist einfach durchführbar, wenig invasiv und insgesamt sehr elegant.

5.4. Interspezifische Einordnung und Vergleich der Modelltierarten Mufflon und Reh - Wertung der Ergebnisse

5.4.1. Investition in die Laktation

5.4.1.1. Milchbildungsraten und Bruttoenergie der gebildeten Milch

Rehe und Mufflons unterscheiden sich nicht in ihrer Milchbildungsrate ($\text{g}/\text{kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$). Im folgenden werden die Ergebnisse für Ricken zunächst ohne und anschließend (in Klammern) unter Einbeziehung der Mutter der Kitze 4 und 5 angegeben. Mufflonmütter bilden $81 \pm 9 \text{g}/\text{kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$ mit einer Spannweite von 64 bis $93 \text{g}/\text{kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$, Ricken $80 \pm 15 \text{g}/\text{kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$ ($96 \pm 37 \text{g}/\text{kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$) mit einer Spannweite von 67 bis $94 \text{g}/\text{kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$ (67 - $158 \text{g}/\text{kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$). Damit liegen sie im nach Vergleichsdaten von 20 Säugetierarten erwarteten Spektrum von 45 bis $197 \text{g}/\text{kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$ (Oftedal, 1984).

Ricken investieren pro kg metabolischem Körpergewicht signifikant mehr als Mufflonmütter (*Abb. 4.19.*). Dies ist bedingt durch die Aufzucht von Zwillingen beim Reh. Innerhalb der für Ungulaten erwarteten Spanne von 0,19 bis $0,59 \text{MJGE}/\text{kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$ (Oftedal, 1984) liegen Mufflons mit $0,29 \pm 0,03 \text{MJGE}/\text{kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$ in der unteren Hälfte und

Ricken mit Zwillingen rangieren in der vorliegenden Studie bei 0,45 und 0,46 MJGE/kg^{0,75*d⁻¹} (inkl. Mutter der Kitze 4 und 5: 0,56±0,18MJGE/kg^{0,75*d⁻¹}) am oberen Rand. Betrachtet man aus den Ergebnissen der vorliegenden Studie nur die Rehmütter mit Einlingen, nähert sich der Wert mit 0,33 resp. 0,32MJGE/kg^{0,75*d⁻¹} dem der Mufflonmütter mit ihren Einzellämmern an (0,29±0,03MJGE/kg^{0,75*d⁻¹}). Der Unterschied zwischen den Tierarten ist dann nicht mehr signifikant (Mann-Whitney-U-Test, p=0,200).

Andere Cervidenspezies zeigen ähnliche Werte zur über die gebildete Milch abgegebenen Bruttoenergie wie die Europäischen Rehe. Beim Schwarzwedelhirsch (*Odocoileus hemionus*) lauten die Werte für Einlinge bzw. Zwillinge: 0,28 bzw. 0,43MJGE/kg^{0,75*d⁻¹}. Der Rothirsch (*Cervus elaphus*) liegt bei 0,32MJGE/kg^{0,75*d⁻¹}, das Rentier (*Rangifer tarandus*) bei 0,33MJGE/kg^{0,75*d⁻¹} (Werte für Einlinge, berechnet nach Daten aus Oftedal, 1981).

Die maternale Investition in die Laktation liegt beim Mufflon als Vorfahr des Hausschafes relativ deutlich unter dem Wert des Hausschafes, der 0,45MJ GE/kg^{0,75*d⁻¹} für Zwillinge und 0,39MJ GE/kg^{0,75*d⁻¹} für Einzellämmer beträgt. Dies ist vermutlich auf die anthropogene Selektion bezüglich einer höheren Milchproduktion im Rahmen der Haustierwerdung zurückzuführen (Herre und Röhrs, 1990). Für die extensiv gehaltene Bedouinenziege mit nur einem Lamm wurden Investitionsraten von 0,50MJ GE/kg^{0,75*d⁻¹} ermittelt (Oftedal, 1984). Herausragend in diesem Zusammenhang sind insbesondere die auf Milchproduktion selektierten Hausrinder- und Hausziegenrassen, welche Produktionsraten von 1,4 resp. 1,15MJ GE/kg^{0,75*d⁻¹} aufweisen.

Zum Vergleich mit einer anderen Tiergruppe seien hier Forschungen an Vögeln erwähnt: Vögel zeigen eine maximal aufrechterhaltbare Investition für Reproduktionsleistungen des Vierfachen der Grundumsatzrate (Drent und Daan, 1980). Dies wären auf die Laktation von Säugetieren umgerechnet 1,17MJ/kg^{0,75*d⁻¹} metabolisierbare Energie (ME). Rehe liegen mit durchschnittlich 0,79±0,30MJ ME/kg^{0,75*d⁻¹}

(inkl. der Mutter der Kitze 4 und 5) und Mufflons mit $0,49\text{MJ ME/kg}^{0,75*\text{d}^{-1}}$ deutlich unterhalb dieser Grenze bei Vögeln. Betrachtet man jedoch den Wert der Mutter der Kitze vier und fünf allein, liegt dieser mit $1,28\text{MJ ME/kg}^{0,75*\text{d}^{-1}}$ darüber, die auf Milchproduktion selektierte Hausziege liegt mit $1,9\text{MJ ME/kg}^{0,75*\text{d}^{-1}}$ sogar deutlich über diesem Wert.

5.4.1.2. Bruttoenergieaufnahme und Wachstumsraten

Der Vergleich der Wachstumsraten zwischen den beiden Tierarten zeigt, dass es zwischen Lämmern und Kitzen keinen statistisch signifikanten Unterschied gibt (Abschnitt 4.3.3.). Dasselbe gilt auch für die Betrachtung der Wachstumsraten pro $\text{kg}^{0,83}$ des Jungtierkörpergewichts und der Bruttoenergieaufnahme pro g Wachstum. Ein sehr hohes postnatales Investment wurde für Rehe von Andersen und Linnell (1997) aufgrund ungewöhnlich hoher Wachstumsraten von Kitzen in Norwegen von 155g/d im Vergleich zu 135g/d bei Studien an Frankreichs Atlantikküste (Gaillard et al., 1997b) postuliert und auf die vergleichsweise hohe Vegetationsverfügbarkeit in Norwegen um den Setzzeitpunkt herum zurückgeführt. In der vorliegenden Studie lagen die Wachstumsraten pro Jungtier $102\pm 46\text{g/d}$, pro Wurf sind es $164\pm 22\text{g/d}$. Die Wachstumsraten für Einzelkitze liegen in der selben Größenordnung wie bei einer anderen deutschen Studie (Sägesser und Kurt, 1966). Der Faktor von 1,6 zwischen den Wachstumsraten von Zwillingen und dem von Einlingen in der vorliegenden Studie stimmt mit dem von Oftedal (1984) genannten Faktor für die Investition in die Laktation von Zwillingen resp. Einzeljungtieren überein.

In vergleichender Analyse von 22 Ungulatenpezies wurde von Portier (1997) herausgefunden, dass, nach Körpergewichtskorrektur, Rehe die höchste postnatale mütterliche Investition aller Ungulatenpezies aufweisen. Die mütterliche Investition wurde dabei ebenfalls u.a. anhand von Wachstumsraten bestimmt. Aus einer Zusammenschau durch Riek (2008) wurde ein Mittelwert für Wachstumsraten pro $\text{kg}^{0,83}$ des Körpergewichts für 17 Artiodactylenspezies von $33,5\pm 10\text{g/kg}^{0,83}$ berechnet.

Damit liegen insbesondere die in der vorliegenden Studie ermittelten Werte für Kitze pro Wurf mit $43 \pm 14 \text{g/kg}^{0,83}$ aber auch die der Mufflonlämmer mit $38 \pm 8 \text{g/kg}^{0,83}$ über dem Durchschnittswert (s. hierzu auch Abb. 4.12.).

Die Bedeutung hoher postnataler Wachstumsraten kann darin liegen, dass zügiges individuelles Wachstum während der ersten Vegetationsperiode bei Tieren wichtig ist, wenn die Jungtiere bereits in dem folgenden Jahr selbst reproduzieren (gebären). Bei Mufflons ist dies nach Erreichen eines Gewichtsschwellenwertes von $23,8 \pm 0,6 \text{kg}$ zur ersten Brunftsaison im selben Jahr nach der Geburt der Normalfall (Santiago-Moreno et al., 2001). Es müssen genügend Reserven für das Überleben erneuter Nahrungsrestriktion im Winter (Cameron et al., 1993; Allaye-Chan-McLeod, et al. 1994, Clutton – Brock et al., 1982) angelegt werden. Rehe ovulieren zum ersten Mal ab einem Körpergewichtsschwellenwert von $18,1 \text{kg}$ (Mauget et al., 2003) bzw. $16,0 \text{kg}$ (Gaillard et al., 1992) und haben darüber hinaus die Kapazität im der Geburt folgenden Jahr und trotz Trächtigkeit kompensatorisch zu wachsen (Mauget et al., 2003).

Beim Rehkitz gibt es einen statistisch signifikanten Zusammenhang zwischen Geburtsgewicht und Wachstumsrate, d.h. je niedriger das Geburtsgewicht, desto schneller das Wachstum während der hier untersuchten ersten drei Wochen nach der Geburt. Dies könnte auf kompensatorisches Wachstum hinweisen. Beim Reh gibt es zudem einen Zusammenhang zwischen Wachstumsrate und Bruttoenergieaufnahme. Je höher die Bruttoenergieaufnahme, desto schneller wachsen die Kitze. Durch Extrapolation der Regressionsgeraden (Abb. 4.13) auf Nullwachstum (y-Achsenabschnitt) kann der Ruheumsatz (RMR) (s. Definition Fußnote S.13) des Rehkizes ermittelt werden. Während der Versuchszeiträume lag die Umgebungstemperatur innerhalb des thermoneutralen Bereichs beim Rehkitz von 8°C bis 23°C (Weiner, 1977). Damit waren keine Energieaufwendungen für Thermoregulation nötig. Aufgrund der Verhaltensweise des Ablegens in den ersten Lebenswochen ist zudem mit einem vernachlässigbaren Bewegungsenergieverbrauch zu rechnen (Andersen und Linnell, 1997). Bei Nullwachstum würden in der vorliegenden Studie $1,406 \text{MJ GE/d}$ über die Milch aufge-

nommen. Berechnet man daraus die zur Verfügung stehende metabolisierbare Energie (s. Formel [21] Abschnitt 3.6.3.), so erhält man einen Wert von 1,215MJ ME/d. Bei einem durchschnittlichen metabolischen Körpergewicht der Kitze von $2,49 \pm 0,27 \text{ kg}^{0,75}$ erhält man einen täglichen Ruheumsatz von $0,488 \text{ MJ ME/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$. Die nach Kleiber (1961) ermittelte Grundumsatzrate liegt bei $0,293 \text{ MJ ME/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$. Eine Ausnahme von diesem Wert machen junge, schnell wachsende Tiere. In diesem Zustand ist der Grundumsatz ungefähr doppelt so hoch (Wesley et al., 1973; McNab, 1983). Der hier ermittelte tägliche Ruheumsatz liegt demnach im Bereich des Grundumsatzes. Mauget et al. (1999) haben den Ruheenergieumsatz (RMR = resting metabolic rate) von Rehkitzten über 14 Tage alle zwei Tage gemessen und dann wöchentlich bis zum Alter von 45 Tagen. Es wurde dabei eine lineare Beziehung zwischen RMR und Lebenstagen festgestellt: $\text{RMR(kJ)} = 956 \text{ kJ} + 31,4 \cdot \text{Alter in Tagen}$. Das Körpergewicht hing folgendermaßen mit dem Lebensalter zusammen: $\text{KGW(kg)} = 1,565 \pm 0,135 \cdot \text{Alter in Tagen}$. Im selben Gewichtsbereich wie die Versuchstiere in der eigenen Studie kommt man anhand dieser Kalkulationen auf eine Ruheumsatzrate von $1,427 \text{ MJ ME/d}$ (metabolisierbare Energie) und pro kg metabolischem Körpergewicht auf $0,547 \text{ MJ ME/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$. Auch dieser Wert liegt nahe dem Grundumsatz wachsender Tiere, jedoch höher als der hier ermittelte von $0,488 \text{ MJ ME/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$. Dies liegt vermutlich daran, dass die RMR aufgrund der bei der Studie von Mauget et al. (1999) verwendeten indirekten Kalorimetrie in Respirationsskammern künstlich erhöht war. Messungen in Respirationsskammern bedeuten häufig Stress und somit einen zusätzlichen Energieumsatz, insbesondere für das gefangene Wildtier.

Der in der vorliegenden Studie ermittelte Wert eines Ruheumsatzes von Rehkitzten nahe dem Grundumsatz erlaubt folgenden Schluss: Sämtliche aufgenommene Energie wird neben der Deckung des Grundenergiebedarfs für das Wachstum verwendet. Aufwendungen für Thermoregulation und Bewegungsleistungen sind nicht maßgeblich am Gesamtenergieumsatz von Rehkitzten beteiligt. Diese Ergebnisse sind konsistent mit der Annahme, dass die *Hiding*-Strategie beim Rehkitz ein möglichst rasches Wachstum ermöglichen soll.

Ein statistischer Zusammenhang von Wachstumsrate und Bruttoenergieaufnahme fehlt beim Mufflonlamm (Tab. 5.1.), vermutlich aufgrund der unterschiedlich hohen Bewegungsleistungen der Jungtiere.

Bei den hier untersuchten Mufflonlämmern fehlte, im Vergleich zum Rehkitz -trotz ähnlicher Variationen im Geburtsgewicht– zudem ein Zusammenhang zwischen Geburtsgewicht und Wachstumsrate während der Periode ausschließlicher Milchernährung. Laut Varo und Varo (1971) fehlt ein solcher Zusammenhang auch beim Rentier (*Rangifer tarandus*). Für Mufflonlämmer wurde kompensatorisches Wachstum von Réale et Boussès (1995) hauptsächlich für die Zeit relevanter Zufuttermaufnahme angenommen. In Zeiten schlechter Nahrungsverfügbarkeit kommt es dabei zu einer deutlich früheren Rohfuturaufnahme ab einem Alter von zwei Wochen und damit einhergehenden ontogenetischen Modifikationen des Verdauungstraktes wie die schnellere Ausbildung des Ruminoretikulums (Réale, 1996).

Ozgul et al. (2009) weisen auf den Zusammenhang von Klimawandel und Körperwachstum bei Soay-Schafen (*Ovis aries*) auf dem St. Kilda-Archipel hin. Aufgrund milderer Winter mit länger verfügbarem Nahrungsangebot wird der Zeitraum reduziert, während dessen die Tiere auf Fettreserven angewiesen sind. Neben anderen Faktoren wird beschrieben, dass langsam wachsende Schafe dann höhere Überlebenschancen haben. Aufgrund des ersten Gebärens bei niedrigerem Körpergewicht gebe es allerdings vermehrt kleine Individuen in der Population. Wechsel in den Umweltbedingungen führten demnach zu einer Reduktion der Wachstumsraten.

