



# Berichte über Landwirtschaft

Zeitschrift für Agrarpolitik und Landwirtschaft

**BAND 97 | Ausgabe 2**

**Agrarwissenschaft**  
**Forschung**  

---

**Praxis**

# Wiederkäuer besitzen keine Gene für die Methanbildung in ihrem Genom

Von Wilfried Brade

## 1 Einleitung

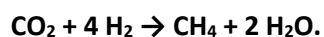
Der Pansen (lat.: Rumen) ist eine prägastrische Fermentationskammer mit einem sehr komplexen mikrobiellen Ökosystem. Er entstand in einer bereits viele Millionen Jahre umfassenden Koevolution der Wiederkäuer mit zahlreichen Mikroorganismen.

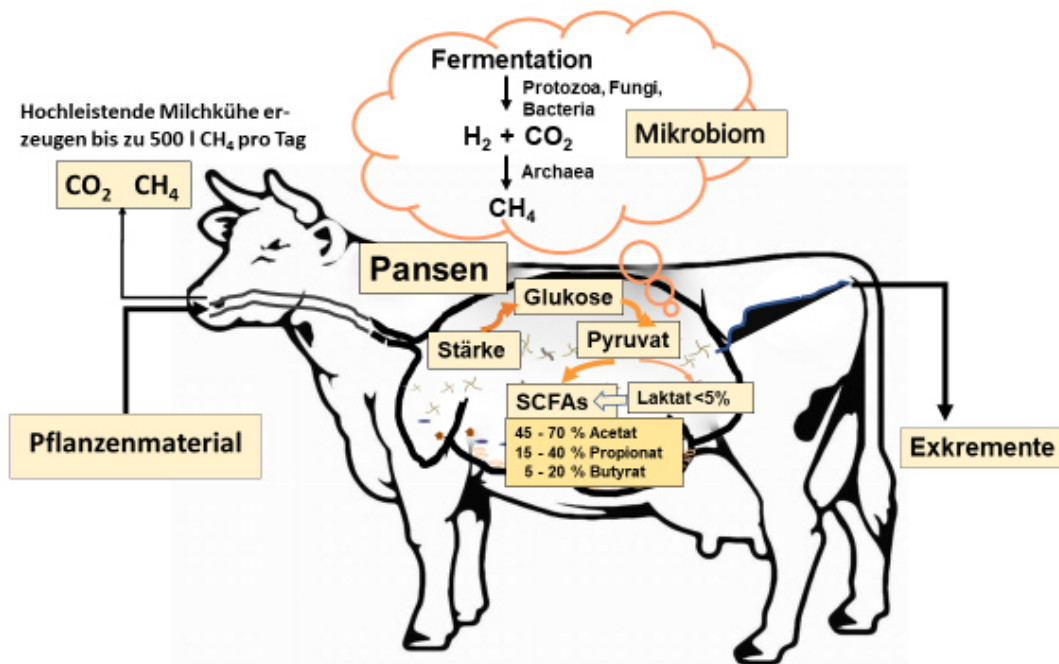
Das im Pansen vorhandene ruminale Ökosystem besteht aus Mitgliedern aller drei Domänen des Lebens: Bacteria, Archaea und Eukarya. Die hier vorhandene Symbiose zwischen dem Wiederkäuer (Wirt) und seinem Mikrobiom ist für beide Partner von Vorteil. So übernehmen die ruminalen Mikroorganismen Aufgaben, die im Genom eines Wiederkäuers nicht verankert sind.

Erst das ruminale Mikrobiom mit seiner Fähigkeit einerseits zur Kolonisation an pflanzlichen Partikeln und andererseits zur Enzyymbildung ermöglicht beispielsweise den Abbau von Zellwandbestandteilen. Die durch die Hydrolyse der Zellwandbestandteile oder der Stärke gebildeten Monomere werden in einer anaeroben Glykolyse (einschl. weiterer Stoffwechselzyklen [z.B. Pentose-Phosphat-Zyklus]) zu *Pyruvat* umgesetzt. *Pyruvat*, das zentrale Zwischenprodukt des mikrobiellen Kohlenhydratstoffwechsels, wird anschließend über verschiedene Stoffwechselwege zu kurzkettigen Fettsäuren (SCFAs) weiter umgebaut, bei der auch Pansengase (CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>) entstehen (Abb. 1).

Methan (CH<sub>4</sub>) wird durch sogenannte methanogene Archaeen produziert. Ihre CH<sub>4</sub>-Synthese kann als Endprodukt ihrer speziellen Atmung angesehen werden (Abb. 1).

Gleichzeitig wird der im Rahmen der anaeroben Gärung gebildete Wasserstoff (H<sub>2</sub>), der für das Tier toxisch ist, verstoffwechselt und damit für den Wirt vor Ort ‚entgiftet‘:





**Abbildung 1:** Vereinfachtes Schema der ruminalen Fermentation von Kohlenhydraten - eigene Grafik

Diese CH<sub>4</sub>-Bildung ist aus zweierlei Hinsicht nachteilig: CH<sub>4</sub> führt einerseits zu einem Energieverlust zwischen 5 % bis 12 % der aufgenommenen Energie durch den Wirt. Zum anderen wird ein hochwirksames Treibhausgas erzeugt (Blaxter und Clapperton, 1965, Johnson und Johnson, 1995, Flachowsky und Brade, 2007). Daher sind Strategien, die CH<sub>4</sub>-Emissionen mindern, nicht nur für die Umwelt von Vorteil, sondern könnten auch zu einer größeren Effizienz der Futter-Energieumsetzung durch das Tier führen.

Die CH<sub>4</sub>-Produktion bei Rindern korreliert eng mit der (Futter-)Trockenmasseaufnahme (TA) (Hristov et al., 2013). Da CH<sub>4</sub> nur aus potentiell verdaulichem Substrat hergestellt werden kann, ist zu erwarten, dass die CH<sub>4</sub>-Bildung im Pansen mit der Verdaulichkeit der verabreichten Ration in Beziehung steht (Jentsch et al., 2007). Gleichzeitig beeinflusst die Futter-Zusammensetzung die Passagerate (Ørskov et al., 1988, Van Soest, 1994, Hegarty, 2004, Huhtanen et al., 2016, Jonker et al., 2016). Das Raufutter : Konzentrat-Verhältnis bzw. der Fettgehalt in der Nahrung sind wichtige fütterungsbedingte Variable, die die CH<sub>4</sub>-Emissionen pro Einheit Futteraufnahme beeinflussen (Hristov et al., 2013). Das Verhältnis von Propionat zu Acetat wird in der Literatur mit einem Rückgang der Methanproduktion und einer besseren Energieverwertung beschrieben (Russell und Wilson 1996, Derakhshani et al., 2016).

Niedrigere CH<sub>4</sub>-Erträge werden somit erwartet, wenn Konzentrat-reiche Diäten verfüttert werden (Johnson and Johnson, 1995, Jentsch et al., 2007). Dies kann mit einer erhöhten Propionatbildung aus dem höheren Stärkeanteil in solchen Diäten gut erklärt werden. Im Gegensatz dazu verringert bei-

spielsweise eine (begrenzte) Fettzufuhr die CH<sub>4</sub>-Produktion. Zusätzlich zur Manipulation der Diätzusammensetzung wurden viele andere Minderungsstrategien (z. B. Ionophore, Elektronenakzeptoren bzw. pflanzenbioaktive Verbindungen) untersucht (Flachowsky und Brade, 2007, Hristov et al., 2013). Aufgrund des begrenzten Kenntnisstandes zur Methanogenese (= Komplex der Methanbildung) waren bisher vor allem indirekte Methan-Minderungsstrategien (z.B. tierindividuelle Leistungssteigerung, Nutzung stärkereicher Diäten etc.) für die Praxis interessant (Brade und Wimmers, 2016).

Kürzlich wurde nun erstmalig gezeigt, dass der Einsatz von 3-Nitrooxypropanol ein vielversprechender CH<sub>4</sub>-Inhibitor (= ‚Hemmer‘) ist (Hristov et al., 2015).

3-Nitrooxypropanol, abgekürzt 3-NOP, ist eine organische Verbindung. 3-NOP ist der Mononitratester von 1,3-Propandiol und ein Inhibitor des Enzyms Methyl-Coenzym-M-Reduktase (MCR). Wenn es an Wiederkäuer (in sehr kleiner Dosis: ca. 70 bis 125 mg/kg Futtertrockenmasse (T)) zugefüttert wird, nimmt die Methanproduktion (bis zu ca. 30 %) ab (Hristov et al., 2015, Dijkstra et al., 2018).

Eine gesundheitliche Schädigung des Wirtes (= Wiederkäuer) ist - bei Einhaltung der oben genannten Dosis - bisher nicht bekannt (Dijkstra et al., 2018). Damit steht erstmalig ein vielversprechender Ansatz zur Verfügung, direkt in die Methanogenese einzugreifen.

Mehrere Studien belegen zwischenzeitlich, dass die enterische Fermentation und damit die CH<sub>4</sub>-Erzeugung im Pansen von Wiederkäuern teilweise unter genetischer Kontrolle steht (Ellis et al., 2007, Weimer et al., 2010, de Haas et al., 2011, Pinares-Patiño et al., 2013, u.a.).

Da Wiederkäuer selbst keine Gene für die CH<sub>4</sub>-Bildung besitzen, sollte hier korrekterweise von einer ‚indirekten‘ Heritabilität gesprochen werden (Brade und Wimmers, 2016).

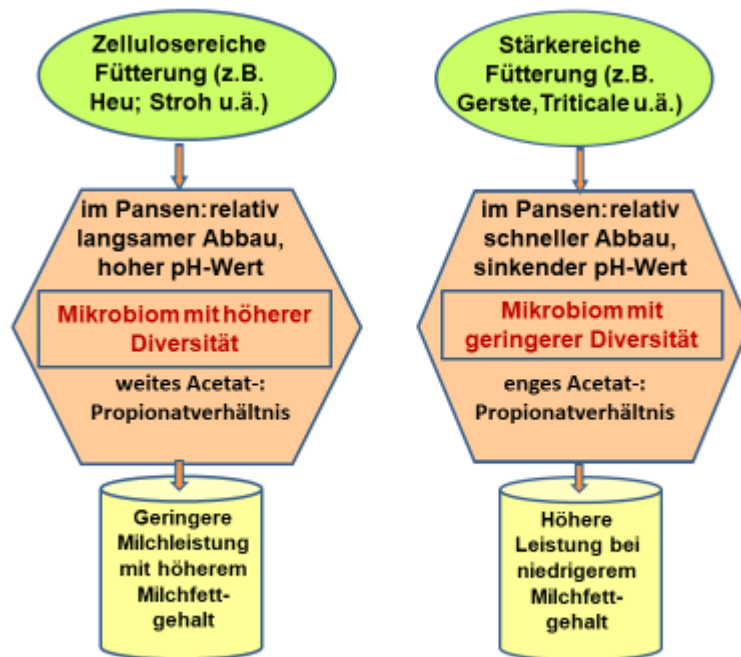
Das Ziel der vorliegenden Studie ist es, die Zwischen-Tier-Variation bezüglich der CH<sub>4</sub>-Bildung zu charakterisieren und gleichzeitig vorhandene tierindividuelle Variationen von Verdauungs- und Fermentationsvariablen bzw. Variationen in der Pansengröße und -struktur, die zur tierindividuellen Variabilität der CH<sub>4</sub>-Emission beitragen können, aufzuzeigen.