5.4.2. Körperreserven

5.4.2.1. Mufflon

Körperfettreserven sind beim Mufflon saisonal schwankend. Der Körperfettanteil nimmt bereits während der 2.Hälfte (Feb./März) der Trächtigkeit stark ab, trotz Zufütterung. Das Minimum des Körperfettanteils liegt im Zeitraum während der Hochlaktation im Mai. Diese Ergebnisse entsprechen den Vorhersagen der Hypothese, dass das weibliche Mufflon in der Form der Ressourcennutzung für die Reproduktion einem *Capital Breeder* entspricht.

Der beginnende Fettaufbau im Mai-Juni (s. auch Abb. 4.5.) ist vermutlich deshalb möglich, weil dann zum einen auch für die *Intermediate Feeder* Mufflons die Periode quantitativ und qualitativ optimaler Nahrungsverfügbarkeit begonnen hat und damit die Möglichkeit zusätzlicher externer Energieressourcennutzung. Zum anderen nehmen Lämmer im Alter von sechs Wochen bereits relevante Mengen Zufutter auf, welches zu diesem Zeitpunkt, wie eben erwähnt, bereits qualitativ hochwertig ist. Die Ausreifung der Vormägen beginnt beim Mufflon aufgrund der frühen Zufutteraufnahme ab etwa 4 Wochen verhältnismäßig früh und ist bei auch Schaflämmern bereits nach wenigen Wochen abgeschlossen (v. Engelhardt, 2005). Bei Nahrungsrestriktion oder adversen Umweltbedingungen kann dieser Vorgang beschleunigt werden (Réale und Boussès, 1995; Knott et al., 2005).

Der Körperproteinhaushalt ist sehr dynamisch mit ständigen Wechseln von Anabolismus- und Katabolismusvorgängen (Jeroch et al., 1999). Die konträren Verläufe der Proteinanteile im Jahresverlauf je nach Berechnungsmethode (s. Abb. 5.2.) schließen eine Bewertung der Proteinreservennutzung für die Reproduktion aus.

Verwendet man die Berechnung der Körperreserven nach Treitel, so erhält man für das Mufflon einen täglichen Fettabbau von 46g während Spätträchtigkeit und beginnender

Hauptlaktation. Wenn dieses Fett komplett und mit einer Effizienz von 84% (Ofstedal, 2000) in die Milchbildung investiert wird, ergibt sich (mit 32,76 kJ/g Fett) ein Milchbruttoenergiegehalt aus dem täglich mobilisierten Fett von 1,343MJ. Bei einer täglichen gebildeten Bruttoenergie in Milch von $3,78 \pm 0,43$ MJ GE/d resultiert daraus ein Anteil von gut einem Drittel (35,5%) des Gesamtenergieaufwandes für die Laktation, welcher aus Fettreserven bereitgestellt werden kann. Dies zeigt, dass Fettreserven nicht als einzige Energiequelle für Reproduktionsleistungen ausreichen, aber diese wie z.B. auch beim Rentier (Tyler, 1987) deutlich unterstützen. Die Hauptrolle von Fettreserven bei Ungulaten bestehe laut Tyler in der Erhöhung des Reproduktionserfolges (für das Überleben neugeborener Kälber und als Energiereserven für die späte Trächtigkeit und frühe Laktation bei späteinsetzender Schneeschmelze). Diese These wird auch von Crête und Huot (1993) für das Karibou (*Rangifer tarandus granti*) unterstützt. Dort wurde gezeigt, dass laktierende Karibou ihren Energiebedarf nicht allein über erhöhte Nahrungsaufnahme nach der Geburt decken. Die schwersten Weibchen verwenden ihre eigenen Körperreserven zusätzlich zur Nahrungsenergie. Ein höheres Niveau postnataler Investition wird dadurch prinzipiell ermöglicht.

Fettreserven können eine wichtige Rolle bei der Predationsvermeidung spielen. Dies zeigt das Beispiel des Dickhornschafs (*Ovis canadensis*). Dickhornschafe sind *Grazer* und werden tendenziell den *Capital Breedern* zugeordnet. Kurz vor der Geburt ihres Nachwuchses ziehen sie in höhere Lagen. Sie verlassen dabei Winterärsungsgebiete mit bereits einsetzender Vegetationsperiode und halten sich noch 2-4 Wochen lang in größeren Höhenlagen auf, wo sie bis zum dortigen Vegetationsbeginn auf die Verwertung qualitativ minderwertiger Winterärsung und auf die Energiebereitstellung aus Fettreserven angewiesen sind (Festa-Bianchet, 1988). Dieses Verhalten wurde von Festa-Bianchet mit Predationsvermeidung erklärt. Rachlow und Bowyer (1998) zeigten ebenfalls, dass die Distanz zum Fluchtterrain eine kritische Komponente für die Habitatwahl weiblicher Dall Schafe (*Ovis dalli*) während der Lammsaison ist (vom Fluchtterrain entfernteres Gelände war nahrungsreicher, aber auch gefährlicher). Auch

beim Europäischen Mufflon sind solche Verhaltensmuster beschrieben (Bon et al., 1995) und es wird angenommen, dass sie dem Schutz der Neugeborenen vor Füchsen und der Entwicklung der motorischen Geschicklichkeit der Lämmer dienen. Mufflons sind zudem bei Wölfen ein z.B. gegenüber den Gemsen (*Rupicapra rupicapra*) bevorzugtes Beutetier. Das beschreiben Poulle et al. (1997a,b) für eine Mufflonpopulation im französischen *Massif de Mercantour*.

5.4.2.2. Reh

Beim Reh fand sich keine saisonale Veränderung der Körperfettreserven zwischen den Reproduktionsabschnitten der späten Trächtigkeit und der Laktation. Fettreserven werden trotz hoher Laktationskosten offenbar nicht für diese verwendet. Auch Mauget et al. (1999) zeigten, dass (außer Erstgebärende: Mauget et al., 2003) Ricken keine Körperreserven für die Laktation im ersten Monat postpartum aufwenden müssen. Rehe weisen im interspezifischen Vergleich einen sehr hohen Bruttoenergiegehalt täglich gebildeter Milch auf. Dies ermöglicht die Aufzucht von Zwillingen (s. Abschnitt 5.4.1.). Die vergleichsweise ausgeprägte Fähigkeit des Rehs, Nahrungsenergie effektiv in Milchenergie umzusetzen (Drożdż und Osiecki, 1973), stellt dafür eine mögliche Grundlage dar. Weiterhin schafft die Kapazität des *Browsers* Reh große Mengen Nahrung aufzunehmen (Hofmann, 1989) eine wichtige Voraussetzung für die erhöhte Energieaufnahme während der Laktation.

Das Reh wird den nördlichen Cerviden zugeordnet. Viele dieser Tierarten, wie auch andere nördlichen Ungulaten, besitzen das Vermögen, hohe Körperfettreserven anzulegen, welche vordergründig nicht für die Reproduktion, sondern vielmehr für das Überleben des Winters bzw. für Zeiten von Nahrungsrestriktion verwendet werden (Tyler 1987; Adamczewski et al., 1993). Adamczewski et al. (1993) weisen dabei darauf hin, dass die Hauptenergiekosten für das von ihnen untersuchte Grönlandkaribou für den Erhaltungsbedarf anfallen. Bei dieser nördlichen Cervidenart sind die Kosten der Aktivität bei der Futtersuche während des Winters höher als die

Kosten für die späte Trächtigkeit. Zum Zeitpunkt der späten Trächtigkeit wurden die meisten Körperfett- und schließlich auch die Körperproteinreserven bereits verbraucht.

Für das Reh sind Körperfettanteile von im Mittel $25,8 \pm 6,5\%$ (16,4 bis 34,5%) am Ende des Winters (Untersuchungszeitpunkt März) und von $29,8 \pm 12,8\%$ (17,7 bis 43,1%) während der beginnenden Hauptlaktation sehr hoch im Vergleich zu Literaturangaben. Holand (1992) maß an getöteten Tieren aus Südostnorwegen mittels chemischer Körperanalyse: $1,9 \pm 0,6\%$ Leerkörperfett im späten Winter, $3,5 \pm 1,0\%$ im Sommer und Maximalwerten im Herbst von $9,2 \pm 1,0\%$. Weiner (1973) ermittelte durch chemische Ganzkörperanalyse gejagter Tiere aus Südpolen $21,2 \pm 4,4\%$ Fett in der Trockenmasse. Aus einem Anteil der Trockenmasse von 35,7% am Gesamtkörpergewicht ergibt sich ein Fettgehalt des Ganzkörpers von 7,6%. Beim dem Europäischen Reh nah verwandten (Pitra et al., 2004), wenn auch doppelt so schweren Weißwedelhirsch (*Odocoileus virginianus*), ebenso ein *Browser*, wurden hohe Leerkörperfettanteile von bis zu 44% ($24,9 \pm 4,4\%$) gemessen (Worden und Pekins, 1995). Diese sind vergleichbar mit den aus der vorliegenden Studie gemessenen Werten für das Europäische Reh. Nach Worden und Pekins (1995) kommt es beim Weißwedelhirsch im Winter zur Mobilisierung von Fettreserven. Ein Tier mit 20% Körperfettanteil kann den Energiebedarf im Winter für ca. 3 Monate decken. Zu einem ähnlichen Ergebnis kommt auch Holand (1990) für das Europäische Reh. Er berechnete Körperfett- und Körperproteinreserven während des Winters für einen idealisierten Rehbock. Sie reichen für ca. 90 Tage, wenn sie mit 20% in den Gesamtenergiebedarf eingehen.

Grund für die in der vorliegenden Arbeit hohen Werte am Ende des Winters könnte die *ad libitum* Fütterung der Versuchstiere sein. Um Fehler durch Überfütterung der Versuchstiere auszuschließen, sollte man entweder im Freiland oder aber mit energierestriktiv gefütterten Gehegetieren arbeiten.

5.5. Kritische Beurteilung der Einordnung des Mufflon als *Capital Breeder* und des Rehs als *Income Breeder*

5.5.1. Mufflon

Ergebnisse aus der vorliegenden Arbeit zeigen, dass Fettreserven weiblicher Mufflons während der späten Trächtigkeit und der Hauptlaktation abgebaut werden. Dies suggeriert eine Verwendung von Körperfettreserven für pränatales wie postnatales Investment, woraus die Einordnung in die *Capital Breeder*-Reproduktionsstrategie folgen würde. Das schnelle Auffüllen der Körperfettreserven nach Eintritt der Vegetationsperiode und noch während der Laktationsphase (s. *Abb. 4.6* im Abschnitt 4.3.1.2), deutet auf eine effiziente Ausnutzung der Nahrung für die postnatale Investition hin. Dies kann u.a. auch durch die ernährungsphysiologischen Möglichkeiten eines *Intermediate Feeder* unterstützt werden (Silanikove, 2000). Für den eben genannten Zeitpunkt könnte man das Mufflon in Richtung *Income Breeder* einordnen. Ein weiterer Grund für das mit der Laktation simultan mögliche Auffüllen der Körperreserven könnte auch die zeitige Zufuttermahlzeit durch Mufflonlämmer sein (ab zwei Wochen nach der Geburt: Tomiczek und Türcke, 1995). Durch die Aufnahme strukturierten Futters wird die Ausreifung des Vormagensystems der Lämmer induziert. Diese findet etwa sechs Wochen später, nach bereits eingesetzter Vegetationsperiode, ihren Abschluss. So wird die Ausnutzung der Zeit qualitativ und quantitativ optimaler Nahrungsverfügbarkeit für das Wachstum der Jungtiere und damit einhergehend eine abnehmende Investition durch die Mutter (Knott et al. 2005, Réale et Boussès, 1995) ermöglicht. Das Auffüllen der Körperreserven könnte demnach das Kapital für die folgende Reproduktion bedeuten, die Investition in die Laktation wäre in diesem Moment bereits vernachlässigbar. Außergewöhnlich trockene Sommer führen zu einem verminderten Angebot von Nahrungsressourcen und zu einer erhöhten Lamm-mortalität. Garel et al. (2004) fanden höhere Mortalitätsraten für das erste Lebensjahr in trockenen Jahren von 25,7% verglichen mit 10% in normalen Jahren.

Portier et al. (1998) betonten den Einfluss des Frühlingswetters auf das Überleben von Dickhornschafslämmern (*Ovis canadensis*) in ihrem ersten Winter und vermuteten einen Zusammenhang mit der Nahrungsverfügbarkeit. Zur weiteren Klärung der Fragestellung zum Stellenwert interner und externer Ressourcen für Reproduktionsleistungen wäre es in diesem Zusammenhang interessant herauszufinden, wann für Mufflonlämmer der energetisch relevante Wechsel von der Aufnahme von Muttermilch hin zur Eigenversorgung über die Vegetation stattfindet. Der Zeitpunkt maximaler Milchaufnahme kann mittels simultaner Markierung von Mutter und Jungtier mit TOH und D₂O ermittelt werden (Holleman et al., 1975). Dadurch kann die Milchaufnahme eines Jungtieres auch jenseits der ausschließlichen Milchfütterung und somit der Stellenwert der mütterlichen Investition in die Laktation bestimmt werden.

Für Mufflonmütter könnte es ein maximal mögliches Investment in die Laktation aufgrund der Limitierung von Energie zu Zeiten ausschließlicher Milchaufnahme durch die Jungtiere geben. Sie gebären in der Regel ein Lamm. Bei den Lämmern findet, nach Ergebnissen der vorliegenden Arbeit, im Zeitraum ausschließlicher Milchernährung kein kompensatorisches Wachstum statt. Mufflonmütter mit geringen Körperfettreserven investieren nicht mehr in die Laktation als solche mit höheren Reserven (nach Ergebnissen aus n=3). Dies wird ebenfalls von Gaillard et al. (2000) für Dickhornschafe konstatiert, jedoch verwenden diese Autoren das Körpergewicht zur Konditionsbeurteilung.

Aus oben Erwähntem läßt sich zusammenfassend ableiten, dass für das Europäische Mufflon ein rasches Sichern der mütterlichen Kondition in Form des Aufbaus eigener Körperreserven von hoher Priorität ist (Réale und Bousès, 1995; Knott et al. 2005). Die Betonung des sich an die energetisch anspruchsvollen Reproduktionsleistungen anschließenden Körperkonditionserhalts bis zur Verwendung des Körperfetts für die Zeit der nächsten Späträchtigkeit und Laktation - die ihren anfänglichen Höhepunkt zur Zeit eines saisonal verringerten Nahrungsangebotes haben wird - weist auf eine *Capital Breeder*-Strategie hin (Garel et al., 2004; Babbitt und Packard, 1990).

Zwei Befunde aus dieser Arbeit machen die Einordnung des Mufflons noch komplizierter: Auch das nichtreproduzierende Mufflon 4 weist einen klaren saisonalen Körperfettzyklus auf. Dieser Befund wäre konsistent mit der Annahme eines intrinsischen Zyklus, der nicht an Energieaufwendungen für Reproduktionsleistungen gekoppelt ist. Gleiches gilt für das außergewöhnliche zweite Lammen von Mufflon 1 im Januar 2001. Hier zeigte sich keine deutliche Erniedrigung des Körperfettgehaltes für die späte Trächtigkeit und auch die Gewichtszunahme zum Ende der Trächtigkeit war bemerkenswert hoch.

Man könnte sich auch prinzipiell die Frage stellen, ob Wiederkäuer überhaupt reine *Capital Breeder* sein können. Das Milieu/die Flora im Vormagensystem wird durch Hungern stark verändert, was zu massiven Gesundheitsstörungen, zumindest bei Haustieren, führen kann (z.B. Ketose durch Energieunterversorgung beim Rind).

5.5.2. Reh

Bei verschiedenen Cervidenarten wie dem Europäischen Reh und dem Rothirsch (*Cervus elaphus*) ist eine verminderte oder ganz aussetzende Nahrungsaufnahme während der Brunftperiode beim männlichen Tier ein physiologischer Vorgang (Clutton-Brock, 1982, Wagenknecht, 1996). Der Vormageninhalt zeigt dann das Bild eines fötiden Breis. Dies hat im Normalfall aber keine dauerhaften Auswirkungen auf die Gesundheit des jeweiligen Tieres und gehört, wie auch die Abmagerung während der Reproduktionsphase, zum saisonalen Rhythmus der männlichen Vertreter dieser Tierarten (Hewison et al., 1996). Beim Europäischen Reh ist das Krankheitsbild der Ketose nicht beschrieben (Rowell-Schäfer, 1999). Männliche Vertreter dieser Tierart sind zum Zeitpunkt der Brunft reine *Capital Breeder*, die hungern und ausschließlich Körperreserven verwenden, um diese Reproduktionsleistung zu decken.

Für den Zeitraum der Laktation (postnatales Investment) ist das weibliche Reh vermutlich ein reiner *Income Breeder*. Die Körperfettreserven sind während dieser Zeit

sehr hoch, obwohl die Investition in die Laktation pro Muttertier für Zwillinge Spitzenwerte unter den Ungulaten einnimmt. Zusätzlich kommt es zu kompensatorischem Wachstum der Kitze noch vor Beginn der Zufuttermaufnahme. Diese Ergebnisse weisen auf die enorme energetische Effizienz der Verwertung von pflanzlicher Nahrung durch Rehe hin. Das wiederum unterstützt die Aussage von Andersen, et al. (2000), die das Reh an das *Income Breeder*-Ende des Kontinuums einordnen. Hewison et al. (1996) konstatierten dagegen eine Abnahme des Körpergewichts während der Spätträchtigkeit bis in den Sommer hinein. Ergebnisse hierzu wurden anhand erlegter Tiere außerhalb der Setzzeit gewonnen. Eine Körpergewichtsabnahme muss daher nicht an verminderten Körperreserven liegen, sondern ist schon deshalb zwingend, weil Kitze und Fruchthüllen nach der Geburt im Körpergewicht wegfallen. Es fanden sich anhand der Untersuchungsergebnisse aus vorliegender Arbeit keine Hinweise auf einen intrinsischen Körperreservenzyklus beim Europäischen Reh zwischen den untersuchten Zeitpunkten Trächtigkeit und Laktation.

Neben der *ad libitum* Fütterung und der geringen Stichprobenzahl sollte hier folgende Einschränkung zu dieser Aussage Beachtung finden: aus logistischen Gründen ist die Untersuchung zu den Körperreserven zwar in der Spätträchtigkeit, aber nicht der Hochträchtigkeit durchgeführt worden. Häufig werden aber erst zum Schluss der Gravidität Körperreserven (inkl. Körperprotein) mobilisiert und verwendet (Tyler, 1987). In einer Studie am Svalbard Rentier (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) bemerkte Tyler (1987), dass trächtige Weibchen Körperfettreserven gar „in Erwartung der hohen Laktationskosten aufsparen“ konnten. Die energetisch anspruchsvolle Phase, die Hochträchtigkeit noch vor Einsetzen der Vegetationsperiode im April kurz vor dem Setzzeitpunkt, ist daher für die Beurteilung der Nutzung von Körperreserven für die pränatale Investition beim Reh bedeutend. Eine weitere Untersuchung auf Körperreserven (Fett und Protein) sollte etwa zwei Wochen vor dem erwarteten Geburtszeitpunkt durchgeführt werden. Dafür sind zudem sinnvollerweise energetisch restriktiv gefütterte Ricken zu wählen, um die natürliche Vegetationsverfügbarkeit zu simulieren.

5.6. Fazit: Bewertung der Vorhersagen und der Arbeitshypothese

Das weibliche **Mufflon** ist tendenziell ein *Capital Breeder*. Es lammt noch vor Einsetzen des Vegetationsoptimums, was sich eventuell ursprünglich aus der Notwendigkeit der Predatorenvermeidung entwickelt hat (Festa-Bianchet, 1988; Bon et al., 1995). Das Lamm verfolgt das *following* vermutlich als *neonatal security*-Strategie (Linnell et al., 1995).

Neben dem Überleben ist für den Reproduktionserfolg ein rasches Sichern der mütterlichen Kondition in Form des Aufbaus eigener Körperreserven ausschlaggebend. Die für das Mufflon getroffenen Vorhersagen am Ende der Literaturübersicht sind konsistent mit den Ergebnissen aus der vorliegenden Arbeit. Die Betonung der Nutzung interner Ressourcen während der Reproduktion könnte als Anpassung an einen Setzzeitpunkt außerhalb des Vegetationsoptimums gewertet werden.

Das weibliche **Reh** ist nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit und konsistent mit der Aussage von Andersen et al. (2000) als *Income Breeder* im *Capital Breeder – Income Breeder* Kontinuum einzuordnen. Die nach der Literatúrauswertung aufgestellten Vorhersagen stimmen bis auf die folgenden zwei Ausnahmen mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit überein:

Vorhersage: Rehe verfügen über im Vergleich zum Mufflon geringe Körperreserven.

Ergebnis: Sie sind vergleichsweise hoch und darüber hinaus während der Trächtigkeit viel höher als beim Mufflon.

Deutung: Dieses Ergebnis kann verschiedene Ursachen haben. In den Studien, bei denen die genaueste Methode zur Ermittlung von Körperreserven – nämlich die chemische Ganzkörperanalyse (VanSoest, 1994) – Verwendung fand, gab es andere Umweltbedingungen als in der vorliegenden Studie. So wurden von Weiner (1973) zwar niedrigere Körperfettanteile gefunden, doch waren diese anhand von im Januar erlegten Rehen ermittelt worden.

Geringere Fettreserven während der auch hier untersuchten Zeitfenster März und Juli bei der Untersuchung durch Holand (1992) könnten auf die *ad libitum* Fütterung der Versuchstiere in Niederfinow zurückzuführen sein. Des weiteren könnte eine für die Tierart Reh unangepasste Berechnungsweise der Körperreserven aus der Anwendung der Deuteriumoxidverdünnungsmethode für zu hohe Körperfettwerte verantwortlich sein (s. Abschnitt 5.1.5.1.).

Vorhersage: Zur Zeit der späten Trächtigkeit werden diese [Körperreserven] als interne Ressource genutzt und teilweise abgebaut.

Ergebnis: Die Fettreserven sind sehr hoch.

Deutung: Es bleibt unklar, ob Fettreserven für die späte Trächtigkeit genutzt werden, da der Zeitpunkt der Untersuchung (März) eventuell zu früh gewählt war. Des weiteren wurden nicht dieselben Tiere wiederholt untersucht. Auch wäre eine individuell zu einem Zeitpunkt im Winter durchgeführte Körperzusammensetzunguntersuchung zum Vergleich der Werte angebracht.

Die vergleichsweise hohe energetische Investition in die Milchbildung beim Reh unterstreicht die Bedeutung der Synchronisierung des Setzzeitpunktes mit dem Vegetationsoptimum. Die hohe Investition in die Laktation wird wahrscheinlich insbesondere durch die Ernährungsanpassung des Rehs als *Browser* mit einer vergleichsweise guten Nutzung von Nahrungsenergie (Rowell-Schäfer, 1999) ermöglicht. Neben der Senkung des Predationsrisikos ermöglicht das *hiding*-Verhalten der Kitze auch, die aufgenommene Milchennergie für ein schnelles Wachstum zu nutzen. Somit wird durch das mögliche Erreichen eines Gewichtsschwellenwertes die Geschlechtsreife bereits zur Brunft im Jahr der Geburt und ein Setzen im Folgejahr wahrscheinlich. Auf der Feldforschungsstation Niederfinow ist dieses Ereignis jedoch

äußerst selten. Das Erreichen eines Gewichtsschwellenwertes hat hier keine Bedeutung für ein früheres erstes Gebären.

Die potentiell hohe Investition in die Laktation, die auch durch das außergewöhnlich hohe Einzelergebnis einer Mutter in dieser Studie betont wird, ermöglicht unter günstigen weiteren Bedingungen das erfolgreiche Aufziehen von bis zu vier Kitzen. Der Reproduktionserfolg - im Sinne des Überlebens der Jungtiere und einer möglichst hohen Nachkommenzahl - hängt beim Europäischen Reh in großem Maße vom rechtzeitigen Einsetzen der Vegetationsperiode ab (Andersen und Linnell, 1997).

Rehe und Mufflons besitzen unterschiedliche Strategien zur Energiebereitstellung für Trächtigkeit und Laktation im Zusammenhang mit der Saisonalität des Nahrungsangebotes.

Für ein kompletteres Bild der Lebenslaufstrategien beider Modelltierarten könnten zusätzlich weitere Faktoren wie Interaktionen mit Pathogenen (z.B. im Rahmen der *Ecological Immunology* (Rolf und Siva-Jothy, 2003)) und Predatoren, soziale Faktoren, Konkurrenz, sowie genetische Effekte in die Betrachtung der Reproduktionsenergetik einbezogen werden (Clutton-Brock und Coulson, 2002; Kappeler, 2006).

Zur Energetik der saisonalen Reproduktion weiblicher Europäischer Mufflons (*Ovis orientalis musimon*) und Rehe (*Capreolus capreolus*)

Die vorliegende Arbeit sollte herausfinden, welche Rolle interne und externe Ressourcen für die energetische Herausforderung von Hochträchtigkeit und früher Hauptlaktationsphase für zwei europäische Wildwiederkäuer spielen, die eine ähnliche Körpergröße aber unterschiedlicher Reproduktionsstrategien und Ernährungstypen unter saisonal schwankenden Umweltbedingungen aufweisen.

Die Deuteriumoxid-Verdünnungsmethode (DVM) wurde angewendet, um sowohl Körperreserven als auch Milchaufnahmeraten bei dem *Income Breeder* und *Browser* Europäisches Reh (*Capreolus capreolus*) und dem *Capital Breeder* und *Intermediate Feeder* mit Tendenz zum *Grazer*, Europäisches Mufflon (*Ovis orientalis musimon*) zu bestimmen. Die DVM war dazu geeignet, Ergebnisse wenig invasiv, individuell und wiederholt unter Gehegebedingungen zu ermitteln.

Körperreserven wurden bei Mufflonschafen (n=4) ein Jahr lang monatlich und bei Rehen während der Hochträchtigkeit (n=6) und Laktation (n=3) gemessen. Die Investition in die Laktation wurde indirekt über die Milchaufnahme von Mufflonlämmern (n=8) und Rehkitten (n=8) bestimmt. Die Wachstumsraten der Jungtiere wurden zur Bestimmung des postnatalen Investments herangezogen.

Die Ergebnisse zeigten hohe saisonale Schwankungen der Fettreserven bei individuellen Mufflonschafen (mit $4,0 \pm 2,5\%$ während der Hauptlaktation und bis zu $24,8 \pm 3,5\%$ im Winter). Es gab keine signifikanten Änderungen zwischen Hochträchtigkeit ($25,8 \pm 6,5\%$) und Laktation ($29,8 \pm 12,8\%$) bei Ricken, die vergleichsweise hohe Fettreserven aufwiesen.

Die Ergebnisse zeigten auch, dass das mütterliche Körpergewicht als Indikator für die Körperkondition (Körperreserven) und als Basis für Aussagen zum *maternal investment* für Mufflon und Reh ungeeignet ist. Stattdessen sollte mit den individuell erhobenen Körperreserven bei Fragestellungen zur Körperkondition gearbeitet werden.

Der Bedarf für die Laktation pro kg metabolischem Körpergewicht lag für das Mufflon mit $0,29 \pm 0,03 \text{ MJ GE/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$ im unteren Bereich des für Ungulaten erwarteten Spektrums von $0,19\text{-}0,59 \text{ MJ GE/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$ und war für Rehe an der oberen Grenze ($0,56 \pm 0,18 \text{ MJ GE/kg}^{0,75} \cdot \text{d}^{-1}$). Dies wird hier hauptsächlich auf die Aufzucht von Zwillingen zurückgeführt.

Das hohe Niveau des Energieaufwandes für die Laktation unterstreicht die Bedeutung der Synchronisation wesentlicher Reproduktionskosten mit dem Beginn der Vegetationsperiode beim *Income Breeder* Europäisches Reh, das als *Browser* auf qualitativ hochwertige Nahrung angewiesen ist. Europäische Mufflons hingegen benötigen Körperreserven während der späten Trächtigkeit und beginnenden Laktation für eine erfolgreiche Reproduktion noch vor Einsetzen der Vegetationsperiode. Die vorliegenden Ergebnisse zur Reproduktionsenergetik demonstrieren die Relevanz unterschiedlicher Anpassungen an die Saisonalität des Nahrungsangebotes der beiden Wildwiederkäuerarten. Saisonalität ist eine wesentliche treibende Kraft bei der Ausformung von Anpassungen in der Ernährung und/oder Fortpflanzung.

Vorausblickend wird es interessant sein, diese Sachverhalte bei den Modelltierarten im größeren Umfang und auch im Freiland zu untersuchen. Dabei ist die Einbeziehung weiterer Wildwiederkäuerarten für das Verständnis des evolutionsökologischen Zusammenhangs wünschenswert, die in einem Gradienten von Umweltbedingungen leben, der von saisonal stark schwankend bis zu geringer Schwankung reicht. Besonders spannend ist dabei die Betrachtung der Strategien zwillingsgebärender Arten.

Energetics of seasonal reproduction in female European mouflon (*Ovis orientalis musimon*) and roe deer (*Capreolus capreolus*)

The aim of this thesis was to evaluate the role of internal and external resources to meet the energetic challenge of late pregnancy and early main lactation in two European wild ruminant species of similar body size but different reproductive strategies and feeding types under highly variable environmental conditions.

The deuterium oxide dilution technique was employed to determine body reserves as well as lactation effort in the income breeder and browser European roe deer (*Capreolus capreolus*) and the capital breeder and intermediate feeder (with a tendency to being a grazer) European mouflon (*Ovis orientalis musimon*). This study was the first to do so in these species. The technique was appropriate for a sampling design that involves repeated individually accurate and little invasive sampling under enclosure conditions.