## 2 Definition des CH<sub>4</sub>-Phänotyps

Enterisches CH<sub>4</sub> entsteht im Rahmen der anaeroben Fermentation von Futtermitteln hauptsächlich im Pansen von Wiederkäuern sowie in einem geringen Beitrag in ihrem Enddarm. Keine einzelne mikrobielle Spezies ist für den vollständigen Abbau des Substrats im Pansen verantwortlich. Stattdessen nimmt ein komplexes ruminales Mikrobiom am kooperativen Katabolismus von Substraten und der Produktion von Fermentationsendprodukten im Pansen teil (Abb. 1).

Anzuerkennen ist, dass die ruminale Methanproduktion eng mit der mikrobiellen Wasserstoffproduktion verknüpft ist (Van Soest, 1994, Flachowsky und Brade, 2007, Brade, 2014).

Die Diversität, Größe und Aktivität des ruminalen Mikrobioms wird weitgehend durch die Zusammensetzung der Nahrung bestimmt (Abb. 2).



**Abbildung 2:** Schematische Darstellung möglicher Veränderungen im Pansen in Abhängigkeit von der Rationsgestaltung (eigene Grafik)

Zusätzlich beeinflussen tierbezogene Faktoren den Umfang der CH<sub>4</sub>-Bildung.

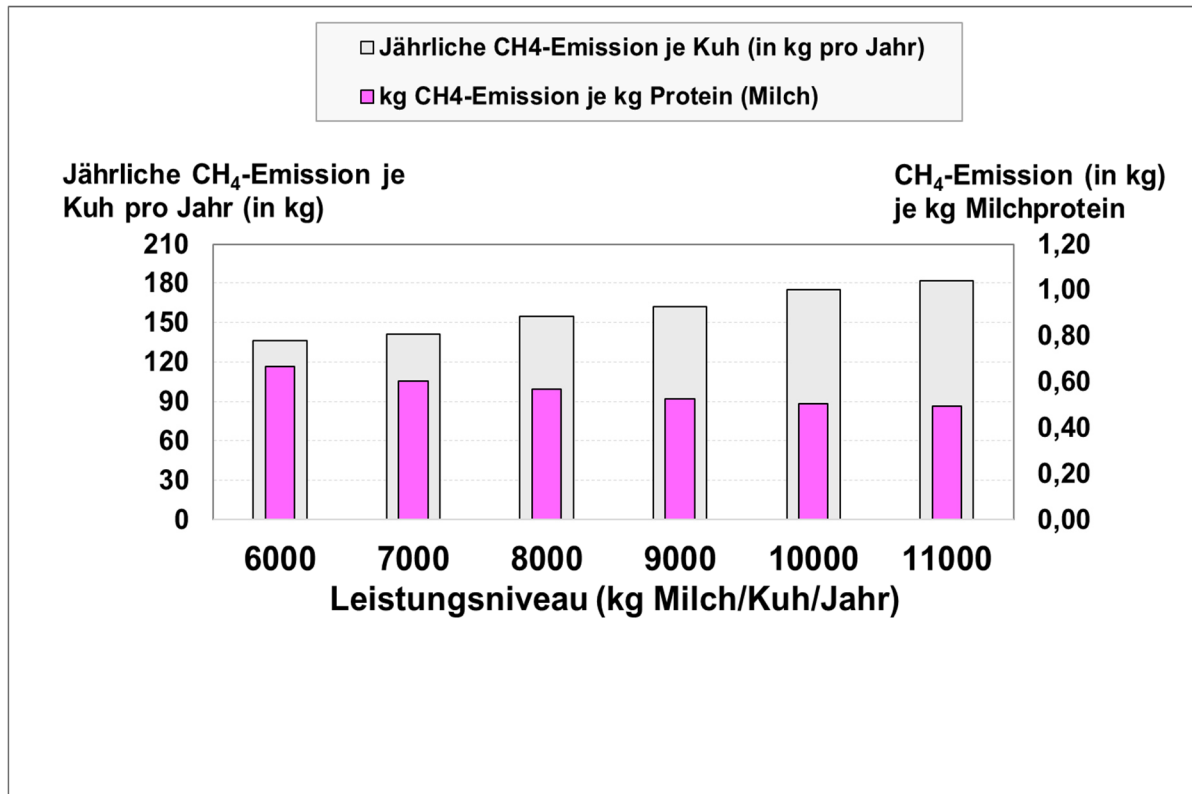
Auf lange Sicht hängt die zu wählende genetisch-züchterische Strategie zur Minderung der CH<sub>4</sub>-Emission beim Wiederkäuer auch davon ab, wie das Minderungsziel definiert wird und welche Auswirkung die gewählte Definition auf die Gesamt-Zuchttierbewertung zukommt.

Aus tierzüchterischer Sicht können vier verschiedene CH<sub>4</sub>-Phänotypen definiert werden (de Haas et al., 2017; Negussie et al., 2017):

- die gesamte CH<sub>4</sub>-Erzeugung pro Zeiteinheit (z.B. g CH<sub>4</sub> je Tag);
- die CH<sub>4</sub>-Erzeugung pro Einheit erzeugtes essbares Produkt (z.B. g CH<sub>4</sub> je kg Milch);
- der CH<sub>4</sub>-Ertrag definiert als CH<sub>4</sub>-Output im Verhältnis zur Trockenmasseaufnahme (TA) bzw. Bruttoenergieaufnahme (Input) (z.B. g CH<sub>4</sub> je kg TA);
- die sogenannte Rest-Methanerzeugung (CH<sub>4</sub>-Rest) als tierindividuelle Differenz zwischen beobachteter und erwarteter CH<sub>4</sub>-Erzeugung.

Da die CH<sub>4</sub>-Erzeugung eng mit der TA (bzw. Bruttoenergieaufnahme) korreliert (Hristov et al., 2013), sollte der CH<sub>4</sub>-Output nicht isoliert betrachtet werden.

Bemühungen, die CH<sub>4</sub>-Erzeugung von Wiederkäuern auf eine Einheit essbares Produkt zu reduzieren, sind gleichfalls schwierig (z.B. g CH<sub>4</sub> pro kg energiekorrigierte Milch (ECM)), da der Anteil des Erhaltungsbedarfs von der Leistungshöhe und der Körpermasse der Muttertiere abhängig ist (Abb. 3). Die Konsequenz ist, dass solche Faktoren wie Leistungshöhe, Milchezusammensetzung und Körpermasse den zugehörigen CH<sub>4</sub>-Phänotyp systematisch modifizieren (Brade et al., 2008).



**Abbildung 3:** CH<sub>4</sub>-Emissionen pro kg Milchprotein basierend auf der enterischen Fermentation in Abhängigkeit vom Leistungsniveau in der Milcherzeugung mit Holstein-Rindern – eigene Berechnungen

Der CH<sub>4</sub>-Ertrag erfasst den zugehörigen verdauungsphysiologischen Mechanismus der enterischen Fermentation im Pansen besser als andere oben genannte Phänotypen.

So berichten Wallace et al. (2014) über den CH<sub>4</sub>-Output von Mastbullen unterschiedlicher Rassen. Aberdeen Angus-Bullen sowie Limousin-Tiere emittieren eine unterschiedliche CH<sub>4</sub>-Menge je Tag. Die rassebedingten Unterschiede sind nach Einbeziehung der TA nicht mehr signifikant verschieden; jedoch weiterhin der Rationstyp (Tab. 1).

**Tabelle 1: Methanerzeugung von Mastbullen in Abhängigkeit von der Rasse und der Futterration sowie CH<sub>4</sub>-Definition**

Rationstyp	Kraftfutter- reiche Diät		Diät mit mittlerem Kraftfutteranteil		Signifikanz- prüfung	
	AA*	Lim*	AA	Lim	Rasse	Futter
g CH <sub>4</sub> pro Tag	152	135	216	194	*	***
g CH <sub>4</sub> je kg TA	13,5	13,6	21,3	22,3	n.s.	***

Quelle: (Wallace et al., 2014, gekürzt); \* Abk.: AA =Aberdeen-Angus; Lim= Limousin-Kreuzungen; TA =Trockenmasseaufnahme, \*\*\* P<0,001; \* P<0,05, n.s. = nicht signifikant

Die Verwendung eines ‚Verhältnis‘-Merkmals hat allerdings den Nachteil, dass die Variabilität des ‚Nenner‘-merkmals zusätzliche wirksam ist (Pickering et al., 2015).

Als Alternative zur Überwindung dieses Problems wird die Berechnung eines sogenannten CH<sub>4</sub>-Rest vorgeschlagen (de Haas et al., 2017). Die Vergleichbarkeit des Phänotyps CH<sub>4</sub>-Rest ist unter differenzierten Haltungsbedingungen (Stall ↔ Weide) schwierig (z.B. Variationen infolge unterschiedlichen Bewegungsaktivitäten etc.) und setzt weiterhin sichere Kenntnisse zur tierindividuellen TA voraus.

Die Methanproduktion, ausgedrückt als CH<sub>4</sub>-Ertrag, ist wahrscheinlich der (aktuell) bestgeeignete CH<sub>4</sub>-Phänotyp für komplexe tierzüchterische Bewertungen unter gleichzeitiger Berücksichtigung physiologischer Zusammenhänge in praxi.

### 3 Beobachtbare Zwischen-Tier-Variationen

#### 3.1 Tierindividuelle Unterschiede in der CH<sub>4</sub>-Bildung

Eine genetisch-züchterische Einflussnahme auf den tierindividuellen CH<sub>4</sub>-Ausstoß setzt voraus, dass Informationen zum Einzeltier in praxi vorliegen. Von aktuellem Interesse sind In-vivo-Verfahren zur tierindividuellen Messung der CH<sub>4</sub>-Emission von Wiederkäuern.