Body reserves were assessed in female mouflon (n=4) monthly during the course of one year and in roe deer during late pregnancy (n=6) and lactation (n=3). Lactation effort was measured indirectly through the quantification of milk intake rate by mouflon lambs (n=8) and roe deer fawns (n=8). Growth rates were used to estimate postnatal maternal input.

Results showed high seasonal variation of body fat reserves in individual mouflon females (between $4.0 \pm 2.5\%$ of empty body weight in spring and up to $24.8 \pm 3.5\%$ in winter) but no significant changes of such in roe deer does between late pregnancy ($25.8 \pm 6.5\%$) and lactation ($29.8 \pm 12.8\%$). Roe deer does showed unexpectedly high fat reserves.

The results indicated that body weight is unsuitable as an indicator of body condition (in terms of body reserves) to estimate maternal input. It is suggested that individually estimated body reserves should be used when body condition forms part of the topic of a scientific study.

Energy output at peak lactation was at $0.29 \pm 0.03 \text{ MJ GE/kg}^{0.75} \cdot \text{d}^{-1}$ in mouflon, within the lower part of the expected range in ungulates of $0.19\text{-}0.59 \text{ MJ GE/kg}^{0.75} \cdot \text{d}^{-1}$. Roe deer input into lactation was close to the upper limit of this range ($0.56 \pm 0.18 \text{ MJ GE/kg}^{0.75} \cdot \text{d}^{-1}$), mainly a consequence of simultaneously raising twin fawns.

The observed high level of energy input into lactation underlines the necessity to synchronise the main female reproductive effort with the flush of vegetation in the income breeder European roe deer, which need highly digestible forage. In contrast, European mouflon utilise body reserves during late pregnancy and early main lactation to successfully reproduce prior to the onset of the vegetation period. The present results emphasize the importance of different adaptations to seasonality of forage availability in the two wild ruminant species. Seasonality is one major driving force for the development of nutritional and/or reproductive strategies.

Future questions of interest will be to confirm the conclusions of the present study by conducting follow-up studies with higher sample sizes in free-ranging animals. From an evolutionary ecology perspective, other wild ruminants should be included which live in a gradient from seasonally highly variable environmental conditions to those with little variation. A closer look at strategies of species giving birth to twins might be especially rewarding.

- Abel, H.; Flachowsky, G.; Jeroch, H. & Molnar, S. (1995): *Nutztierernährung*. Fischer, Jena.
- Adamczewski, J. Z.; Hudson, R. J. & Gates, C. C. (1993): Winter energy balance and activity of female caribou on Coats Island, Northwest Territories: the relative importance of foraging and body reserves. *Can. J. Zool.* 71, 1221-1229.
- Adolph, E. F. & Heggeness, F. W. (1971): Age changes in body water and fat in fetal and infant mammals. *Growth* 35, 55-63.
- Allaye-Chan-McLeod, A. C.; White, R. G. & Holleman, D. F. (1994): Effects of protein and energy intake, body condition, and season on nutrient partitioning and milk production in caribou and reindeer. *Can. J. Zool.* 72, 938-947.
- Andersen, R.; Duncan, P. & Linnell, J. D. C., eds. (1998): *The European roe deer: The biology of success*. Scandinavian University Press, Oslo.
- Andersen, R.; Gaillard, J.-M.; Linnell, J. D. C. & Duncan, P. (2000): Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer. *J. Anim. Ecol.* 69, 672-682.
- Andersen, R. & Linnell, J. D. C. (1997): Variation in maternal investment in a small cervid; the effects of cohort, sex, litter size and time of birth in roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. *Oecologia* 109, 74-79.
- Anderson, A. E.; Bowden, D. C. & Medin, D. E. (1990): Indexing the annual fat cycle in a mule deer population. *J. Wildl. Manage.* 54, 550-556.
- Babbitt, K. J. & Packard, J. M. (1990): Parent-offspring conflict relative to phase of lactation. *Anim. Behav.* 40, 765-773.
- Baverstock, P. & Green, B. S. (1975): Water Recycling in Lactation. *Science* 187 (4176), 657-658.
- Behrend, A. (1999): *Kinetik des Ingestaflusses bei Rehen (Capreolus capreolus) und Mufflons (Ovis ammon musimon) im saisonalen Verlauf*. Berlin, Humboldt-Univ. Diss., 110 S.
- Behrend, A.; Lechner-Doll, M.; Streich, W. J. & Clauss, M. (2004): Seasonal faecal excretion, gut fill, liquid and particle marker retention in mouflon *Ovis ammon musimon*, and a comparison with roe deer *Capreolus capreolus*. *Acta Theriol.* 49, 503-515.
- Bischoff, T. L. W. (1854): *Entwicklungsgeschichte des Rehens*. Rickersche Buchhandlung, Giessen.
- Bodmer, R. E. (1990): Ungulate frugivores and the browser-grazer continuum. *Oikos* 57, 319-325.
- Bon, R.; Joachim, J. & Maublanc, M. (1995): Do lambs affect feeding habitat use by lactating female mouflons in spring in areas free of predators? *J. Zool.* 235, 43-51.
- Broussard, D. R.; Dobson, F. S. & Murie, J. O. (2005): The effects of capital on an income breeder: evidence from female Columbian ground squirrels. *Can. J. Zool.* 83, 546-552.
- Brown, D. L. & Taylor, S. J. (1986): Deuterium oxide dilution kinetics to predict body composition in dairy goats. *J. Dairy Sci.* 69, 1151-1155.

* Zeitschriftentitelabkürzungen gemäß *Journals Database* der *National Library of Medicine, U.S.* (URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/sites/entrez/qquery>), falls dort nicht vorhanden, gemäß *BIOISIS@ Serial Sources*, Volume 1997

- Byers, J. A. & Moodie, J. D. (1990): Sex-specific maternal investment in pronghorn and the question of a limit on differential provisioning in ungulates. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26, 157-164.
- Cameron, E. Z. (1998): Is suckling behaviour a useful predictor of milk intake? A review. *Anim. Behav.* 56, 521-532.
- Cameron, R. D.; Smith, W. T.; Fancy, S. G.; Gerhart, K. L. & White, R. G. (1993): Calving success of female caribou in relation to body weight. *Can. J. Zool.* 71, 480-486.
- Clauss, M.; Fritz, J.; Bayer, D.; Hummel, J.; Streich, W. J.; Südekum, K.-H. & Hatt, J.-M. (2008b): Physical characteristics of rumen contents in two small ruminants of different feeding type, the mouflon (*Ovis ammon musimon*) and the roe deer (*Capreolus capreolus*). *Zoology (Jena)*.
- Clauss, M.; Fritz, J.; Bayer, D.; Nygren, K.; Hammer, S.; Hatt, J.-M.; Südekum, K.-H. & Hummel, J. (2009): Physical characteristics of rumen contents in four large ruminants of different feeding type, the addax (*Addax nasomaculatus*), bison (*Bison bison*), red deer (*Cervus elaphus*) and moose (*Alces alces*). *Comp. Biochem. Physiol. A* 152, 398-406.
- Clauss, M.; Hofmann, R. R.; Streich, W. J.; Fickel, J. & Hummel, J. (2008c): Higher masseter muscle mass in grazing than in browsing ruminants. *Oecologia* 157, 377-385.
- Clauss, M.; Kaiser, T. & Hummel, J. (2008a): The Morphophysiological Adaptations of Browsing and Grazing Mammals. In *The Ecology of Browsing and Grazing, Ecol. Stud.* 195, eds. I. J. Gordon & H. H. T. Prins, Vol. 152, 47-88, Springer, Berlin u.a.
- Clauss, M.; Lason, K.; Gehrke, J.; Lechner-Doll, J.; Fickel, J.; Grune, T. & Streich, W. J. (2003a): Captive roe deer (*Capreolus capreolus*) select for low amounts of tannic acid but not quebracho: fluctuation of preferences and potential benefits. *Comp. Biochem. Physiol. B* 136, 369-382.
- Clauss, M. & Lechner-Doll, M. (2001b): Differences in selective reticulo-ruminal particle retention as a key factor in ruminant diversification. *Oecologia* 129, 321-327.
- Clauss, M.; Lechner-Doll, M.; Behrend, A.; Lason, K.; Lang, D. & Streich, W. J. (2001a): Particle retention in the forestomach of a browsing ruminant, the roe deer *Capreolus capreolus*. *Acta Theriol.* 46, 103-107.
- Clauss, M.; Lechner-Doll, M. & Streich, W. J. (2003b): Ruminant diversification as an adaptation to the physicomechanical characteristics of forage. A reevaluation of an old debate and new hypothesis. *Oikos* 102, 253-262.
- Clutton-Brock, T. H. & Coulson, T. (2002): Comparative ungulate dynamics: the devil is in the detail. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 357, 1285-1298.
- Clutton-Brock, T. H.; Guinness, F. E. & Albon, S. D. (1982): *Red deer: behavior and ecology of two sexes*. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- Codron, D.; Brink, J. S.; Rossouw, L. & Clauss, M. (2008): The evolution of ecological specialization in southern African ungulates: competition- or physical environmental turnover? *Oikos* 117, 344-353.
- Cornelis, J.; Caesar, J. & Hermy, M. (1999): Impact of season, habitat and research techniques on diet composition of roe deer (*Capreolus capreolus*): a review. *J. Zool.* 248, 195-207.
- Cowan, R. T.; Robinson, J. J.; McHattie, I. & Fraser, C. (1980): The prediction of body composition in live ewes in early lactation from live weight and estimates of gut contents and total body water. *J. Agric. Sci.* 95, 515-522.

Coward, W. A.; Cole, T. J.; Gerber, H.; Roberts, S. B. & Fleet, I. (1982): Water turnover and the measurement of milk intake. *Pflueg. Arch.* 393, 344-347.

Crête, M. & Huot, J. (1993): Regulation of a large herd of migratory caribou: summer nutrition affects calf growth and body reserves of dams. *Can. J. Zool.* 71, 2291-2296.

Daniilkin, A. (1996): *Behavioural ecology of Siberian and European roe deer*. Chapman and Hall, London.

Deutsch, A. (1995): *Aktivität cellulolytischer Enzyme im Vormagen- und Dickdarminhalt von Rehen (Capreolus capreolus)*. Berlin, Humboldt-Univ. Dipl.-Arbeit, 76 S.

Doreau, M. & Dussap, G. (1980): Estimation de la production laitière de la jument allaitante par marquage de l'eau corporelle du poulain. *Reprod. Nutr. Dév.* 20, 1883-1892.

Dove, H. & Freer, M. (1979): The accuracy of tritiated water turnover rate as an estimates of milk intake in lambs. *Aust. J. Agric. Res.* 30, 725-739.

Drent, R. H. & Daan, S. (1980): The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68, 225-252.

Drescher-Kaden, U. (1976): Untersuchungen am Verdauungstrakt von Reh, Damhirsch und Mufflon. *Z. Jagdwiss.* 22, 184-190.

Droždž, A. & Osiecki, A. (1973): Intake and digestibility of natural feeds by roe deer. *Acta theriol.* 18, 81-91.

Duncan, P.; Tixier, H.; Hofmann, R. R. & Lechner-Doll, M. (1998): Feeding strategies and the physiology of digestion in roe deer. In *The European roe deer. The biology of success.*, eds. R. Andersen, P. Duncan & J. D. C. Linnell, Scandinavian University Press, Oslo, 91-116.

Dunsha, F. R.; Bell, A. W.; Chandler, K. D. & Trigg, T. E. (1988): A two-pool model of tritiated water kinetics to predict body composition in unfasted lactating goats. *Anim. Prod.* 47, 435-445.

Dunsha, F. R.; Bell, A. W. & Trigg, T. E. (1990): Body composition changes in goats during early lactation estimated using a two-pool model of tritiated water kinetics. *Br. J. Nutr.* 64, 121-131.

Engelhardt, W. von (2005): *Physiologie der Haustiere. 2. Aufl.* Enke, Stuttgart.

Fancy, S. G.; Blanchard, J. M.; Holleman, D. F.; Kokjer, K. J. & White, R. G. (1986): Validation of doubly labelled water method using a ruminant. *Am. J. Physiol.* 251, R143-R149.

Festa-Bianchet, M. (1988): Seasonal range selection in bighorn sheep: conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. *Oecologia (Berlin)* 75, 580-586.

Gaillard, J. M.; Boutin, J. M.; Delorme, D.; Van Laere, G.; Duncan, P. & Lereon, J. D. (1997b): Early survival in roe deer: causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. *Oecologia* 122, 502-513.

Gaillard, J. M.; Sempéré, A. J.; Boutin, J. M.; Van Laere, G. & Boisaubert, B. (1992): Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Can. J. Zool.* 70, 1541-1545.

Gaillard, J.-M.; Festa-Bianchet, M.; Delorme, D. & Jorgenson, J. (2000): Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 267, 471-477.

- Gaillard, J.-M.; Pontier, D.; Allaine, D.; Loison, A.; Hervé, J.-C. & Heizmann, A. (1997a): Variation in growth form and precocity at birth in eutherian mammals. *Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 264, 856-868.
- Galbraith, J. K.; Mathison, G. W.; Hudson, R. J.; McAllister, T. A. & Cheng, K.-J. (2000): Intake, digestibility, methane production in bison, wapiti and white-tailed deer. *Can. J. Anim. Sci.* 78, 681-691.
- Garel, M.; Cugnasse, J.-M.; Gaillard, J.-M.; Loison, A.; Gibert, P.; Douvre, P. & Dubray, D. (2005): Reproductive output of female mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis. sp.*): a comparative analysis. *J. Zool. (Lond.)* 266, 65-71.
- Garel, M.; Loison, A.; Gaillard, J.-M.; Cugnasse, J.-M. & Maillard, D. (2004): The effects of a severe drought on mouflon lamb survival. *Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 271, S471-S473.
- Gehrke, J. (2001): *Untersuchungen zu tanninbindenden Speichelproteinen des Rehs und anderer Wiederkäuer*. Potsdam, Potsdam-Univ. Diss., 98 S.
- Ghosh, T. K.; Singh, U. B.; Verma, D. N.; Saxena, K. K. & Ranjhan, S. K. (1980): Measurement of water turnover and water requirements in different species of animals in two seasons. *Indian J. Anim. Sci.* 50, 615-619.
- Gibert. (1990): Consequences de la capture et des manipulations sur la physiologie des ongulés sauvages. Incidence pathologique. Bilan des connaissances. *Symposium sur les techniques de capture et de marquage des ongulés sauvages*, 20.-22.march 1990, Mèze, Hérault.
- Girard, I.; Guilhem, C.; Bideau, E. & Le Pendu, Y. (1996): Investissement maternel chez le mouflon de Corse (*Ovis gmelini*). *Gibier faune sauvage* 13, 13-25.
- Gordon, I. J. & Illius, A. W. (1994): The functional significance of the browser-grazer dichotomy in African ruminants. *Oecologia* 98, 167-175.
- Gotaas, G.; Milne, E.; Haggarty, P. & Tyler, N. J. C. (2000): Energy expenditure of free-living reindeer estimated by the doubly labelled water method. *Rangifer* 20, 211-219.
- Haggarty, P.; Robinson, J. J.; Ashton, J.; Milne, E.; Adam, C. L.; Kyle, C. E.; Christie, S. L. & Midwood, A. J. (1998): Estimation of energy expenditure in free-living red deer (*Cervus elaphus*) with the doubly-labelled water method. *Br. J. Nutr.* 80, 263-272.
- Heroldova, M.; Homolka, M.; Kamler, J.; Koubek, P. & Ferojtek, P. (2007): Foraging strategy of mouflon during the hunting season as related to food supply. *Acta Vet. Brno* 76, 195-202.
- Herre, W. & Röhrs, M. (1990): *Haustiere-zoologisch gesehen. 2. Auflage*, Fischer, Stuttgart.
- Hewison, A. J. M.; Angibault, J. M.; Boutin, J.; Bideau, E.; Vincent, J. P. & Sempéré, A. (1996): Annual variation in body composition of roe deer (*Capreolus capreolus*) in moderate environmental conditions. *Can. J. Zool.* 74, 245-253.
- Hofmann, R. R. (1978): Die Stellung der europäischen Wildwiederkäuer im System der Äsungstypen. *Wildbiologische Informationen für den Jäger* 1, 9-18, Enke, Stuttgart.
- Hofmann, R. R. (1989): Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78, 443-457.
- Hofmann, R. R. (1976): Zur adaptiven Differenzierung der Wiederkäuer; Untersuchungsergebnisse auf der Basis der vergleichenden funktionellen Anatomie des Verdauungstrakts. *Prakt. Tierarzt* 6, 351-358.