In jüngster Zeit sind hier einige neuere Entwicklungen im Praxistest, die den bisherigen ‚Gold-Standard‘, die Respirationskammer unter Versuchsbedingungen, zunehmend abzulösen versuchen (Cabezas-Garcia, 2017, Negussie et al., 2017). In der Literatur wird von beträchtlichen Schwankungen in den erfassten CH<sub>4</sub>-Outputs in Abhängigkeit von der Messtechnik berichtet. Dies unterstreicht die Notwendigkeit, die Besonderheiten der verschiedenen Messverfahren zu berücksichtigen, um störende Effekte durch unerwünschte Variationsquellen zu minimieren (Vlaming et al., 2008, Pickering et al., 2015).



Es gibt zwischenzeitlich gute Belege dafür, dass eine Zwischen-Tier-Variation in der CH<sub>4</sub>-Bildung - bei Verabreichung einer gleichen Diät – existiert. Hier liegen gesicherte (und damit auch quantitativ ausreichende) Ergebnisse vor allem bei Schafen vor, da ihre Prüfung vergleichsweise weniger aufwendig und kostenintensiv ist als eine Bewertung von hoch leistenden Milchkühen.

Pinares-Patiño et al. (2013) berichten über eine ‚indirekte‘ Heritabilität von >10 % für die Methanemission je kg TA bei Schafen (Tab. 2).

**Tabelle 2:**

**Berechnete Heritabilitäten (h<sup>2</sup>) und Wiederholbarkeiten (r<sup>2</sup>) für die Methanemission von Schafen**

Merkmal/Kenngröße	Mittelwerte ( $\bar{x}$ )	phänotyp. Standardab- weichung ( $s_p$ )	h <sup>2</sup>	r <sup>2</sup> (Basis: Mes- sung am folgenden Tag)	r <sup>2</sup> (Basis: Mes- sung nach einem Jahr)
g CH <sub>4</sub> /kg TA	15,7	1,62	0,13±0,03	0,89±0,01	0,24±0,02
g CH <sub>4</sub> /d	24,6	3,18	0,29±0,05	0,94±0,01	0,53±0,02
Lebensmasse (kg)	48,5	5,12	0,46±0,07	0,93±0,01	0,80±0,01

Quelle: (Pinares-Patiño et al., 2013, gekürzt); TA= Trockenmasse; Tiermaterial: 1225 getestete Schafe

Erwartungsgemäß ist die Heritabilität für die CH<sub>4</sub>-Ertrag niedriger als für die tägliche CH<sub>4</sub>-Emission, da der Phänotyp 'g CH<sub>4</sub>/d' die tierindividuelle Variabilität in der TA einschließt (h<sup>2</sup>: 0,13 bzw. 0,29).

Ähnliche (indirekte) h<sup>2</sup>-Werte sind zwischenzeitlich für wachsende Rinder oder Milchkühe vorgestellt worden (de Haas et al., 2011, Herd et al., 2014, Arthur et al., 2016, Lassen und Løvendahl, 2016, Donoghue et al., 2016).

Pinares-Patiño et al. (2013) belegen zusätzlich, dass die Wiederholbarkeit des CH<sub>4</sub>-Outputs bei Schafen, die an aufeinanderfolgenden Tagen gemessen wurden, bemerkenswert hoch ist (r<sup>2</sup> = 0,89). Die Wiederholbarkeit für Messungen nach einem Jahr betragen jedoch nur noch r<sup>2</sup> = 0,24 (Tab. 2).

Diese Beobachtung legt nahe, dass sich auch die mikrobielle Populationsstruktur im Pansen mit der Zeit verändern kann (Mullins et al., 2013).

Interessant sind in diesem Zusammenhang die weiterführenden Auswertungen von Goopy et al. (2014). Sie wählten aus einer genügend großen Kohorte (über 700 Schafe) je 10 Tiere mit hoher bzw. niedriger CH<sub>4</sub>-Emission. Mittels Computertomografie (CT) wurde anschließend die zugehörige Größe und Morphologie der Schafpansen bewertet.

Niedrige CH<sub>4</sub>-Emittenten haben ein kleineres Pansenvolumen und eine kürzere Retentionszeit als hohe CH<sub>4</sub>-Emittenten (Tab. 3).



Bereits Smuts et al. (1995) berichteten, dass die Retentionszeit der Digesta (= Verdauungsbrei) ein wiederholbares physiologisches Merkmal ist ( $r^2 = 0,45$ ).

Mit der Arbeit von Pinares-Patiño et al. (2003) an Schafen konnte frühzeitig belegt werden, dass die Partikel-basierte Passagerate negativ mit dem CH<sub>4</sub>-Ertrag assoziiert ist.

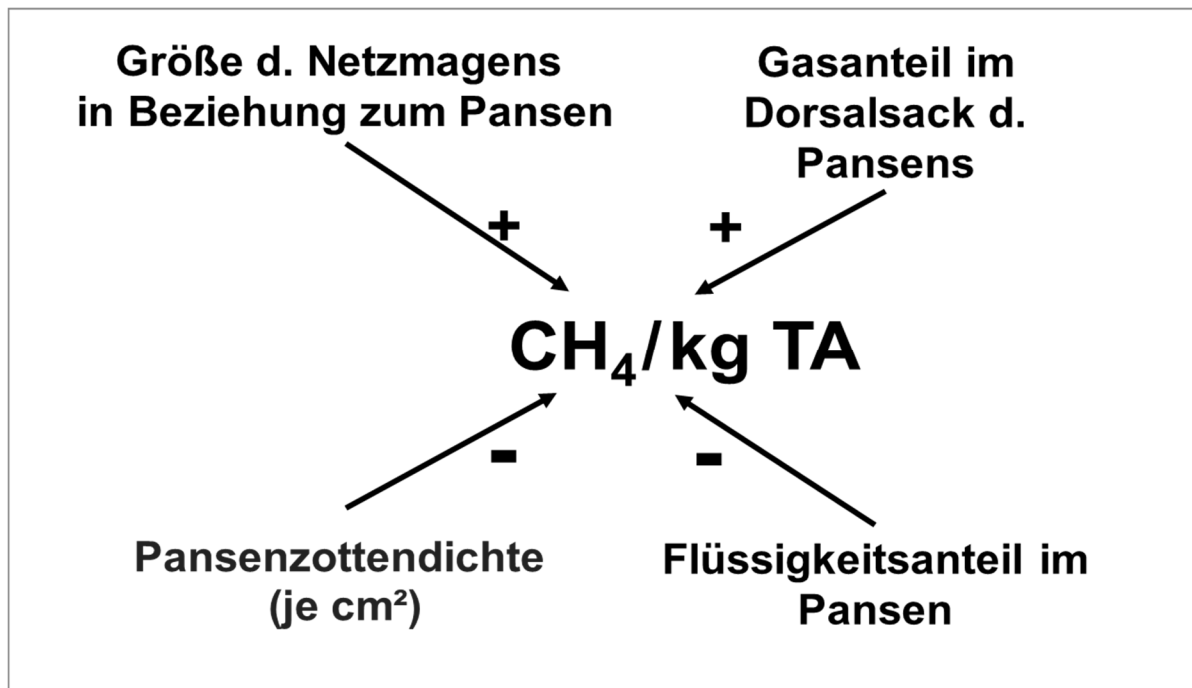
**Tabelle 3: Beobachtete Unterschiede zwischen zwei Mutterschafgruppen (je 10 hohe bzw. 10 niedrige Methanemittenten bewertet)**

Kenngröße	hohe Methanemittenten	niedrige Methanemittenten	Signifikanz (P-Werte)
Methanertrag (g CH <sub>4</sub> /kg TA)	23,5	20,8	0,001
Verdaulichkeit der T (in %)	66,4	64,8	n.s.
mittlere Retentionszeit in Tagen - d - (Partikel-basiert)	1,34	1,11	0,002
Pansenvolumen (Liter)	7,42	5,91	0,048

Quelle: (Goopy et al., 2014, gekürzt), n.s. =nicht signifikant; T= Trockenmasse

In der Studie von Goopy et al. (2014) beträgt die Differenz im CH<sub>4</sub>-Ertrag (zwischen den beiden Mutterschaf-Gruppen) ca. 2,7g CH<sub>4</sub>/kg TA (Tab. 3). Hohe CH<sub>4</sub>-Emitter hatten eine um 5,5 h längere mittlere mittlere Retentionszeit (MRT) als niedrige CH<sub>4</sub>-Emitter. Die partikuläre bzw. fluide MRT erklärt ca. 56% bzw. 69% der tierindividuellen Variation im CH<sub>4</sub>-Ertrag (Goopy et al. 2014).

Zwischenzeitlich sind weitere detaillierte Studien zur Erfassung der Variation der Methanbildung bei Schafen vorgelegt worden (Abb. 4).



**Abbildung 4:** Beziehungen zwischen Methanertrag und weiteren anatomisch-physiologischen Kenngrößen des Vormagensystems bei Schafen (eigene Darstellung aufgrund der Ergebnisse von Bond et al., 2017); Anm.: TA = (Futter-)Trockenmasseaufnahme

Es zeigt sich: zusätzliche Informationen über den Panseninhalt (z.B. Anteil des (Pansen)-Gases bzw. des Pansensaftes am Gesamt-Pansenvolumen) sowie die potentielle Fähigkeit zur Absorption von Nährstoffen aufgrund der Dichte der Pansenzotten tragen zu tierindividuellen Unterschieden in der CH<sub>4</sub>-Bildung bei (Bond et al., 2017; Oddy et al., 2018).

Weitere Studien mit Erfassung der ruminalen Mikrobiota zeigen zusätzlich, dass das einzelne Wirtstier auch die Archaeobakterien im Pansen (zumindest teilweise) ‚kontrollieren‘ kann (Weimer et al., 2010, Weimer, 2015).

Firkins und Yu (2006) berichten, dass die ruminale Häufigkeit von Methanogenen kein verlässlicher Indikator für die Methanemission von Wiederkäuern ist. Eine Behauptung, die durch die Ergebnisse von Danielsson et al. (2012) unterstützt wird.

In der Studie von Kittelmann et al. (2014) sind die Methanogen-Dichten in Pansensaftproben von hohen und niedrigen Emittlern nicht signifikant verschieden; aber die Struktur der Archaea-Gemeinschaften. Darüber hinaus weisen Hochemitter eine höhere Häufigkeit von solchen bakteriellen Spezies auf, von denen bekannt ist, dass sie signifikant höhere Mengen an H<sub>2</sub> bilden. Demgegenüber sind vergleichsweise niedrigere CH<sub>4</sub>-Emitter durch solche Bakterien-Gemeinschaften charakterisiert, die relativ weniger H<sub>2</sub> produzieren.