- Hofmann, R. R. & Schnorr, B. (1982): *Die funktionelle Morphologie des Wiederkäuer-Magens*. Enke, Stuttgart.
- Hofmann, R. R.; Streich, W. J.; Fickel, J.; Hummel, J. & Clauss, M. (2008): Convergent evolution in feeding types: salivary gland mass differences in wild ruminant species. *J. Morphol.* 269, 240-257.
- Holand, O. (1990): Body reserves and winter survival in roe deer. *Transactions, the XIXth IUGB Congress, NINA, Trondheim*, 187-191.
- Holand, Ø. (1992): Winter digestive strategy of a concentrate selector in Norway: the European roe deer. *Can. J. Zool.* 70, 1331-1335.
- Holleman, D. F.; White, R. G. & Luick, J. R. (1975): New isotope methods for estimating milk intake and yield. *J. Dairy Sci.* 58, 1814-1821.
- Homolka, M. (1991): The diet of moufflon (*Ovis musimon*) in the mixed forest habitat of the Dražanska Vrchovina highland. *Folia Zool. Brno* 40, 193-201.
- Hummel, J.; Südekum, K. H.; Streich, W. J. & Clauss, M. (2006): Forage fermentation patterns and their implications for herbivore ingesta retention times. *Funct. Ecol.* 20, 989-1002.
- Jeroch, H.; Drochner, W. & Simon, O. (1999): *Ernährung landwirtschaftlicher Nutztiere: Ernährungsphysiologie, Futtermittelkunde, Fütterung*. Ulmer, Stuttgart.
- Jönsson, K. I. (1997): Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos Copenhagen* 78, 57-66.
- Kamphues, J.; Schneider, D.; Leibetseder, J.; Coenen, M.; Iben, C.; Kienzle, E.; Männer, K.; Wolf, P. & Zentek, J. (1999): *Supplemente zu Vorlesungen und Übungen in der Tierernährung. 9. überarbeitete Auflage*. Schaper, Alfeld-Hannover.
- Kappeler, P. (2006): *Verhaltensbiologie*. Springer, Berlin u.a.
- Karasov, W. H.; Han, L. R. & Munger, J. C. (1988): Measurement of $^2\text{H}_2\text{O}$ by IR absorbance in doubly labeled H_2O studies of energy expenditure. *Am. J. Physiol.* 255, R174-R177.
- Kay, R. N. B. (1987): Weights of salivary glands in some ruminant animals. *J.Zool.* 211, 431-436.
- Kleiber, M. (1961): *The fire of life: an introduction to animal energetics*. Wiley, New York.
- Kleiber, M. & Güte, J. O. (1967): *Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier: "the Fire of Life": Ein Lehrbuch der Tierenergetik*. Paul Parey, Hamburg.
- Knott, K. K.; Barboza, P. S. & Bowyer, R. T. (2005): Growth in arctic ungulates: postnatal development and organ maturation in *Rangifer tarandus* and *Ovibos moschatus*. *J. Mammal.*, 86, 10 pages.
- Köhler, M. (1993): Skeleton and habitat of fossil and recent ruminants. *Münchener Geowiss. Abh. (A)* 25.
- Krop-Benesch, A.; Berger, A.; Streich, J. & Scheibe, K. (2010): activity pattern project user's manual, Version 1.0. www.vectronics-aerospace.com
- Landete-Castillejos, T.; García, A.; López-Serrano, F. R. & Gallego, L. (2005): Maternal quality and differences in milk production and composition for male and female Iberian red deer calves (*Cervus elaphus hispanicus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 57, 267-274.

- Lason, K.; Lechner-Doll, M. & Clauss, M. (2000): Energy budgets in free-ranging roe deer (*Capreolus capreolus*) with special focus on lactation. *Ethol. Suppl. 35, Advances in Ethology: 3rd International Symposium on Physiology and Ethology of Wild and Zoo Animals*, 71.
- Lason, K.; Lechner-Doll, M.; Lüpke, M. & Clauss, M. (2001): Adaptations to seasonality-a comparative view of energy expenditure during lactation in two ruminant species: European roe deer (*Capreolus capreolus*) and European mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Mitt. Mus. Nat.kd. Berlin Zool. Reihe 77*, 217-221.
- Lechner-Doll, M.; Hume, I. D. & Hofmann, R. R. (1995): Comparison of herbivore forage selection and digestion. *Recent developments in the Nutrition of Herbivores. IVth International Symposium on the Nutrition of Herbivores*. Paris: INRA Editions. 231-248.
- Lechner-Doll, M.; Kaske, M. & v. Engelhardt, W. (1991): Factors affecting the mean retention time of particles in the forestomach of ruminants and camelids. *Physiological aspects of digestion and metabolism in ruminants. 7th International Symposium on Ruminant Physiology*. Academic Press Inc. 455-482.
- Liberg, O.; Johansson, A.; Andersen, R. & Linnell, J. D. C. (1998): Mating system, mating tactics and the function of male territoriality in roe deer. In *The European roe deer: the biology of success*, eds. R. Andersen, P. Duncan & J. D. C. Linnell, Scandinavian University Press, Oslo, 221-256.
- Lifson, N.; Gordon, G. B. & McClintock, R. (1955): Measurement of total carbon dioxide production by means of D_2O^{18} . *J. Appl. Physiol.* 7, 704-710.
- Linnaeus, C. (1758): *Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Ed. X., Holmiæ (Laurentii Salvi), Stockholm.
- Linnell, J. D. C. (1994): *Reproductive tactics and parental care in Norwegian roe deer*. Cork, National University of Ireland PhD, 234 pp.
- Linnell, J. D. C.; Aanes, R. & Andersen, R. (1995): Who killed Bambi? The role of predation in the neonatal mortality of temperate ungulates. *Wildl. Biol.* 1, 209-223.
- Linnell, J. D. C. & Andersen, R. (1998): Timing and synchrony of birth in a hider species, the roe deer (*Capreolus capreolus*). *J. Zool., (Lond.)* 244, 497-504.
- Lister, A. M.; Grubb, P. & Sumner, S. R. M. (1998): Taxonomy, morphology and evolution of European roe deer. In *European roe deer: the biology of success*, eds. R. Andersen, P. Duncan & J. D. C. Linnell, Oslo: Scandinavian Univ. Press, 23-46.
- Little, D. A. & McLean, R. W. (1981): Estimation of the body chemical composition of live cattle varying widely in fat content. *J. Agric. Sci., Camb.* 78, 505-508.
- Loudon, A. I. & Racey, P. A. (1987): *Reproductive Energetics of Mammals. 1 ed*, Vol. 57, Symp. Zool. Soc. Lond.
- Lukaski, H. C. & Johnson, P. E. (1985): A simple, inexpensive method of determining total body water using a tracer dose of D_2O and infrared absorption of biological fluids. *Am. J. Clin. Nutr.* 41, 363-370.
- MacFarlane, W. V. & Howard, B. (1972): Comparative water and energy economy of wild and domestic mammals. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 31, 261-296.
- MacFarlane, W. V.; Howard, B. & Siebert, B. D. (1969): Tritiated water in the measurement of milk intake and tissue growth of ruminants in the field. *Nature* 221, 578-579.

- Markgraf, U. (2000): *Vergleichende Anatomie des Kopfes einiger Arten der Caprinae (Artiodactyla, Bovidae) im Hinblick auf morphologische Anpassungen entsprechend der jeweiligen Ernährungsstrategie*. Berlin, Freie Univ. Diss.
- Masseti, M. M. G. (1997): The prehistorical distribution of the asiatic mouflon, *Ovis gmelini* (Blyth), 1841, and of the bezoar goat, *Capra aegagrus* (Erxleben), 1777, in the mediterranean region beyond their natural distribution. *2nd International Symposium on Mediterranean mouflon*, 1996, Nicosia. 1-19.
- Mauget, C.; Mauget, R. & Duncan, P. (1997a): Metabolic rate and body mass in captive European roe deer: variations through the year in relation to season, sex and reproductive state. *First International Symposium on Physiology and Ethology of Wild and Zoo Animals*, Sept. 18-21, 1996, Berlin.
- Mauget, C.; Mauget, R. & Sempéré, A. (1999): Energy expenditure in European roe deer fawns during the suckling period and its relationship with maternal reproductive cost. *Can. J. Zool.* 77, 389-396.
- Mauget, C.; Mauget, R. & Sempéré, A. (2003): Metabolic cost of first reproduction in young female European roe deer *Capreolus capreolus*. *Acta Theriol.* 48, 197-206.
- Mauget, C.; Mauget, R. & Sempéré, A. (1997b): Metabolic rate in female European roe deer (*Capreolus capreolus*): incidence of reproduction. *Can. J. Zool.* 75, 731-739.
- McEwan, E. H. & Whitehead, P. E. (1971): Measurement of milk intake of reindeer and caribou calves using tritiated water. *Can. J. Zool.* 49, 443-447.
- McLean, R. W.; McCown, R. L.; Little, D. A.; Winter, W. H. & Dance, R. A. (1983): Analysis of cattle live weight changes on tropical grass pasture during the dry and early wet seasons in northern Australia. 1. The nature of weight changes. *J. Agric. Sci. Cambridge* 101, 17-24.
- McNab, B. K. (1983): Energetics, body size, and the limits of endothermy. *J. Zool.* 199, 1-29.
- McNeill Alexander, R. (1999): *Energy for animal life*, Oxford Animal Biology Series, Oxford.
- Mehansho, H.; Butler, L. G. & Carlson, D. M. (1987): Dietary tannins and salivary proline-rich proteins: interactions, induction, and defense mechanisms. *Annu. Rev. Nutr.* 7, 423-440.
- Midwood, A.; Haggarty, P. & McGaw, B. A. (1993): The doubly labeled water method: errors due to deuterium exchange and sequestration in ruminants. *Am. J. Physiol. (Regul. Integr. Comp. Physiol. 33)* 264, R561-R567.
- Midwood, A. J.; Haggarty, P.; McGaw, B.; Mollison, G. S.; Milne, E. & Duncan, G. J. (1994): Validation in sheep of the doubly labeled water method for estimating CO₂ production. *Am. J. Physiol. (Regul. Integr. Comp. Physiol. 35)* 266, R169-R179.
- Mohrand-Fehr, P.; Branca, A.; Santucci, P. & Napoleone, M. (1989): Methodes d'estimation de l'état corporel des chèvres reproductrices. In *L'évaluation des ovins et caprins méditerranéens.*, eds. J. C. Flamant & P. Mohrand-Fehr, Vol. 11893-Agriculture, EUR-Publication, 202-220.
- Negussie, E. (1999): *Body composition and body reserves in indigenous Ethiopian fat-tailed sheep breeds*. München-Weihenstephan, Technische Univ. Diss., 169 pp.
- Odwongo, W. O.; Conrad, H. R. & Staubus, A. E. (1984): The use of deuterium oxide for the prediction of body composition in live dairy cattle. *J. Nutr.* 114, 2127-2137.
- Oftedal, O. T. (1984): Milk composition, milk yield and energy output at peak lactation: a comparative review. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 51, 33-85.

- Oftedal, O. T. (1981): *Milk, protein and energy intakes of suckling mammalian young: a comparative study*. Ithaca, USA, Cornell-Univ. PhD, UMI dissertation services, Bell and Howell Company.
- Oftedal, O. T. (2000): Use of maternal reserves as a lactation strategy in large mammals. *The Summer Meeting of the Nutrition Society*, 29.06.-02.07.1999, University of Glasgow.
- Owen-Smith. (1996): Distinctive features of the nutritional ecology of browsing versus grazing ruminants. *1st International Symposium on Physiology and Ethology of Wild and Zoo Animals*, Berlin. 176-191.
- Owen-Smith, N. (1999): Ecological links between African savanna environments, climate change, and human evolution. In *African Biogeography, Climate Change, and Human Evolution*, eds. T. G. Bromage & F. Schrenk, Oxford University Press, Oxford, 138-149.
- Owen-Smith, N. (1982): Factors influencing the consumption of plant products by large herbivores. In *Ecology of tropical savannas*, eds. B. J. Huntley & B. H. Walker, Springer, Berlin u.a., 359-404.
- Ozgul, A.; Tuljapurkar, S.; Benton, T. G.; Pemberton, J. M.; Clutton-Brock, T. H. & Coulson, T. (2009): The dynamics of phenotypic change and the shrinking sheep of St. Kilda. Online im www.sciencexpress.org, published online 2 July 2009; 10.1126/science.1173668 [eingesehen am: 04 July 2009], 1-4.
- Papageorgiou, N.; Neophytou, C.; Spais, A. & Vavalekas, C. (1981): Food preferences, and protein and energy requirements for maintenance of roe deer. *J. Wildl. Manage.* 45, 728-733.
- Pfeiffer, T. (1998): *Capreolus suessenbornensis* Kahlke, 1956 (Cervidae, Mammalia) aus dem Mosbach-Sunden. *Mainzer naturwiss. Arch.* 36, 47-76.
- Piegert, H. & Uloth, W. (2000): *Der europäische Mufflon*. DSV, Hamburg.
- Pitra, C.; Fickel, J.; Meijaard, E. & Groves, P. C. (2004): Evolution and phylogeny of old world deer. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33, 880-895.
- Portier, C. (1997): *Soins maternels et dynamique des populations d'ongulés. approches aux niveaux intra et interspécifiques*. Paris, Université de Paris 06 Diss., 210 pp.
- Portier, C.; Duncan, P.; Gaillard, J.-M.; Guillon, N. & Sempéré, A. J. (2000): Growth of European roe deer: patterns and rates. *Acta Theriologica* 45, 87-94.
- Portier, C.; Festa-Bianchet, M.; Gaillard, J.-M.; Jorgenson, J. T. & Yoccoz, N. G. (1998): Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis canadensis*). *J. Zool. (Lond.)* 245, 271-278.
- Pouelle, M.-L.; Carles, L. & Lequette, B. (1997a): Significance of ungulates in the diet of recently settled wolves in the Mercantour mountains (southeastern France). *Revue d'écologie* 52, 357-368.
- Pouelle, M.-L.; Houard, T. & Lequette, B. (1997b): Prédation exercée par le loup (*Canis lupus*) sur le mouflon (*Ovis gmelini*) et le chamois (*Rupicapra rupicapra*) dans le massif du Mercantour (sud-est de la France). *Congrès de l'Union internationale des biologistes du gibier (UIBG) No. 23 Congress of the international Union of Game Biologists (IUGB) No. 23*, 01/09/1997, Lyon. Office nationale de la chasse, Paris, France. 1149-1159.
- Prentice, A. M. & Prentice, A. (1988): Energy costs of lactation. *Annu. Rev. Nutr.* 8, 63-79.
- Prins, R. A. & Kreulen, D. A. (1991): Comparative aspects of plant cell wall digestion in mammals. In *The rumen ecosystem*, eds. S. Hoshino, R. Onodera, H. Minoto & H. Itabashi, Japan Scientific Society Press, Tokyo, 109-120.

- Prins, R. A.; Lankhorst, A. & Van Hoven, W. (1984). Gastrointestinal fermentation in herbivores and the extent of plant cell-wall digestion. In *Herbivore nutrition in the subtropics and tropics.*, eds. F. M. C. Gilchrist & R. I. Mackie, Science Press, Craighall, South Africa, 403-434.
- Rachlow, J. R. & Bowyer, R. T. (1998): Habitat selection by Dall's sheep (*Ovis dalli*): maternal trade offs. *J. Zool. (Lond.)* 245, 457-465.
- Randi, E.; Fusco, G.; Lorenzini, R.; Toso, S. & Tosi, G. (1991): Allozyme divergence and phylogenetic relationships among *Capra*, *Ovis* and *Rupicapra* (Artiodactyla, Bovidae). *Heredity* 67, 281-286.
- Réale, D. (1996): *Effets des contraintes environnementales sur la reproduction des femelles de deux populations d'ovins, le mouflon (ovis musimon) et le mouton (ovis aries), introduits dans l'archipel de Kerguelen.* Rennes, France, Univ. de Rennes 1 Diss., 266 pp.
- Réale, D. & Boussets, P. (1995): Effect of ewe age and high population density on the early nursing behaviour of mouflon. *Ethol. Ecol. Evol.* 7, 323-334.
- Reimers, E.; Ringberg, T. & Soerumgard, R. (1982): Body composition of Svalbard reindeer. *Can. J. Zool.* 60, 1812-1821.
- Renecker, L. A. & Hudson, R. J. (1985): Telemetered Heart Rate as an Index of Energy Expenditure in Moose (*Alces alces*). *Comp. Biochem. Physiol.* 82A, 161-165.
- Renecker, L. A. & Hudson, R. J. (1990): Digestive kinetics of moose (*Alces alces*) wapiti (*Cervus elaphus*) and cattle. *Anim. Prod.* 50, 51-61.
- Renou, J. P.; Monin, G. & Sellier, P. (1985): Nuclear magnetic resonance measurements on pork of various qualities. *Meat Sci.* 15, 225-233.
- Riek, A. (2008): Relationship between milk energy intake and growth rate in suckling mammalian young at peak lactation: an updated meta-analysis. *J. of Zool.* 274, 160-170.
- Riek, A.; Gerken, M. & Moors, E. (2007): Measurement of milk intake in suckling llamas (*Lama glama*) using deuterium oxide dilution. *J. Dairy Sci.* 90, 867-875.
- Robbins, C. T. & Robbins, B. L. (1979): Fetal and neonatal growth patterns and maternal reproductive effort in ungulates and subungulates. *Am. Nat.* 114, 101-116.
- Roff, D. A. (1992): *The evolution of life histories: theory and analyses.* Chapman and Hall, New York u.a..
- Rolf, J. & Siva-Jothy, M. T. (2003): Invertebrate ecological immunology. *Science* 301, 472-475.
- Rowell-Schäfer, A. (1999): *Physiologische Besonderheiten der Kohlenhydrat- und Fettverdauung bei Wiederkäuern verschiedenen Ernährungstyps.* Berlin, Freie Univ. Diss., 113 S.
- Rutagwenda, T. (1989): *Adaptation of indigenous sheep and goats to seasonal changes of forage on a semi-arid thornbush savannah in northern Kenya.* Hannover, Tierärztliche Hochschule Diss., 131pp.
- Sägesser, H. & Kurt, F. (1966): Über die Setzzeit beim Reh (*Capreolus c. L.*). *Mitt. Naturforsch. Ges. Bern* 23, 21-38.
- Santiago-Moreno, J.; Lopez-Sebastian, A.; Gonzalez-Bulnes, A.; Gomez-Brunet, A. & Tortonese, D. (2001): The timing of the onset of puberty, extension of the breeding season, and length of postpartum anoestrus in the female mouflon (*Ovis gmelini musimon*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 32, 230-235.

- Schlecht, E. (1994): *The influence of different levels of supplementation on feed intake and nutrient retention of grazing Zebu cattle in Sahelian agro-pastoral systems*. Hohenheim, Univ. Diss., 155 pp.
- Schmidley, P.; Robelin, J. & Bas, P. (1989): Comparaison de différentes méthodes d'interprétation de la prédiction de l'eau corporelle par la méthode de dilution de l'eau lourde : application chez le chevreau mâle. *Reprod. Nutr. Dev.* 29, 487-494.
- Schulte-Hostedde, A. I.; Zinner, B.; Millar, J. S. & Hickling, G. J. (2005): Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology* 86, 155-163.
- Searle, T. W. (1970): *Body composition in lambs and young sheep and its prediction in vivo from tritiated water space and body weight*. *Agric. Sci. (Camb.)* 74, 357-362.
- Searle, T. W. & Griffiths, D. A. (1976): The body composition of growing sheep during milk feeding, and the effect on body composition of weaning at various body weights. *J. Agric. Sci.* 86, 483-493.
- Sempéré, A. J.; Mauget, R.; Chemineau, P. & Duncan, P. (1991): The timing of breeding in European roe deer: the influence of photoperiod on males and females. *International Symposium "Ongulés/Ungulates 91"*, 1992, Toulouse - France. S.F.E.P.M. - I.R.G.M. 551-556.
- Shackleton, D. M. (1997): Wild sheep and goats and their relatives: status survey and conservation action plan for Caprinae. 1. Aufl., Gland und Cambridge
- Short, R. V. & Hay, M. F. (1966): Delayed implantation in the roe deer (*Capreolus capreolus*). *Symp. Zool. Soc. Lond.* 15, 173-194.
- Silanikove, N. (1989): Interrelationships between water, food and digestible energy intake in desert and temperate goats. *Appetite* 12, 163-170.
- Silanikove, N. (2000): The physiological basis of adaptation in goats to harsh environments. *Small Rumin. Res.* 35, 181-193.
- Silanikove, N.; Tagari, H. & Shkolnik, A. (1993): Comparison of rate of passage, fermentation rate and efficiency of digestion of high fibre diet in desert Bedouin goats compared to Swiss Saanen goats. *Small Rumin. Res.* 12, 45-60.
- Speakman, J. R. (1997). *Doubly labelled water - theory and practice*. 1st ed. Chapman and Hall, London.
- Stansell, M. J. & Mojica, L. J. (1968): Determination of body water content using trace levels of deuterium oxide and infrared spectrophotometry. *Clinical Chemistry* 14, 1112-1124.
- Stearns, S. C. (1992): *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York.
- Stearns, S. C. (2000): Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87, 476-486.
- Stearns, S. C. & Crandall, R. E. (1981): Quantitative predictions of delayed maturity. *Evolution* 35, 455-463.
- Stearns, S. C. & Hoekstra, R. F. (2000): *Evolution-an introduction*. Oxford University Press, New York.
- Stubbe, C. (1997): *Rehwild: Biologie, Ökologie, Bewirtschaftung*. Parey, Berlin.
- Susenbeth, A. (1984): *Berechnung der Körperzusammensetzung von Schweinen aus dem mit Hilfe von D₂O bestimmten Körperwasser*. Stuttgart-Hohenheim, Univ. Diss., 94 S.

- Sykes, A. R. (1974): The prediction of the body composition of hill sheep from body weight, red cell volume and tritiated water space. *J. Agric. Sci. (Camb.)* 82, 269-275.
- Tissier, M.; Robelin, J.; Purroy, A. & Geay, Y. (1978): Extraction et dosage automatique rapide de l'eau lourde dans les liquides biologiques. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.* 18, 1223-1228.
- Tixier, H.; Duncan, P.; Scehovic, J.; Yani, A.; Gleizes, M. & Lila, M. (1997): Food selection by European roe deer: effects of plant chemistry, and the consequences for the nutritional value of their diets. *J. Zool. (Lond.)* 242, 229-245.
- Tixier, H. & Duncan, P. (1996): Are European roe deer browsers? A review of variations in the composition of their diets. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 51, 3-17.
- Tomiczek, H. & Türcke, F. (1995): *Das Muffelwild: Naturgeschichte, Hege, Jagd. 3. Auflage.* Paul Parey, Hamburg.
- Torbit, S. C.; Carpenter, L. H.; Bartmann, R. M.; Alldredge, A. W. & White, G. C. (1988): Calibration of carcass fat indices in wintering mule deer. *J. Wildl. Manage.* 52, 582-588.
- Treichler, J.; Nogai, K. & Stahlhut-Klipp, K. (1974): Zusammensetzung der Rehmilch. *Deutsche Jägerzeitung.*
- Treitl, U. (1998): *Untersuchungen zur Bestimmung der Körperzusammensetzung wachsender Ziegenlämmer in vivo mit Hilfe der D₂O-Verdünnungsmethode.* Berlin, Humboldt Univ. Diss., DDD (Dissertations Druck Darmstadt) Dr. und Verl., Agrarwissenschaftliche Reihe; Bd. 4.
- Trigg, T. E.; Domingo, E. A. & Topps, J. H. (1978): A comparison of three different isotopic methods for measuring body components of sheep. *J. Sci. Food Agric.* 29, 1007-1016.
- Tuljapurkar, S. (1990): Delayed reproduction and fitness in variable environments. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87, 1139-1143.
- Tyler, N. J. C. (1987): Body composition and energy balance of pregnant and non-pregnant Svalbard reindeer during winter. *Zoological Symposium No.57, Zool. Soc. Lond.* 203-229.
- Van Soest, P. J. (1994): *Nutritional Ecology of the Ruminant. 2nd ed.* Cornell University Press.
- Van Wieren, S. E. (1996): *Foraging strategies in ruminants.* Wageningen Universiteit Diss., Landbouw, pp. 119-146.
- Varo, M. & Varo, H. (1971): The milk production of reindeer cows and the share of milk in the growth of reindeer calves. *J. Sci. Agric. Soc. Finl.* 43, 1-10.
- Verme, L. J. & Ozoga, J. J. (1980): Effects of diet on growth and lipogenesis in deer fawns. *J. Wildl. Manage.* 44, 315-324.
- Vislobokova, I. A. (2008): Main stages in evolution of Artiodactyla communities from the Pliocene-Early Middle Pleistocene of Northern Eurasia: Part 2. *Paleontological Journal* 42, 414-424.
- Vrba, E. S. (1995): The fossil record of african antelopes (Mammalia, Bovidae) in relation to human evolution and palaeoclimate. In *Palaeoclimate and Evolution with emphasis on human origins.*, eds. E. S. Vrba, G. H. Denton, T. C. Partridge & L. H. Burckle, Yale Univ. Press, New Haven.
- Wagenknecht, E. (1996): *Der Rothirsch. 3. Aufl.* Spektrum - Akademischer Verlag: Heidelberg.
- Walker, D. M. (1986): *Body composition of animals during sucking and the immediate post-weaning period.* *Proc. Nutr. Soc.* 45, 81-89.

Watkins, B. E.; Witham, J. H.; Ullrey, D. E.; Watkins, D. J. & Jones, J. M. (1991): Body composition and condition evaluation of white-tailed deer fawns. *J. Wildl. Manage.* 55, 39-51.

Weber, M. L. & Thompson, J. M. (1998): Seasonal patterns in food intake, live mass, and body composition of mature female fallow deer (*Dama dama*). *Can. J. Zool.* 76, 1141-1152.

Weiner, J. (1973): Dressing percentage, gross body composition and caloric value of the roe deer. *Acta Theriol.* 18, 209-222.

Weiner, J. (1977): Energy metabolism of the roe deer. *Acta theriologica* 22, 3-24.

Weiner, J. (1975): Model of the energy budget of an adult roe deer. *Pol. Ecol. Stud.* 1, 103-119.

Wemmer, C. (1998): *Deer - Status Survey and Conservation Action Plan*, ed. I. S. D. S. Group, IUCN. Gland, CH; Cambridge, UK, 106 pp.

Wesley, D. E.; Knox, K. L. & Nagy, J. G. (1973): Energy metabolism of pronghorn antelopes. *J. Wildl. Manage.* 37, 563-573.

Worden, K. A. & Pekins, P. J. (1995): Seasonal change in feed intake, body composition, and metabolic rate of white-tailed deer. *Can. J. Zool.* 73, 452-457.

Ziegler, L. (1843): *Beobachtungen über die Brunst und den Embryo der Rehe*. Hellweg'sche Hofbuchhandlung, Hannover.