Möglicherweise ist ein Teil dieser Inkonsistenz zwischen der beobachteten CH<sub>4</sub>-Emission und der vorliegenden Archaeen-Dichte mit der Expression von Genen, die am methanogenen Stoffwechselweg beteiligt sind, in Verbindung zu bringen.

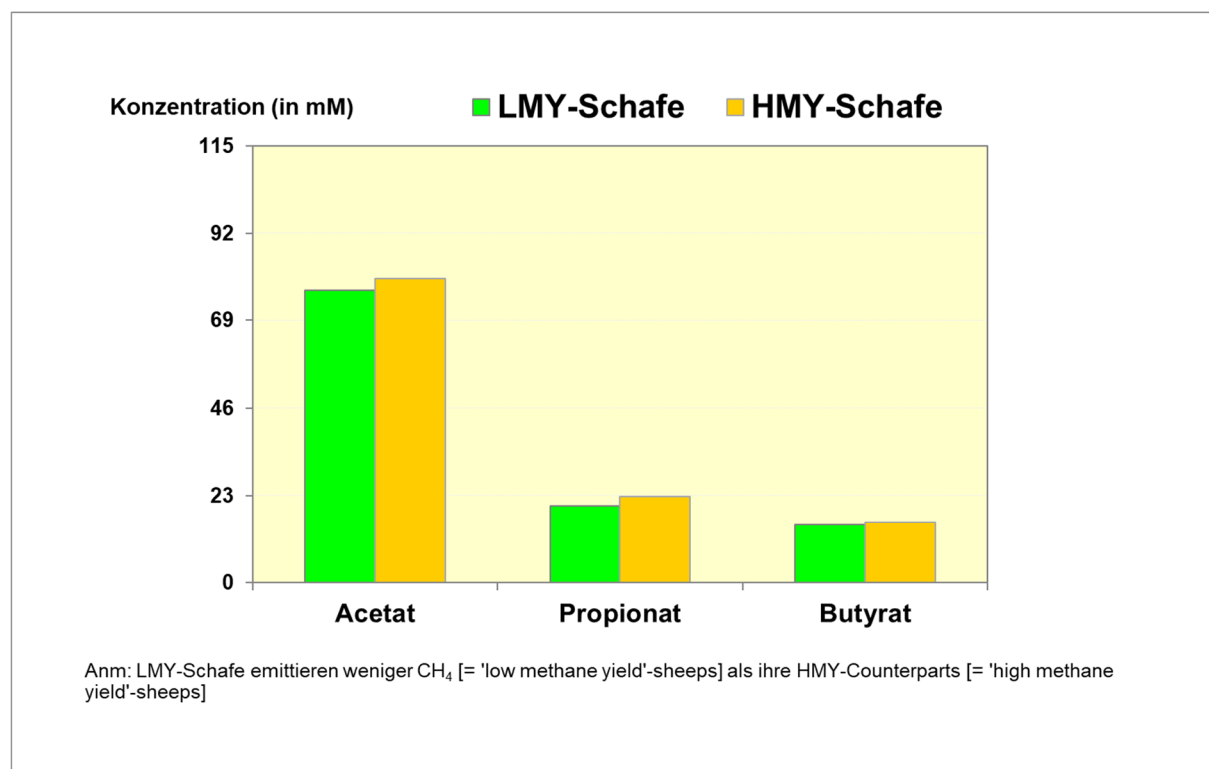
Shi et al. (2014) zeigen auf molekulargenetischer Ebene, dass die Transkription von (spezifischen) Methanogenese-Genen in hohen CH<sub>4</sub>-Emittenten regelmäßig häufiger als in niedrigen CH<sub>4</sub>-Emittenten erfolgt.

### 3.2 Bakterielle Gemeinschaften im Pansen von niedrigen und hohen CH<sub>4</sub>-Emittenten – weitere Studien mit Schafen

Kamke et al. (2016) analysierten die Differenziertheit der ruminalen Bakteriengemeinschaft von Schafen<sup>1</sup> mit unterschiedlichem CH<sub>4</sub>-Output.

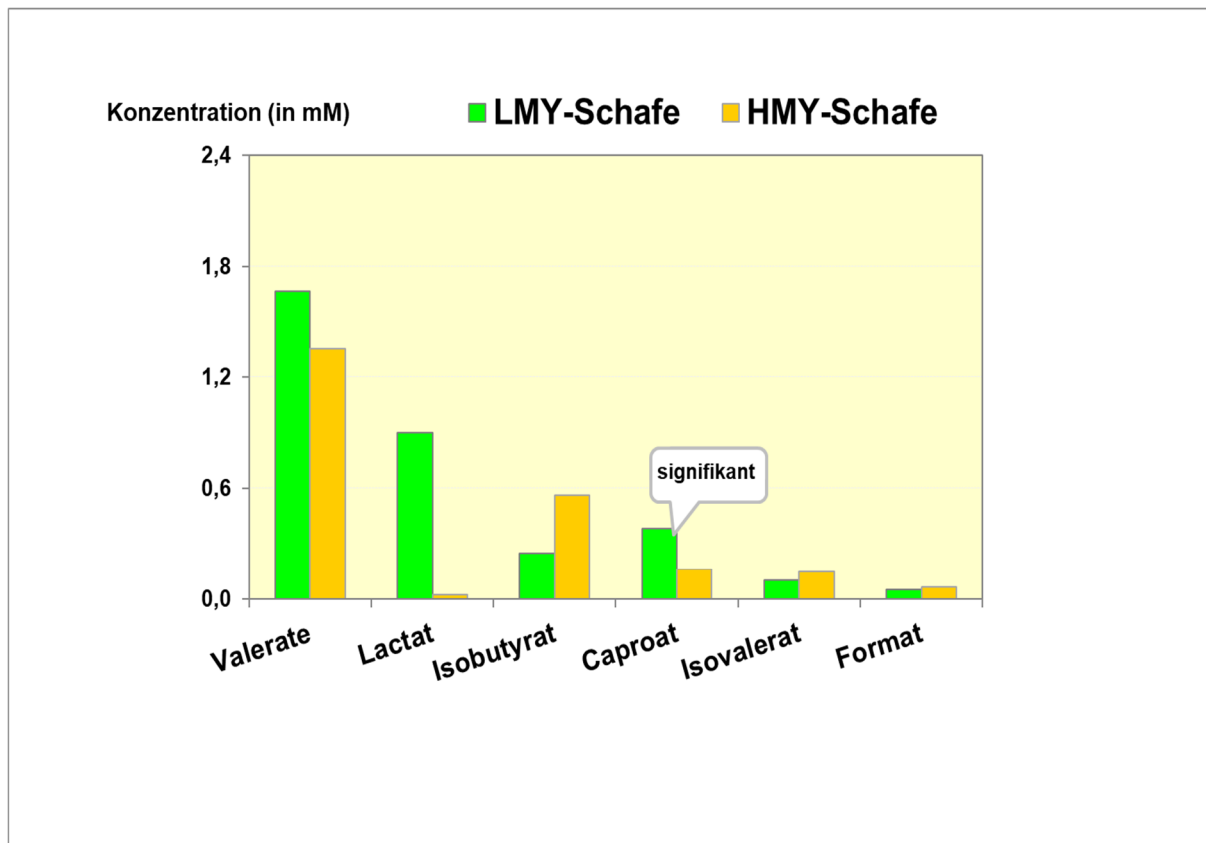
Da eine enge Beziehung zwischen den mikrobiellen Fermentationsprozessen und dem H<sub>2</sub>-Anfall im Pansen existiert, liegt es nahe, dass auch die tierindividuelle ruminale Bakteriengemeinschaft und ihre spezifischen Aktivitäten zum CH<sub>4</sub>-Phänotyp des Wirtes beitragen können.

Sie untersuchten zuerst die Konzentrationen kurzkettiger Fettsäuren im Pansensaft beider CH<sub>4</sub>-Kohorten (Abb. 5 und 6).



**Abbildung 5:** Konzentrationen wichtiger kurzkettiger Fettsäuren im Pansensaft von LMY- und HMY-Schafen (eigene Grafik; erstellt nach Angaben von Kamke et al., 2016)

<sup>1</sup> Die getesteten Schafe wurden entweder als LMY-Tiere (= 'low methane yield'-sheeps mit einem mittleren Output von 11,44 g CH<sub>4</sub> je kg Trockenmasse-Aufnahme (TA)) oder als HMY-Tiere (= 'high methane yield'-sheeps mit einem Ertrag von 15,85 g CH<sub>4</sub> je kg TA) klassifiziert (Kamke et al., 2016)

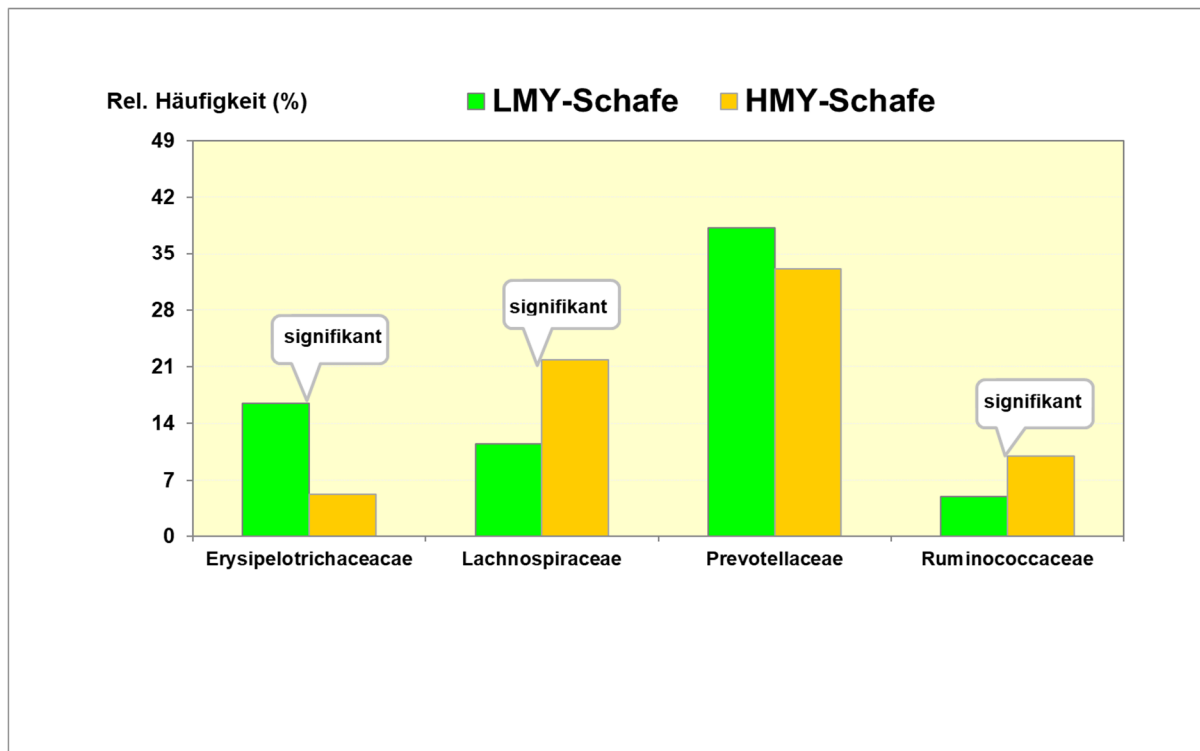


**Abbildung 6:** Konzentrationen weiterer kurzkettiger Fettsäuren im Pansensaft (mit minorer Anreicherung) in LMY- und HMY-Schafen (eigene Grafik; erstellt nach Angaben von Kamke et al., 2016)

Acetat, Propionat und Butyrat waren im erwarteten Bereich und unterschieden sich nicht signifikant zwischen den LMY- und HMY-Schafen (Abb. 5). Caproat war dasjenige Fermentationsprodukt, das signifikante Konzentrationsunterschiede zwischen den beiden Schafgruppen aufwies (Abb. 6).