Abbildungsverzeichnis

| | | |
|-------|--|-----|
| 2.1. | Wiederkäuertypen Europas inkl. Morphologie des Ruminoretikulums und Äsungszyklus (modifiziert nach Hofmann, 1989) | 6 |
| 3.1. | Schema zum Prinzip der Deuteriumoxidverdünnungsmethode für die Ermittlung von Körperreserven und der Milchaufnahme | 19 |
| 3.2. | Parameterdefinition anhand einer Isotopenkinetikurve (Prinzip) | 36 |
| 3.3. | Versuchsschema Experiment 1 | 39 |
| 3.4. | Versuchsschema Experiment 2 - Trächtigkeit | 42 |
| 3.5. | Versuchsschema Experiment 2 - Laktation | 44 |
| 3.6. | Versuchsschema Experimente 3 und 4 | 46 |
| 3.7. | Schema zur Umrechnung von Bruttoenergie (GE) der aufgenommenen Milch zu Umsetzbarer Energie für den Säugling (ME _l) | 62 |
| 3.8. | Schema zur Umrechnung von für die Milchbildung aufzubringender umsetzbarer Energie (ME) zu dafür benötigter Bruttoenergieaufnahme (GE) | 64 |
| 4.1. | Wetter während der Versuchszeiträume | 69 |
| 4.2. | Darstellung der D ₂ O – Äquilibrierung mit dem Blutwasser einer adulten Ricke im Januar. | 71 |
| 4.3. | Wasserumsätze pro kg metabolischem Körpergewicht weiblicher Mufflons im Jahresverlauf | 75 |
| 4.4. | saisonale Körpergewichtsentwicklung der weiblichen Mufflons während des Versuchszeitraums von Januar 2000 bis Januar 2001 | 78 |
| 4.5. | Saisonalen Verlauf des Leerkörperfetts von Mufflonschafen | 79 |
| 4.6. | Mittlere tägliche Änderung des Leerkörperfetts weiblicher Mufflons im Vergleich zum vorausgehenden Untersuchungszeitpunkt | 80 |
| 4.7. | Zusammenhang von Leerkörperfett und Körpergewicht weiblicher Mufflons, dargestellt sind die Wertepaare der einzelnen Versuchstiere zu sämtlichen gemessenen Zeitpunkten im Jahresverlauf | 81 |
| 4.8. | saisonalen Verlauf des Leerkörperproteins von Mufflonschafen | 82 |
| 4.9. | Mittlere tägliche Änderung des Leerkörperproteins weiblicher Mufflons im Vergleich zum vorausgehenden Untersuchungszeitpunkt | 83 |
| 4.10. | Körpergewicht und Leerkörperfett adulter weiblicher Rehe | 85 |
| 4.11. | Extrapoliertes Geburtsgewicht und Wachstumsrate in den ersten zwei Lebenswochen von Mufflonlämmern | 86 |
| 4.12. | Extrapoliertes Geburtsgewicht und Wachstumsrate in den ersten zwei Lebenswochen von Rehkitten | 88 |
| 4.13. | Tägliche Wachstumsraten pro kgKGW ^{0,83} vergleichend zwischen Mufflonlämmern und Rehkitten – letztere einzeln und pro Wurf aufgeführt | 90 |
| 4.14. | Energieaufnahme über Milch und Wachstumsrate bei ca. zwei Wochen alten Mufflonlämmern gemittelt über den viertägigen Untersuchungszeitraum | 92 |
| 4.15. | Wachstumsrate und tägliche Bruttoenergieaufnahme (MJ/d). Bei der Regressionsgeraden ist Kitz 5 ausgeschlossen. | 95 |
| 4.16. | Bruttoenergiegehalt der täglich gebildeten Milch pro kg metabolischem Körpergewicht der Mutter. Darstellung der Unterschiede zwischen Mufflonschafen und Ricken. | 98 |
| 5.1. | Leerkörperfett weiblicher Mufflons im Jahresverlauf vergleichend berechnet nach Treitel (1998) und Negussie (1999). | 110 |
| 5.2. | Leerkörperprotein weiblicher Mufflons im Jahresverlauf vergleichend berechnet nach Treitel (1998) und Negussie (1999). | 112 |

Abbildungen im Anhang

| | | |
|------|--|----|
| A.1. | Berechnung von Akrophase, Amplitude und Mesor durch Cosinor, schematisch dargestellt. Die Punkte sind die auf die Cosinuswelle angepassten Werte der Zeitreihe | IV |
| A.2. | Cosinorergebnis zur Untersuchung auf zirkannuale Rhythmik des Leerkörperfettgehalts von Mufflon 1 | V |
| A.3. | Cosinorergebnis zur Untersuchung auf zirkannuale Rhythmik des Körpergewichts von Mufflon 2 | V |

Tabellenverzeichnis

| | | |
|------|--|----|
| 3.1 | Inhaltsstoffe des pelletierten Kraftfutters | 23 |
| 3.2 | Versuchstiere Validierungsversuch A und Experiment 1 | 31 |
| 3.3 | Versuchstiere Validierungsversuch B und Experiment 2 | 33 |
| 3.4 | Versuchstiere Experiment 3 | 34 |
| 3.5 | Versuchstiere Experiment 4 | 35 |
| 3.6 | Mufflonmilchzusammensetzung (prozentual) – Daten aus der Analyse eigener Mufflonmilchproben (n=7) | 57 |
| 3.7 | Bildung metabolischen Wassers (H_2O_{met} in g) (nach Bergmann and Green, 1975 zitiert nach Coward et al., 1982) aus den Mufflonmilchinhaltsstoffen | 57 |
| 3.8 | Rehmilchzusammensetzung - Daten aus der Analyse eigener Rehmilchproben, n=3; N=4 | 58 |
| 3.9 | Laktationstagsspezifische Milchzusammensetzung (%) einer zahmen Ricke (nach Treichler et al., 1974) | 59 |
| 3.10 | Rehmilchzusammensetzung (%) – berechnungsrelevante Durchschnittswerte für die laktationsphasenspezifische Zusammensetzung zum Untersuchungszeitpunkt | 59 |
| 3.11 | Bildung metabolischen Wassers (H_2O_{met} in g) (nach Bergmann and Green, 1975 zitiert nach Coward et al., 1982) aus den Rehmilchinhaltsstoffen | 60 |
| 4.1. | Äquilibrierungszeitermittlung an adulten Mufflons im Januar und August; ΔE_{Di} (ppm): Abweichung der D_2O -Initial-Konzentrationen (E_{Di}) zweier aufeinander folgender Blutproben | 70 |
| 4.2. | Äquilibrierungszeitermittlung an Ricke Nr. 1 im Januar; ΔE_{Di} (ppm): Abweichung der D_2O -Initial-Konzentrationen (E_{Di}) zweier aufeinander folgender Blutproben | 72 |
| 4.3. | Äquilibrierungszeitermittlung an Ricke Nr. 1 im April; ΔE_{Di} (ppm): Abweichung der D_2O -Initial-Konzentrationen (E_{Di}) zweier aufeinander folgender Blutproben | 72 |
| 4.4. | Überprüfung der D_2O Äquilibrierungszeit Ricken; ΔE_{Di} (ppm): Abweichung der D_2O -Initial-Konzentrationen (E_{Di}) zweier aufeinander folgender Blutproben | 73 |
| 4.5. | Überprüfung der Äquilibrierungszeit von 2,5 h an Mufflonlämmern; ΔE_{Di} (ppm): Abweichung der D_2O -Initial-Konzentrationen (E_{Di}) zweier aufeinander folgender Blutproben | 74 |
| 4.6. | Überprüfung der Äquilibrierungszeit von 2,5 h an Rehkitzen; ΔE_{Di} (ppm): Abweichung der D_2O -Initial-Konzentrationen (E_{Di}) zweier aufeinander folgender Blutproben | 75 |
| 4.7. | Vergleich der Wasserumsatzraten ($kg/kg^{0,75} \cdot d^{-1}$) während Trächtigkeit und Laktation bei Reh und Mufflon | 76 |
| 4.8. | Ergebnisse zur zirkannalen Rhythmik der Körpergewichtsentwicklung (kg) weiblicher Mufflons (n=4) (Cosinor-Analyse). | 78 |

| | | |
|-------|---|-----|
| 4.9. | Ergebnisse zur zirkannualen Rhythmik der Leerkörperfettentwicklung (kg) weiblicher Mufflons (n=4) (Cosinor-Analyse). | 79 |
| 4.10. | Ergebnisse zur zirkannualen Rhythmik der Leerkörperproteinentwicklung (kg) weiblicher Mufflons (n=4) (Cosinor-Analyse). | 83 |
| 4.11. | Körpergewichte und Körperreserven Ricken während Trächtigkeit und Laktation | 84 |
| 4.12. | Gewichtsentwicklung und extrapolierte Geburtsgewichte der Versuchslämmer | 86 |
| 4.13. | Leerkörperzusammensetzung Lämmer | 87 |
| 4.14. | Gemessene Anfangs- und Endgewichte der Kitze während der Versuchsperiode sowie hieraus berechnete Wachstumsraten und extrapolierte Geburtsgewichte | 88 |
| 4.15. | Leerkörperzusammensetzung Kitze | 89 |
| 4.16. | Parameter zur Milchaufnahme und Energieaufnahme über Milch bei etwa zwei Wochen alten Mufflonlämmern | 91 |
| 4.17. | Investition in die Laktation von Mufflonmüttern während der Hauptlaktationsperiode. | 93 |
| 4.18. | Überblick zu Körpergewicht (KGW) und Körperfettreserven (LKF) von Mufflonmüttern im Vergleich zum Bruttoenergiegehalt (BEA in MJGE/d) der aufgenommenen Milch und extrapoliertem Geburtsgewicht (GebKGW in kg) der respektiven Lämmer | 93 |
| 4.19. | Parameter zur Milchaufnahme und Energieaufnahme über Milch bei etwa zwei Wochen alten Rehkitzen | 94 |
| 4.20. | Investition in die Laktation von Rehmüttern während der Hauptlaktationsperiode | 96 |
| 5.1. | Ergebnisse zur zirkannualen Rhythmik der Leerkörperfettentwicklung (kg) weiblicher Mufflons (n=4) (Cosinor-Analyse) nach Berechnung des Leerkörperfetts nach Negussie (1999) | 111 |
| 5.2. | prozentuale Leerkörperfett- (rLKF) und -proteingehalte (rLKP) beim Reh anhand der Berechnungsmethoden nach Treitel (T.) (1999) und Negussie (N.) (1998) | 114 |

Tabelle im Anhang

| | | |
|------|---|---|
| A.1. | Eckdaten zur Entwicklungsgeschichte von Mufflon und Reh im nördlichen Eurasien, Zeit in mya (million years ago = Millionen Jahre her) | I |
|------|---|---|

Fotoverzeichnis

| | | |
|----|--|----|
| 1. | Mufflonfanganlage | 38 |
| 2. | Teleinjektionsimmobilisation mittels Blasrohr im Reffang | 40 |
| 3. | Inhalationsnarkose und Blutentnahme beim Reh in einer Transportbox | 42 |
| 4. | Gewinnung einer Milchprobe beim Reh | 43 |
| 5. | Mufflonlamm mit Mutter im Gehege | 46 |
| 6. | Abgelegtes Rehkitz eine Woche alt | 47 |
| 7. | Vorbereitung eines Rehkitzes für die Blutentnahme | 48 |
| 8. | Wägung eines Kitzes | 49 |
| 9. | Gefrietrocknung der Blutproben | 52 |

Anhang

| | |
|--|------|
| Zusammenschau zur Evolutionsökologie der Wiederkäuer | I |
| Erklärung des Cosinorverfahrens zur Ermittlung biologischer Rhythmen | IV |
| Danksagung | VI |
| Selbständigkeitserklärung | VIII |

Zusammenschau zur Evolutionsökologie der Wiederkäuer

Zoologische Einordnung von Mufflon und Reh

Beide Modelltierarten gehören zur Ordnung *Artiodactyla* (Paarhufer) und der Unterfamilie der *Ruminantia* (Wiederkäuer). Während das europäische Mufflon (*Ovis orientalis musimon*) zur Familie der *Bovidae* (Rinder) und Unterfamilie der *Caprinae* (Ziegenartige) mit dem Tribus *Caprini* (Böcke) zählt (Piegert und Uloth, 2000), gehört das Europäische Reh zur Familie der *Cervidae* (Hirsche) und der Unterfamilie *Capreoleinae* (Rehe) (Pitra et al., 2004). *Tab. A1* zeigt wesentliche Eckpfeiler in der Entwicklungsgeschichte der Modelltierarten in Eurasien (nach Vislobokova, 2008).

Tab. A1: Eckdaten zur Entwicklungsgeschichte von Mufflon und Reh im nördlichen Eurasien, Zeit in mya (million years ago = Millionen Jahre her)

| Erdzeitalter | | mya | Klima, Landschaft | Tierreich | Artiodactyla |
|-------------------------|----------------|------------------------|---|---|--|
| Quartär = Känozoikum | Holozän | 0,012 - heute | weitere Wechsel von Warm- und Kaltzeiten | rezente Fauna | |
| | Pleistozän | 0,8 | Landschaft-Klima-Zonen bereits ähnlich wie heute | große Änderungen in der Säugetierfauna | erste subarktische Artiodactyla |
| 1,2-1,1 1,8 | | Maximum einer Kaltzeit | | | |
| Tertiär | spätes Pliozän | -1,8 2,6-2,2 | starker Abfall der Temperatur, große Umwälzungen der Umwelt, Expansion offener Landschaften | Anstieg der Biodiversität während des gesamten Pliozäns | stärkste Radiation der Cervinae und Bovidae, Aussterben oder Abwandern thermophiler Artiodactylengattungen |
| | | mittleres Pliozän | 3,6-2,6 | globaler Temperaturabfall | mehr Grazer als Browser |
| | frühes Pliozän | 5,3-3,6 | | mehr Browser als Grazer | Miozän-Pliozän-Grenze: Radiation der Cervinae und Caprinae |
| | Miozän | 23-5,3 | zunächst eher warm, im späten Miozän globales Absinken der CO ₂ -Konzentration | Spätes Miozän 6,9-5,3mya: ausgeprägte Umwälzung Säuger davor eher homogene Tiergesellschaften | |
| | Oligozän | 34-23 | Eozän-Oligozän-wechsel: Alpen-Bildung, Ausbreitung der Gräser | | Entstehung und Entfaltung der Ruminantia 38-26mya |
| | Eozän | ca. 34 mya 56-34 | | | |
| | Paläozän | 65-56 | | Radiation der Säugetiere | |
| Kreide | | 135-65 | Ende der Kreidezeit: Klimaänderungen, <i>Chicxulub Impact</i> 65mya | Verschwinden der Dinosaurier und vieler Reptilien | |

Ernährungsbedingte Differenzierung des Grundbauplans der Ruminantia

Während des Eozän/Oligozän-wechsels (ca. 34mya) kam es zu weitgreifenden Klimaveränderungen. Die Gräser begannen sich auszubreiten (VanSoest, 1994) und es vollzog sich die ernährungsbedingte evolutive Differenzierung des Grundbauplans der Artiodactyla (Hofmann, 1989). Clauss und Lechner-Doll (2001) erklärten auf Basis ernährungsphysiologischer Untersuchungen die Fähigkeit selektiver Partikelretention zu einem Schlüsselfaktor dafür. Dann zeigten Clauss et al. (2003), dass die Pansenpfeilerdicke ebenso wie die relative Vormagenkapazität signifikant mit dem Grassanteil in der natürlichen Nahrung eines Wiederkäuers korrelieren und postulierten daraus die Hypothese, nach der die treibende Kraft der Wiederkäuerdiversifizierung eine Anpassung an die physikalisch-mechanischen Eigenschaften der Nahrung ist. Auch in der Ontogenese von Wiederkäuern führt erst die Aufnahme strukturierten Futters zur Initiierung der Vormagenentwicklung (Schnorr und Kressin, 2006).

Die Bedeutung von Klimawechseln

Vrba (1995) und Vislobokova (2008) heben Klimawechsel als Hauptkraft und Initiator biotischer Umwälzungsprozesse – d.h. Speziation, Extinktion und Migration – hervor.

In Ostafrika beispielsweise hatten Klimaveränderungen im späten Miozän (10-5mya) - bedingt u.a. durch plattentektonisch bedingte Erderhebungen und einer global geringer werdenden Konzentration atmosphärischen CO₂ - einen drastischen Habitatswechsel hervorgerufen. Dabei vollzog sich eine Versteppung der Landschaft und der Übergang von C3- zu C4-Pflanzen (Owen-Smith, 1999). Es fand eine signifikante Umwälzung bei den großen pflanzenfressenden Säugetieren statt (Owen-Smith, 1999). Die Entstehung der meisten modernen Bovidengattungen liegt in dieser Zeit. C4-Gräser sind im Allgemeinen faserreicher als C3-Gräser und –Dikotyledonen. Eine Nahrungszusammensetzung aus hauptsächlich C4-Pflanzen ist meist ein Indiz für eine faserreiche Ernährungsweise (*Grazing*, Owen-Smith, 1999). Es wird angenommen, dass die Radiation der C4-Gräser die Differenzierung von mischäsenden Herbivoren

(der heutzutage noch artenreichste Gruppe der Wiederkäuer), in die Nahrungsnischen von „C4–Grazing“ oder aber „C3–Browsing“ forcierte (Codron et al., 2008). Mit einer gewissen Flexibilität ausgestattet, in ihrem Verdauungstrakt plesiomorphe Wiederkäuerspezies haben höhere Überlebenschancen als spezialisierte Grasfresser. Insbesondere gilt dies für Vertreter der *Intermediärtypen* (Hofmann, 1976).

Der Klimawandel in Europa ging mit einem Zuwachs an Saisonalität und Nahrungsknappheit während des Winters einher (Cerling et al., 1997). In Eurasien zeigen Belege aus dem Miozän eine ausgeprägte Umwälzung von Säugern um 6,9-5,3mya. Die Entstehung der meisten rezenten Wiederkäuerarten passierte zu dieser Zeit (VanSoest, 1994; Vislobokova, 2008). Es fand sowohl die Trennung der Gattungen *Rupicapra*, *Ovis* und *Capra* statt (Hartl et al., 1990; Randi et al., 1991), als auch die Radiation der *Cervinae* (Altwelthirsche) (Pitra et al., 2004). Dieser Zeitabschnitt war vom Aussterben großer Herbivoren und der Entstehung der arktischen Ruminantia geprägt.

Die rezenten Wiederkäuergattungen *Ovis* und *Capreolus* kommen seit 3,6-2,6 Millionen Jahren in ihren aktuellen Biomen vor: *Capreolus* in Mischwäldern und *Ovis* in Gebirgshabitaten (Vislobokova, 2008). Beide Gattungen stammen ursprünglich aus dem Transbaikalgebiet (Udunga) (Vislobokova, 2008).

Köhler (1993) untersuchte den Zusammenhang zwischen Morphologie und Habitat rezenter und fossiler *Ruminantia* und zeigte, dass plesiomorphe (evolutiv ursprüngliche) Cervidenformen während der wechselhaften Erdgeschichte in einem in Europa stets vorhandenen Habitat, nämlich hellen, offenen Waldlandschaften mit relativ geringem Unterwuchs lebten, welches das Überleben von Klimaschwankungen erleichterte. Lister et al. (1998) und Pfeiffer (1998) zeigten, dass das historische Verbreitungsgebiet von *Capreolus* ab dem Ende des Miozän recht gut mit dem aktuellen übereinstimmte. Rehe waren demnach stets Tiere der gemäßigten Zone Eurasiens (Lister et al., 1998).

Erklärung des Cosinorverfahrens

zur Ermittlung biologischer Rhythmen

Cosinor (*Vectronic*) analysiert mathematisch eine Zeitreihe auf eventuelle Übereinstimmung mit einer Kosinus-Welle (*Abb. A1*). Die Amplitude der Kosinuswelle gibt dabei das Ausmaß, die Akrophase den Zeitpunkt des Wechsels innerhalb eines Zyklus an. Der Mesor ist ein dem Rhythmus angepasster Mittelwert (Benesch, 2009).

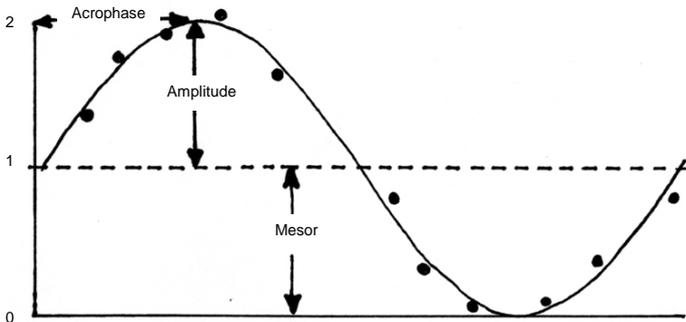


Abb. A1: Berechnungen von Akrophase, Amplitude und Mesor durch Cosinor schematisch, die Punkte sind die auf die Kosinuswelle angepassten Werte der Zeitreihe

Anhand der graphischen Darstellung des Rechenergebnisses lässt sich sowohl der Zeitpunkt des Maximalwertes des untersuchten Parameters, als auch die statistische Signifikanz des Ergebnisses ablesen. Traditionell wird das Ergebnis auf einen Kreis bzw. einer „Uhr“ aufgetragen. 0° bzw. 00:00Uhr bedeutet bei zirkaannualen Rhythmen Mitternacht zwischen dem 31. Dezember und dem 01. Januar. Der Uhrzeigerpfel weist auf den Zeitpunkt, bei dem das Jahresmaximum des untersuchten Parameters erreicht ist. Überschreitet die Zeigerlänge den Durchmesser des um die Zeigerpfeilspitze liegenden Kreises, wie z.B. in *Abb. A2.*, so liegt eine statistisch signifikante Jahresrhythmik des Parameters vor. Genauer gesagt repräsentiert der Kreis um die Spitze die 95% Konfidenzregion von Akrophase und Amplitude.

Beispiele für die Untersuchung auf zirkaannuale Rhythmik mittels Cosinor aus der vorliegenden Arbeit:

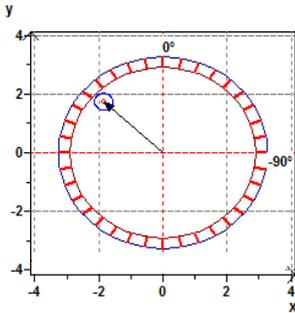


Abb. A2: Cosinorergebnis zur Untersuchung auf zirkaannuale Rhythmik des Leerkörperfettgehalts von Mufflon 1

Die Akrophase aus der Berechnung zum Leerkörperfettgehalt für Mufflon 1 liegt bei 11h03min. Das bedeutet, dass der Leerkörperfettgehalt zu Beginn des Dezembers am höchsten ist. Der Kreis um die Uhrzeigerspitze ist deutlich kleiner, als die Zeigerlänge. Es liegt demnach eine statistisch signifikante Jahresrhythmik des Leerkörperfetts bei Mufflon 1 vor. Der errechnete p-Wert lag bei $p < 0,00005$.

Im folgenden Beispiel zum Körpergewicht von Mufflon 2 (Abb. A3) zeigt sich, dass es keine statistisch signifikante Jahresrhythmik des Körpergewichts von Mufflon 2 gibt. Der Kreisdurchmesser um die Zeigerspitze ist deutlich größer, als die Zeigerlänge. Der berechnete p-Wert lag bei $p = 0,6113$.

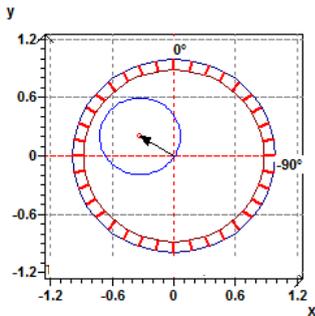


Abb. A.3: Cosinorergebnis zur Untersuchung auf zirkaannuale Rhythmik des Körpergewichts von Mufflon 2

Danksagung

Zunächst möchte ich mich besonders bei den Initiatoren des Projekts Dr. Matthias Lechner-Doll und Prof. Dr. R. R. Hofmann für die Idee und die Betreuung bedanken.

Bei Prof. Dr. Heribert Hofer bedanke ich mich ganz herzlich dafür, dass er die Betreuung der Doktorarbeit übernommen hat und mir die Möglichkeit gab, im IZW meine Dissertation zu Ende zu führen.

PD Dr. Marcus Clauss, einem der letzten Helden, danke ich für seine Hilfe während der praktischen und geistigen Arbeit in Niederfinow, für die Bereitstellung von Literatur aus seiner immensen Bibliothek über fast alle verdauenden Tiere der Welt und für die Korrektur des Manuskripts.

Dr. Sylvia Ortmann möchte ich dafür danken, dass sie mir als direkte Ansprechpartnerin bei der Fortführung der Dissertation zu Hilfe stand und für die positive Atmosphäre in der Arbeitsgruppe „Ernährungsanpassungen“ des IZW.

Mein herzlichster Dank gilt Heidrun Barleben, Dr. Angela Schwarm, Sylvia Albrecht und Mirjam Becker, die immer mit Rat und Tat für mich da waren. Leif Sönnichsen danke ich ganz herzlich für seine Gastfreundschaft während der Białowieża Summer School 2008.

Ein großes Dankeschön an Silke Ehle für die Organisation essentieller Bescheinigungen für Kita und Hort und vielem mehr.

Dr. Anette Benesch-Krupp danke ich für ihre Erläuterungen zu und Hilfe bei der Anwendung des Cosinor-Verfahrens.

Dr. W. Jürgen Streich sei herzlichst für die „Statistik in letzter Minute“ gedankt.

Ein liebes Dankeschön an Dr. Roland Frey, für seine Hilfe in Fragen der Zoologie, seine Größe sowie für wundervolle, entspannende Partys in der „Baracke“ und auf dem Dach.

Dr. Ramón Vázquez Molinero danke ich für den Rat, ans IZW zurückzukehren.

Weiterhin danke ich Denise Lang, Birgit Klein, Dr. Anke Behrend (Deutsch), Angelika „Kissi“ Kissmann und Dr. Ute Markgraf, die mich während meiner Graduiertenkollegphase im IZW unterstützten.

Ganz herzlich danke ich den Mitarbeitern der Feldforschungsstation des IZW in Niederfinow für ihre tatkräftige Hilfe. Insbesondere sei Frau Baumann sowie Herrn Baumann und Herrn Meisel für alle nötigen Hilfestellungen während der Versuche und darum herum gedankt.

Beate Peters und Conny Greulich (Witte) sei ein ganz herzliches Dankeschön für das Besorgen auch schwierigst aufzutreibender Literatur gewidmet. Dasselbe gilt auch für „meine Praktikantin“ Angela.

Ein wichtiges Dankeschön gilt Wolfgang Tauche, der bei sämtlichen EDV-Havarien verbindlich und stets freundlich zu Hilfe stand.

Allen anderen Mitarbeitern des IZW, die diese Arbeit unterstützt haben, sei ebenfalls herzlich gedankt.

Neben dem IZW gleichbedeutend, bedanke ich mich bei allen Mitstreitern des ersten Graduiertenkollegs „Evolutive Transformationen und Faunenschnitte“ am Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin. Während meiner Zeit im Graduiertenkolleg wurde ich finanziell durch ein Stipendium der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt, wofür ich mich sehr bedanke.

Mein besonderer Dank gilt dem Leiter des Graduiertenkollegs Prof. Dr. U. Zeller für seine Unterstützung und sein Verständnis. Außerdem bedanke ich mich ganz herzlich bei Vera Galle und allen „Grakodilen“, ganz voran bei Dr. Marion Link. Ein liebes Dankeschön gilt Dr. Andreas Wessel, für die Durchsicht der „Letzten Version“.

Prof. Dr. Norman Owen-Smith (University of the Witwatersrand, Johannesburg, ZA) danke ich für einen vertieften Einblick in die afrikanische Wildtierökologie. Sehr dankbar bin ich ebenfalls Dr. Kaarlo Nygrén (Ilomantsin Riistantutkimusasema, Suomi), der mir die Grundausrüstung für das Begreifen und Erfahren skandinavischer Ökosysteme mit auf die Reise gab. Für das Lernen in Finnland danke ich auch Jarkko Lehtovirta und außerdem Dr. Mauri Nieminen sowie Dr. Lotta Jaakkola in Inari für Einsichten rund um das Rentier.

Für die Bereitstellung des Infrarotspektralphotometers danke ich Prof. Peters und Dr. Kijora vom Institut für Tierzucht in den Tropen und Subtropen der Humboldt-Universität zu Berlin. Besonders dankbar bin ich Monika Heller, die mir die gesamte Technik exakt näher brachte und anvertraute und in deren Labor ich eine sehr angenehme Zeit in stets freundschaftlicher Atmosphäre verbrachte.

Bei Dr. Matthias Lüpke und Dr. Ines Thiem vom Fachgebiet Medizinische Physik der Tierärztlichen Hochschule Hannover bedanke ich mich für die Einführung in die Welt der Massenspektrometrie und für all ihre Bemühungen.

Dr. Stenzel, vom Institut für Lebensmittelhygiene des Fachbereichs Veterinärmedizin der Freien Universität von Berlin, sei für die Analyse der Milchproben gedankt.

Allen sonstigen Helfern und Unterstützern mein ehrliches Dankeschön.

Aus tiefstem Herzen möchte ich mich bei meinen beiden wundervollen Töchtern Mila Isabel und Selma Inés für ihre Geduld, ihr Verständnis und ihre alles erdende Liebe bedanken. Möget Ihr fröhlich wachsen und ewig an Größe gewinnen! Mein herzlichster Dank gilt auch meiner Mutter, die immer für mich da war und meinen tollen Geschwistern Andreas, Alexandra und Christiane.

Herzallerliebsten Dank auch allen meinen Freunden, die mich nie vergaßen.

Ganz besonders gilt dieser meinem großartigen Freund Gilles, für seinen Glauben an mich, seinen Feinsinn und Verstand, seine Ehrlichkeit, Geduld und Liebe.

Selbständigkeitserklärung

Hiermit bestätige ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig angefertigt habe. Ich versichere, dass ich ausschließlich die angegebenen Quellen und Hilfen in Anspruch genommen habe.

Berlin, den 11. August 2009



Karin Elisabeth Lason

Wer in der Oase schwimmen lernen will, sollte mit heißem Wüstensand geschickt umzugehen wissen.



**Verlag: Deutsche Veterinärmedizinische Gesellschaft Service GmbH
35392 Gießen · Friedrichstraße 17 · Tel. 0641 / 24466 · Fax: 0641 / 25375
e-mail: info@dvg.net · Homepage: <http://www.dvg.de>**

ISBN 978-3-941703-92-6