Die detaillierte Zusammensetzung der Bakteriengemeinschaft in den HMY- und LMY-Tieren wurde anschließend aus den zugehörigen 16S rRNA-Gensequenzen abgeleitet. Während es bezüglich der Häufigkeit von *Prevotellaceae*<sup>2</sup> zwischen HMY- und LMY-Tieren keinen signifikanten Unterschied gab, zeigten andere Taxa auf der Ebene der Familien eine variierende Dichte (Abb. 7).

<sup>2</sup> Die Familie der *Prevotellaceae* wird zur Ordnung *Bacteroidales* innerhalb des Stammes *Bacteroidetes* gezählt. Zugehörige Arten sind anaerob.



**Abbildung 7:** Relative Häufigkeit der am meisten vertretenen Bakterienfamilien im Pansensaft von LMY- und HMY-Schafen (eigene Grafik; erstellt nach Angaben von Kamke et al., 2016)

Die ruminalen Mikrobiome der HMY-Tiere zeigen beispielsweise eine höhere Dichte der Familien *Lachnospiraceae* und *Ruminococcaceae* (Abb. 7); gleichzeitig weisen die ruminalen Ökosysteme in den LMY-Tieren eine 10- bis 13-fache Anreicherung der Gattung *Sharpea* auf (Tab. 4).

**Tabelle 4:** Ausgewählte Bakterien-Taxa (auf Gattung- bzw. Spezies-Ebene), die sich in ihrer relativen Häufigkeit im Pansensaft von HMY und LMY-Tieren unterscheiden

Taxa	Relative Häufigkeit		Korrelation	
	LMY	HMY	R	P
<i>Clostridiales*/Christensenellaceae</i>	0,05	0,42	0,80	<0,01
Clostridiales/Lachnospiraceae/Anaerostipes	0,12	1,20	0,58	<0,01
Bacteroidales/BS11	0,03	0,35	0,60	<0,01
Coriobacteriales/Coriobacteriaceae/Collinsella aerofaciens	0,42	0,02	-0,60	<0,01
Clostridiales/Veillonellaceae/Megasphaera	1,02	0,06	-0,54	<0,01
Erysipelotrichales/Erysipelotrichaceae/Sharpea azabuensis	7,47	0,55	-0,70	<0,01

Anm: R= Spearman-Korrelation; P = Irrtumswahrscheinlichkeit

Quelle: (Kamke et al., 2016 - gekürzt); \* Familia: Ruminococcaceae

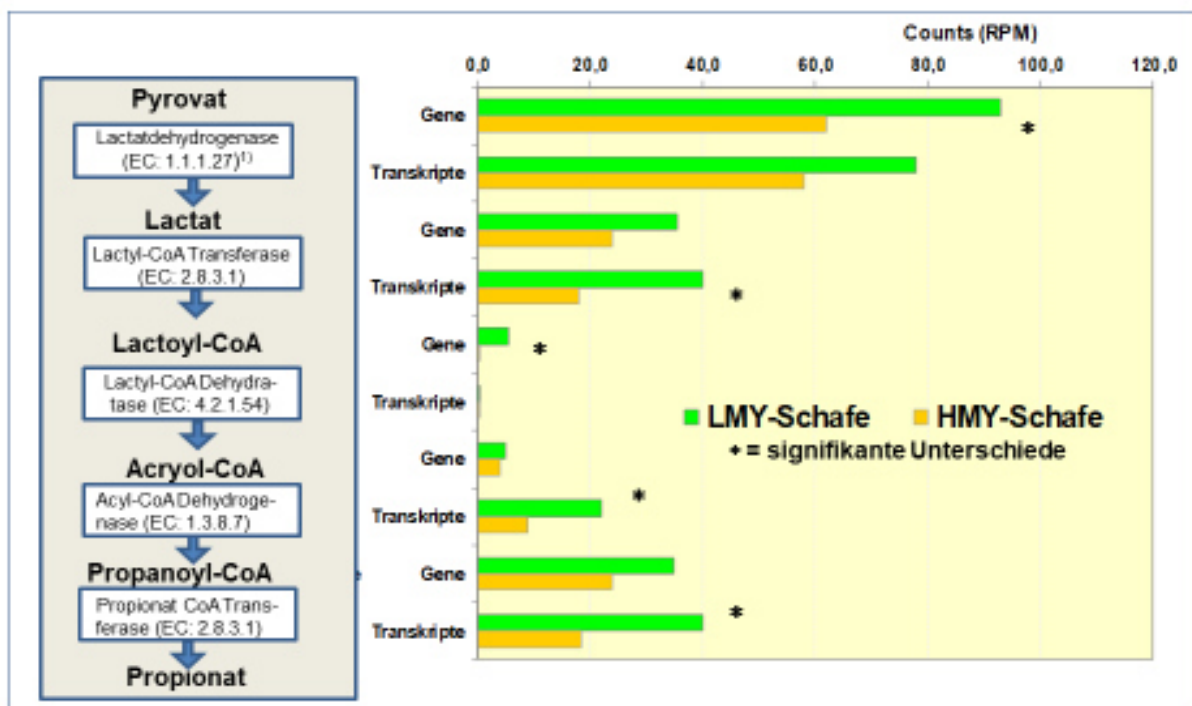
Die bemerkenswertesten Häufigkeitsunterschiede sind für *Sharpea azabuensis* (aus der Familie: *Erysipelotrichaceae*) aber auch für *Megasphaera spp.* (aus der Familie: Veillonellaceae) zu nennen, die in den LMY-Tieren deutlich häufiger sind (Tab. 4).

In der weiteren Metatranskriptom-Analyse unter Einbeziehung der beiden Species *S. azabuensis* und *M. elsdeni* bestätigten sich Expressionsunterschiede für solche Gene, die die Pyruvatfermentation kodieren.

Interessanterweise zeigten die am Abbau von Lactat zu Propionat beteiligten Gene signifikant höhere ‚Ablesezahlen‘ (= Counts) speziell bei den LMY-Tieren.

Dazu gehören auch die für Acyl-CoA-Dehydrogenase- und Propionat-CoA-Transferase codierenden Gene (Abb. 8).

Für solche Gene, die für die Umwandlung von Pyruvat oder Acetyl-CoA zu Butyrat kodieren, liegen somit signifikant höhere Transkriptionsraten in den LMY-Tieren vor.



**Abbildung 8:** Pyruvat-Fermentation zu Propionat und zugehörige mittlere Counts für Gene und Transkripte auf Basis von Metagenom- oder Metatranskriptom-Daten in zwei Schafkohorten (eigene Grafik; erstellt nach Angaben von Kamke et al., 2016)

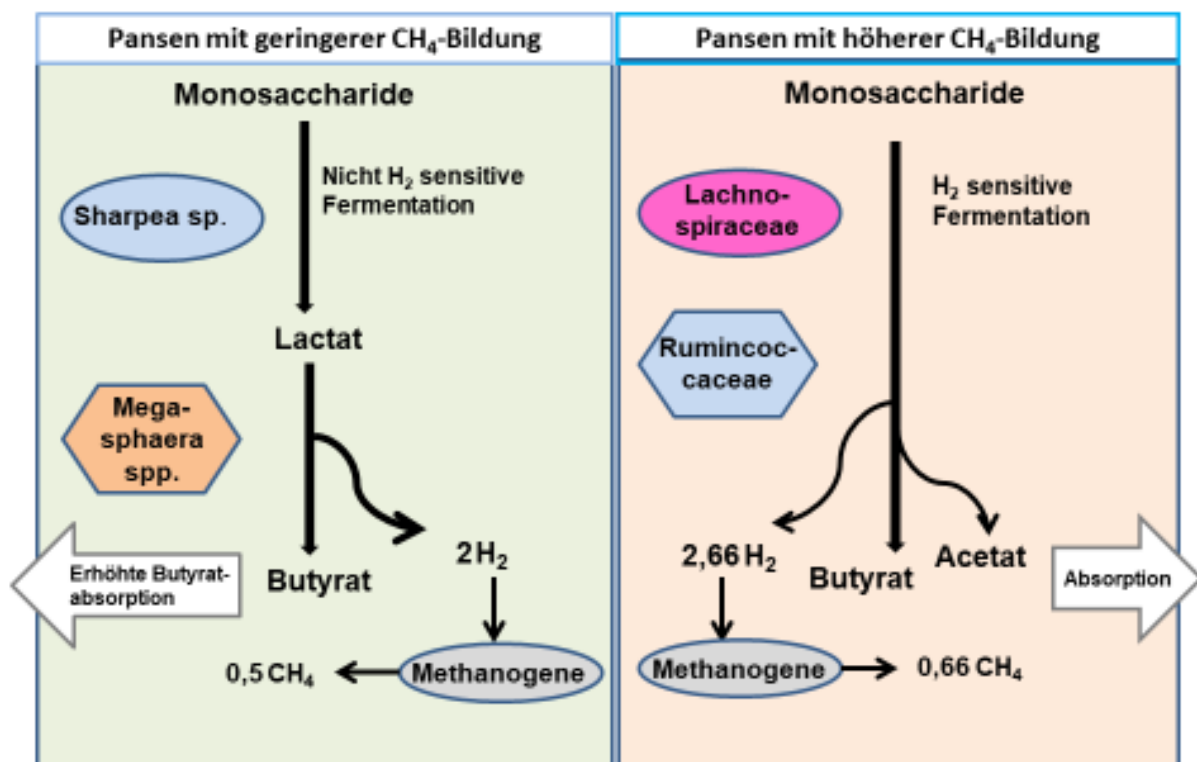
Anm.: <sup>1)</sup>Enzymnomenklatur (Datenbasis: z.B. BRENDA; siehe: <http://www.brenda-enzymes.org/enzyme.php?ecno=1.1.1.27>)

*M. elsdenii* gilt als ein Hauptfermenter von Laktat im Pansen. Vor diesem Hintergrund postulieren Kamke et al. (2016), dass in den Pansen von LMY-Schafen *Sharpea sp.* eine Fermentation der Kohlenhydrate zu Laktat unterstützt, das von *Megasphaera* hauptsächlich zu Butyrat umgewandelt wird.

Die Lactatumwandlung in Butyrat ist mit einem relativ geringeren  $H_2$ -Anfall verbunden als vergleichsweise die direkte Fermentation von Hexosen zu Butyrat und Acetat z. B. durch Mitglieder der *Ruminococcaceae*.

Die niedrigere  $H_2$ -Produktion (im zweistufigen Lactat-Butyrat-Pfad mittels *Sharpea sp.* und *Megasphaera spp.*) sollte die beobachtete geringere Methanproduktion bei LMY-Schafen begründen (Abb. 9).

Ergänzend bleibt an dieser Stelle anzumerken, das beispielsweise Butyrat über das Pansenepithel absorbiert und weiter zu  $\beta$ -Hydroxybutyrat und Acetoacetat umgewandelt wird und so wiederum als Energiesubstrate dem Wirt zur Verfügung stehen.



**Abbildung 9:** Schematische Darstellung der von Kramke et al. (2016) postulierten Aussage bezüglich der Fermentationsprozesse bei Schafen mit unterschiedlicher  $CH_4$ -Bildung (eigene Grafik)



Da das ruminale Mikrobiom dynamisch auf die Menge und die Zusammensetzung der verabreichten Diät reagiert (Abecia et al, 2014, Yáñez-Ruiz et al., 2015, Derakhshani et al., 2016, Shabat et al., 2016) könnte es sein, dass in anderen ruminalen Ökosystemen mit ähnlichen metabolischen Eigenschaften aber differenzierten Diäten und/oder verschiedenen Wiederkäuerarten andere mikrobielle Species mit vergleichbarer funktioneller Genausstattung dominieren.

#### Zwischenfazit:

Die ruminalen Bakteriengemeinschaften von HMY- und LMY-Schafen zeigen Unterschiede, die auf eine differenzierte taxonomische Zusammensetzung, Gen-Dominanz und Genexpression basieren. Die mikrobiellen Fermentationsprozesse führen bei den LMY-Schafen typischerweise zu einer geringeren H<sub>2</sub>-Bildung, wodurch weniger Methan durch die methanogenen Archaeen erzeugt wird.

## 4 Verdauungsphysiologische Kennwerte von fistulierten Milchkühen

### 4.1 Tierbezogene Variabilität und Wiederholbarkeit spezifischer Merkmalswerte

Cabezas-Garcia et al. (2017) haben kürzlich ein sehr großes Datenmaterial aus mehreren nordwesteuropäischen Ländern aufbereitet, um die Zwischen-Kuh-Variation bezüglich verschiedener *verdauungsphysiologischer* Merkmale an *fistulierten* Milchkühen<sup>3</sup> zu erfassen.

Die Meta-Analyse basiert auf Daten von 637 Kühen in 40 Studien. Das mittlere Raufutter : Konzentrat-Verhältnis betrug im Gesamtdatensatz - bewertet auf Basis der Futtertrockenmasse (T) - 59:41. Pansenflüssigkeitsproben wurden meist über 8 bis 12 Stunden nach der Morgenfütterung gesammelt.

Die *stöchiometrische*<sup>4</sup> Vorhersage der CH<sub>4</sub>-Bildung (CH<sub>4</sub>-VFA) basierte auf folgender Beziehung (Cabezas-Garcia, 2017):

$$\text{CH}_4\text{-VFA (mmol/mol VFA)} = 0,5 \times \text{C}_2 - 0,25 \times \text{C}_3 + 0,5 \times \text{C}_4$$

wenn mit C<sub>2</sub>, C<sub>3</sub> und C<sub>4</sub> die molaren Anteile (mmol/mol) von Acetat, Propionat bzw. Butyrat an der Gesamtmenge gebildeter VFAs charakterisiert werden.

An dieser Stelle bleibt zu vermerken, dass die gewählte *stöchiometrische* CH<sub>4</sub>-Vorhersage ‚nur‘ das VFA-Fermentation-Profil im Pansen widerspiegelt; jedoch nicht die Passagerate der Digesta.

---

<sup>3</sup> Im Rahmen einer Fistulierung erhält ein Wiederkäuer zu Forschungszwecken operativ eine ‚verschraubbare Öffnung‘ aus Kunststoff (= *Pansenfistel*). Diese *Pansenfistel* dient beispielsweise dazu, regelmäßig Panseninhalt (z.B. Pansenensaft) zu entnehmen und der weiteren Auswertung zuzuführen

<sup>4</sup> Mittels der Stöchiometrie werden aus der qualitativen Kenntnis der Reaktanten und Produkte einer Reaktion die tatsächlichen Mengenverhältnisse (Reaktionsgleichung) und Stoffmengen berechnet.

Zu erwähnen ist deshalb hier auch die Arbeit von Jonker et al. (2016). Die Autoren prüften (in einer Studie mit Schafen) fütterungsbedingte Auswirkungen auf die Pansenfermentation und CH<sub>4</sub>-Bildung. Das Verhältnis von (Acetat + Butyrat) / (Propionat + Valerat) bzw. die Propionatkonzentration waren gute Prädiktoren für den CH<sub>4</sub>-Output (Jonker et al., 2016).

Phänotypische Mittelwerte und Variationsbreiten ausgewählter Kennwerte im Gesamt-Datenmaterial sind in Tabelle 5 zusammengestellt.

**Tabelle 5:**

**Phänotypische Kenngrößen für den analysierten Datensatz ‚fistulierte Milchkühe‘\***

Kenngröße	Anzahl Beobachtungen (n)	Mittelwert (x̄)	Streuung (±s)	Minimum	Maximum
<b>Futteraufnahme:</b>					
kg T/d	637	18,9	3,35	7,4	27,5
<b>Milchleistung:</b>					
ECM (kg/d)	621	26,8	6,14	5,2	47,4
<b>Methanemission:</b>					
CH <sub>4</sub> -Ertrag (g/kg T)	360	22,6	5,16	8,9	37,2
Gesamt-CH <sub>4</sub> (g/d)	360	403	111,9	142	674
<b>Vorhersage auf stöchiometrische Basis:</b>					
CH <sub>4</sub> -VFA (mmol/mol VFA)	636	358	15,4	275	404
<b>Gesamt-Verdaulichkeit (in g/kg)</b>					
Org. Masse	558	740	39,9	627	892
NDF	542	648	77,2	413	864

\*Quelle: Cabezas-Garcia et al. (2017, stark gekürzt), \*\* NDF = Cellulose + Lignin + Hemicellulose. Sie charakterisiert die Gesamtmasse der Zellwände im Futter. Bei steigenden NDF-Gehalten sinkt generell die Futteraufnahme und die Verdaulichkeit.

Die mittlere Verdaulichkeit der verabreichten Diäten ist in der vorliegenden Meta-Studie hoch; insbesondere die NDF-Verdaulichkeit. Als Begründung wird die Verwendung von Grassilagen mit sehr guten Qualitäten genannt (Cabezas-Garcia et al., 2017).

Der CH<sub>4</sub>-Ertrag liegt im Bereich von 8,9 bis 37,2 g je kg TA (Tab. 4). Die phänotypische Variabilität für den CH<sub>4</sub>-Ertrag ist mit v (%) = 6,7 im erwarteten Bereich.

In der Studie von Blaxter und Clapperton (1965) betrug der Variationskoeffizient zwischen den CH<sub>4</sub>-Erträgen der Tiere (Basis: Studien in Respirationskammern) zwischen 7 bis 8 %

Die Variation der täglichen Gesamt-CH<sub>4</sub>-Erzeugung (g/d) ist wesentlich größer (Tab. 5). Vergleichsweise gering ist die beobachtete Variabilität der CH<sub>4</sub>-VFA-Werte (v% = 4,3).

Zur korrekten Erfassung der Zwischen-Tier-Varianz wurde ein gemischtes lineares Modell mit Einbeziehung der nichterblichen Faktoren ‚Diät‘ und ‚Versuchsperiode‘ sowie des Faktors ‚Tier‘ zur merkmalspezifischen Auswertung der Daten genutzt (Tab. 6).

Der tierbezogene Variationskoeffizient (in %) charakterisiert nun die *tierindividuelle* Varianz ( $s^2_{\text{Kuh}}$ ), bereinigt um störende nicht-tierbezogene Effekte (wie Diät, Versuchsperiode etc.), am phänotypischen Merkmalsmittel ( $\bar{x}$ ):

$$v_{\text{Kuh}} (\%) = (s^2_{\text{Kuh}} / \bar{x}) \times 100.$$

Die tierbezogene Wiederholbarkeit der Merkmalswerte ( $r^2$  in %) kann als Anteil der tierbezogenen Variabilität an der Summe aus tierbezogener Variabilität und Restvarianz charakterisiert werden:

$$r^2_{\text{Kuh}} (\%) = [s^2_{\text{Kuh}} / (s^2_{\text{Kuh}} + s^2_{\text{Rest}})] \times 100,$$

wenn  $s^2_{\text{Rest}}$  die zufällige Restkomponente für das betreffende Merkmal charakterisiert.

**Tabelle 6: Zwischen-Kuh-Variabilität (vKuh%), dargestellt auf Basis des Variationskoeffizienten, nach Ausschaltung nicht-tierbezogener systematischer Effekte (Diät etc.)**

<b>Kenngroße</b>	<b>v<sub>Kuh</sub>%</b>
<b>Gesamtverdaulichkeit (OMD):</b>	
Gesamtverdaulichkeit org. Masse (g/kg)	1,3
Gesamtverdaulichkeit der NDF** (g/kg)	2,3
<b>Pansenfermentation und pH-Wert:</b>	
Pansen-pH	2,1
Gesamt-VFA (mmol/l)	5,0
<b>CH<sub>4</sub>-Erzeugung:</b>	
CH <sub>4</sub> -VFA (mmol/mol VFA)	1,0
Gesamt-CH <sub>4</sub> (g/d)	10,4
CH <sub>4</sub> -Ertrag (g/kg T)	6,7

\*Quelle: Cabezas-Garcia et al. (2017); \*\*Anm: die Neutral-Detergenz-Faser (= NDF, engl.: neutral detergent fiber) charakterisiert die Summe der Gerüstsubstanzen in der Diät.

Die Varianzkomponente ‚Diät‘ ist generell die größte Variationsquelle (vgl. auch folgenden Abschnitt 4.2). Beispielsweise ist die diätbedingte Variation der NDF-Verdaulichkeit (NDFD) höher als die tierbedingte Varianz.

Vergleichsweise gering ist die tierbezogene Variation der Verdaulichkeit der organischen Substanz (OMD) ( $s = \pm 10 \text{ g/kg}$ ;  $v\% = 1,3$ ). Bereits Mehtiö et al. (2016) berichten über eine Streuung von  $s = \pm 12,3 \text{ g/kg}$  für die OMD.

Sowohl der Pansen-pH-Wert als auch die Bildung von VFAs (Gesamt-VFA) zeigen eine moderate Wiederholbarkeit ( $r^2 = 46,2$  bzw.  $45,8$ ). Deutlich geringer ist die Wiederholbarkeit der NDF-Verdaulichkeit bzw. der (stöchiometrischen)  $\text{CH}_4$ -Vorhersage (Tab. 7).

**Tabelle 7: Berechnete Wiederholbarkeiten für den Faktor ‚Tier‘**

KenngroÙe	$r^2_{\text{Kuh}}$ (%)
<b>Gesamtverdaulichkeit:</b>	
Gesamtverdaulichkeit org. Masse (g/kg)	36,6
Gesamtverdaulichkeit der NDF**; NDFD (in g/kg)	26,2
<b>Pansenfermentation und pH-Wert:</b>	
Pansen-pH	46,2
Gesamt-VFA (mmol/l)	45,8
<b>CH<sub>4</sub>-Erzeugung:</b>	
CH <sub>4</sub> -VFA (mmol/mol VFA)	10,4
CH <sub>4</sub> -Ertrag (g/kg TA)	24,5

\*Quellen: Cabezas-Garcia et al. (2017); \*)Cabezas-Garcia (2017);

Die Aufnahme von Futter-Trockenmasse oder auch die Milchleistung zeigen somit generell höhere Wiederholbarkeiten als Kenngrößen zur Pansenfermentation oder Verdaulichkeit der Nahrung (Brade, 2013, Brade und Brade, 2015, Cabezas-Garcia et al., 2017).

#### 4.2 Detaillierte Bewertung des Pansen-Fermentationsmuster

In der vorliegenden Meta-Analyse sind die diätbedingten Varianzen - ausgedrückt in molaren Anteilen ausgewählter VFA an der Gesamt-VFA - deutlich größer als die entsprechenden tierbedingten Varianzen; vor allem für Acetat und Propionat (Tab. 8).

Erwähnt werden darf, dass auch Pinares-Patiño et al. (2003) nur sehr geringe Variationskoeffizienten ( $v\%$ ) für die molaren Anteile von Acetat, Propionat und Butyrat finden.

Tabelle 8: Varianzkomponenten für den Faktor ‚Diät‘ und ‚Tier‘ bezüglich der Konzentration ausgewählter SCFAs, die im Rahmen der ruminalen Fermentation regelmäßig gebildet werden\*

Flüchtige Fettsäure (SCFA)	Einheit**	Varianzkomponenten				
		Faktor ‚Diät‘		Faktor ‚Tier‘		
		$\pm s^{**}$	$v_{Diät}\%$	$\pm s$	$v_{Kuh}\%$	$r^2_{Kuh}\%$
Acetat	mmol/mol	14,9	2,2	7,4	1,1	28
Propionat	mmol/mol	10,4	5,5	4,6	2,5	6
Butyrat	mmol/mol	7,9	6,1	6,6	5,1	23

\*Quelle: Cabezas-Garcia (2017); Anm.: \*\* Standardabweichung (s), \*\*\* molare Anteile

Die Gesamt-Ergebnisse legen nahe, dass das ruminale Fermentationsmuster stärker durch Unterschiede in den verabreichten fermentierbaren Substraten (= Faktor ‚Diät‘) als durch tierbedingte Differenzen (Faktor ‚Kuh‘) beeinflusst wird (Tab. 7).

Die tierbedingte Variation der SCFA-Konzentrationen ( $v_{Kuh}\%$ ) kann zusätzlich durch individuelle Differenzen in der Speichelproduktion, in der Absorption von kurzkettigen Fettsäuren und/oder in der Passagerate der Digesta durch den Pansen erklärt werden (Pinares-Patiño et al., 2003).

Auch in der Studie von Zhu et al. (2014) sind die ermittelten Wiederholbarkeiten für die molaren Anteile der Haupt-VFAs niedrig. Robinson et al. (2010) finden in ihren Studien mit Schafen gleichfalls nur begrenzte Wiederholbarkeiten für die VFA-Profile (etwa in der Größenordnung ~20%).

Allerdings ist anzumerken, dass in den Studien von Zhu et al. (2014) bzw. Robinson et al. (2010) die Pansensaftproben durch Magensonden gesammelt wurden. Aufgrund von Speichelkontaminationen könnten die VFA-Konzentrationen hier beeinflusst sein (= stärker verdünnte Proben).

#### 4.3 Passagerate und Verdaulichkeit

Die Passagerate ist deutlich variabler (7,7%) als das Pansen-Fermentationsmuster (Tab. 8 und 9). Gleichzeitig ist die Passagerate moderat wiederholbar ( $r^2= 38,4$ ).

Tabelle 9:

Kenngößen ( $v_{Kuh}\%$ ,  $r^2_{Kuh}$ ) für die Passagerate der nichtverdaulichen NDF (in %/h)

Kenngöße	$v_{Kuh}\%$	$r^2_{Kuh}(\%)$
iNDF(%/h)	7,7	38,4

Der Pansen-pH-Wert ist nicht signifikant mit der Verdaulichkeit der verabreichten Diät gekoppelt (Tab. 10).

Tabelle 10: Effekte tierbezogener Kenngrößen auf die Verdaulichkeit, bestimmt auf Basis von univariaten Regressionsanalysen<sup>1)</sup>

tierbezogene Kenngröße (X <sub>i</sub> )	Einheiten	Regressionsanalyse <sup>*)</sup> : Y <sub>i</sub> = a <sub>i</sub> + bX <sub>i</sub>	P-Wert	Interpretation
<b>Verdaulichkeit der org. Substanz, OMD (Y<sub>i</sub>):</b>				
Passagerate potenz. verdaulicher NDF	%/h	= 800 - 44,8	<0,01	Abnahme der Verdaulichkeit d OM
Pansen-pH	pH	= 756 - 3,09	0,49	kein gesicherter Effekt

Quelle: 1) Cabezas-Garcia et al. (2017, gekürzt); Anm.: \*unter Ausschaltung störender Umwelteffekte (Diät, Versuchsperiode etc.) mittels gemischter linearer Modelle; OM = organische Substanz (in Diät)

Demgegenüber nimmt die Verdaulichkeit, insbesondere die der Zellwandfraktion - wie bereits Pinares-Patiño et al. (2003) bei Schafen zeigen - mit steigender Passagerate deutlich ab (Tab. 10).

## 5 Ergebnisse auf Basis von Simulationsstudien

Huhtanen et al. (2016) bewerten variierende mittlere Retentionszeiten (MTR) im Hinblick auf die Verdaulichkeit von Rationen und CH<sub>4</sub>-Bildung mittels geeigneter Computersimulationen.

In diesen Simulationsstudien werden sowohl Kühe als auch Schafe (unter der Voraussetzung einer TA von 20 kg T/d bzw. 1,0 kg T/d) berücksichtigt. Eine Ration für Milchkühe bestehend aus Grassilage, Gerste und Rapsmehl (Rationsverhältnis auf T-Basis: 60:30:10) und für die Schafe basierend ausschließlich auf Gras wurde gewählt. Vorausgesetzt wurde darüber hinaus eine Normalverteilung der MTR-Werte.

Die MTR-Variablen wurden mittels eines Zufallszahlengenerators erzeugt (Huhtanen et al., 2016).

In der Tabelle 11 sind die berechneten mittleren Merkmalswerte für die beiden Kohorten mit der geringsten bzw. längsten MTR (Basis: Ausleseanteil je 10%) zusammengestellt.

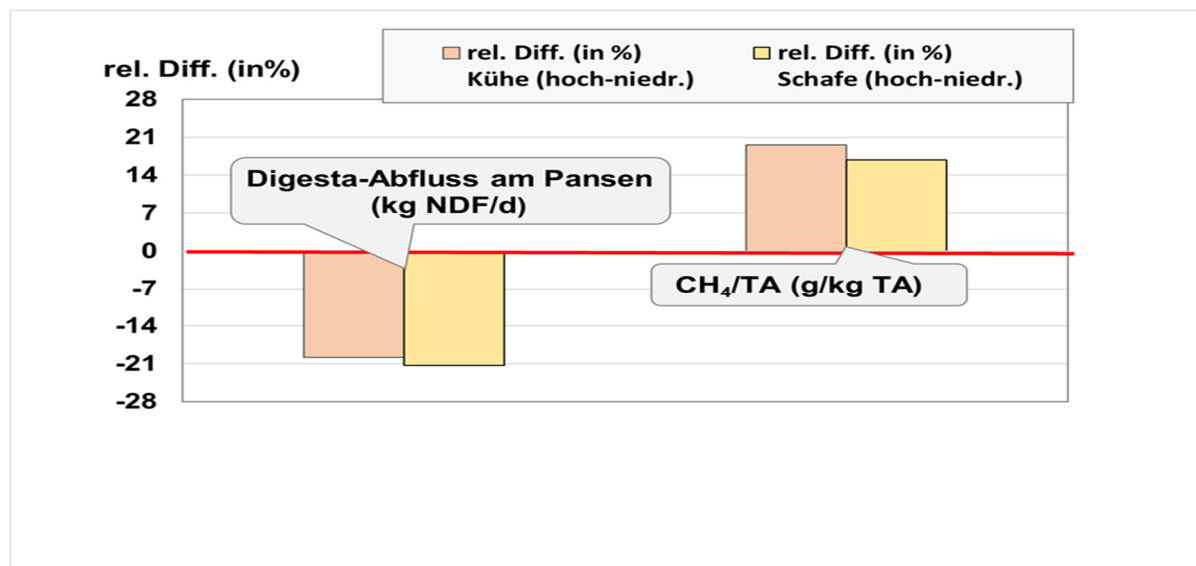
Tabelle 11: Berechnete Mittelwerte für Individuen mit geringer bzw. hoher MTR (Ergebnisse der Simulationsstudie)

Merkmal/ Kenngröße	Milchkühe		Schafe	
	MTR: gering	MTR: hoch	MTR: gering	MTR: hoch
MTR (h)	29,2	40,1	35,9	48,6
<b>Digesta-Abfluss aus dem Pansen (kg/d):</b>				
Organische Substanz (OM)	8,89	7,70	0,398	0,340
NDF	3,78	3,03	0,174	0,137
Mikroben-N (g/d)	333	309	15,5	14,1
<b>Methan-Bildung:</b>				
CH <sub>4</sub> /TA (g/kg TA)	20,4	24,4	25,0	29,2

\*Quelle: Huhtanen et al. (2016, gekürzt)

Die CH<sub>4</sub>-Emission ist mit zunehmender MTR erhöht; begleitet mit einer (etwas) besseren Verdaulichkeit der organischen Substanz (OM) bzw. der Gerüstsubstanz (NDF). Gleichzeitig ist die Effizienz der mikrobiellen Zellsynthese im Pansen verbessert (Tab. 11).

Die CH<sub>4</sub>-Ertrag ist in derjenigen Tiergruppe mit langer MTR im Vergleich zur Kohorte mit kurzer MTR etwa um 20% (bei Milchkühen) bzw. 17% (bei Schafen) erhöht (Abb. 10).



**Abbildung 10:** Relative Differenz (in %) zwischen den Tiergruppen mit hoher bzw. niedriger Retentionszeit (MTR) - eigene Grafik (Basis: Simulationsstudie von Huhtanen et al., 2016)

Die Simulationsstudie bestätigt, dass eine Zwischen-Tier-Variation in der ruminalen Verweildauer der Digesta zur tierindividuellen Variation in der CH<sub>4</sub>-Emission von Wiederkäuern beitragen kann.



## 6 Diskussion

Wiederkäuer haben eine enorme Bedeutung, da sie für den Menschen unverdauliche pflanzliche Biomasse in verdauliche Lebensmittel umwandeln.

Die anaerobe Umgebung im Pansen und die komplexen Stoffwechselffade des Pansenmikrobioms ermöglichen die Fermentation von Pflanzenmaterial in metabolische Endprodukte wie kurzkettige Fettsäuren (SCFAs) und Gase (CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>).

Neuere Studien belegen, dass das Wirtstier eine gewisse ‚kontrollierende‘ Wirkung auf die gastrointestinale Mikrobiota ausübt (Pinares-Patiño et al., 2003, Herd et al., 2014, Weimer, 2015, Arthur et al., 2016, Donoghue et al., 2016).

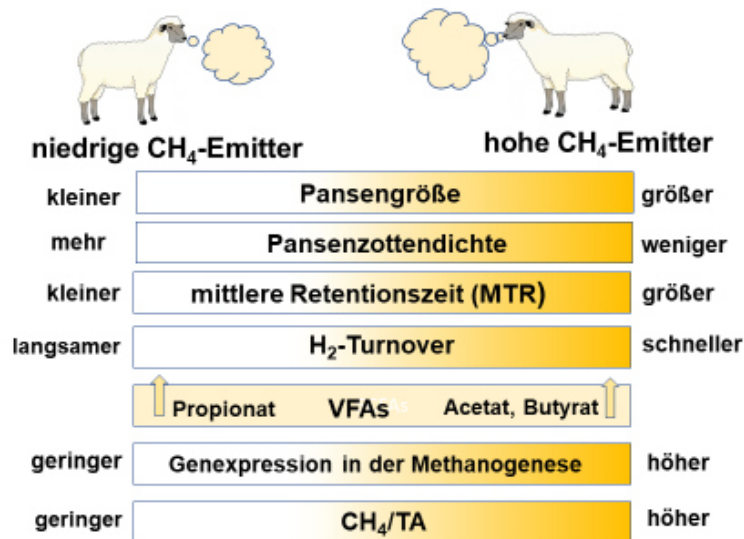
Belegt ist, dass das Pansenvolumen und die -struktur sowie die Dynamik der Digesta im Gastrointestinalbereich zwischen Einzeltieren (innerhalb einer Rasse/Population) variieren können.

Goopy et al. (2014) zeigen, dass eine niedrigere Methanogenese bei Schafen vererbbar und gleichzeitig mit kleineren Pansenvolumina begleitet ist. Zusätzlich variiert tierindividuell die Passagerate der Digesta durch den Verdauungstrakt. Dies bewirkt, dass weniger Futter in kleineren Pansen fermentiert wird. Als Folge kann eine niedrigere Methanogenese beobachtet werden.

Variationen in der Speichelproduktion und/oder in der Nährstoffresorption über die Vormagenwände dürften zu einem ähnlichen Ergebnis führen (Appuhamy et al., 2014).

Weitere verdauungsphysiologische Merkmale, die mit der CH<sub>4</sub>-Produktion in Zusammenhang stehen, unterscheiden sich z.T. signifikant zwischen den Tieren (Pinares-Patiño et al., 2003, Robinson et al., 2010, Zhu et al., 2014, Cabezas-Garcia, 2017). Die meisten von ihnen sind mäßig wiederholbar.

In der Abbildung 11 ist eine zusammenfassende Bewertung verschiedener tierbezogener Faktoren auf die CH<sub>4</sub>-Bildung zu finden.



**Abbildung 11:** Zusammenfassende Bewertung tierbezogener Faktoren auf den zu beobachtenden CH<sub>4</sub>-Ertrag – eigene Grafik

Im Hinblick auf eine generelle Minderung der CH<sub>4</sub>-Emissionen im Rahmen der Nahrungsmittelerzeugung mit Wiederkäuern sind kurzfristige Effekte wohl nur durch fütterungsbedingte Maßnahmen einschließlich Nutzung spezifischer Fütterungszusätze (3-NOP) sowie indirekte tierbezogene Einflußnahmen (z.B. Reduzierung der Tierverluste, Verbesserung der Nutzungsdauer der Muttertiere etc.) zu erwarten (Hristov et al., 2013 und 2015, Brade und Wimmers, 2016, Cabezas-Garcia, 2017, Dijkstra et al., 2018).

Signifikante fütterungs- und tierbezogene Effekte auf den mikrobiellen N-Fluss und die Effizienz der mikrobiellen Proteinsynthese legen zusätzlich nahe, dass solche Merkmale, die mit der Effizienz des mikrobiellen Wachstums im Pansen zusammenhängen, zur Variation der CH<sub>4</sub>-Emission sowohl zwischen den Kühen als auch verabreichten Diäten beitragen können (Huhtanen et al., 2016, Cabezas-Garcia et al., 2017).

Die Etablierung einer direkten genetisch-züchterischen Selektion der Wiederkäuer auf den CH<sub>4</sub>-Output pro kg TA, wie sie häufig in populärwissenschaftlichen Beiträgen gefordert wird, ist äußerst schwierig. Zusammenfassend bleibt festzuhalten, dass bei intensiv-einseitiger Auswahl niedriger CH<sub>4</sub>-Emittenten in Zuchtprogrammen mit Rindern oder Schafen - nach dem aktuell vorliegenden Kenntnisstand - große Vorsicht walten sollte, da dies gleichzeitig zu einer verminderten Effizienz der Zellwandverwertung bei den Wiederkäuern führen kann.

## Zusammenfassung

# Wiederkäuer besitzen keine Gene für die Methanbildung in ihrem Genom

Wiederkäuer besitzen in ihrem Genom keine Gene für die Methan (CH<sub>4</sub>)-Bildung. Die Gründe für eine regelmäßig zu beobachtende Zwischen-Tier-Variation in der CH<sub>4</sub>-Bildung werden bisher noch nicht vollständig verstanden.

Eine Bewertung vorhandener Unterschiede zwischen den Tieren anhand von Daten, die tierindividuelle Unterschiede in der Anatomie des Magen-Darm-Traktes und/oder in der Verdauungsphysiologie widerspiegeln, könnten helfen, vorliegende Zusammenhänge zur Zwischen-Tier-Variation des CH<sub>4</sub>-Ertrages aufzuklären. So gibt es erste Beweise dafür, dass das individuelle Pansenvolumen und -struktur sowie die ruminale Passagerate der Digesta zur Variabilität der CH<sub>4</sub>-Produktion beitragen.

Die Ursachen für die Zwischen-Tier-Varianz bezüglich der CH<sub>4</sub>-Bildung sind auch deshalb zu hinterfragen, um züchterische Fehlentscheidungen (= Etablierung einer einseitig-intensiven Selektion von Zuchttieren auf reduzierten CH<sub>4</sub>-Ertrag) zu vermeiden.

**Schlüsselwörter:** Verdaulichkeit, Passagerate, Varianzkomponente, flüchtige Fettsäure (VFA), (Futter-)Trockensubstanzaufnahme (TA), Methanertrag (g CH<sub>4</sub>/kg TA), neutrale Detergentienfaser (NDF)

## Summary

# Ruminants have no genes for methane production in their genome

Ruminants have no genes for methane (CH<sub>4</sub>) production in their genome. The reasons for a regularly observed inter-animal variation in CH<sub>4</sub>-formation have not been fully explained yet.

An assessment of existing differences between animals based on data reflecting individual differences in the anatomy of the gastrointestinal tract and/or in digestive physiology could help elucidate the links with inter-animal variation in CH<sub>4</sub> yield. There is preliminary evidence that the individual rumen volume and structure as well as the ruminal passage rate of the digesta contribute to the variability of CH<sub>4</sub> production.

The causes for the inter-animal variance in CH<sub>4</sub> formation must be scrutinized consistently in order to avoid breeding mistakes (= establishment of a one-sidedly intensive selection of breeding animals for reduced CH<sub>4</sub> yield).

**Key words:** digestibility, passage rate, variance component, volatile fatty acids (VFA), (feed-)dry matter intake (TA), methane yield (g CH<sub>4</sub>/kg TA), neutral detergent fibre (NDF)

## Literatur:

1. Abecia L., K.E. Waddams, G. Martinez-Fernandez, A.I. Martin-Garcia AI, E. Ramos-Morales, C.J. Newbold CJ, et al. (2014): An antimethanogenic nutritional intervention in early life of ruminants modifies ruminal colonization by archaea. *Archaea*. Vol. 2014, Article ID 841463, 12 pages; doi: <http://dx.doi.org/10.1155/2014/841463>.
2. Appuhamy, J.A., C. Wagner-Riddle, D.P. Casper, J. France, E. Kebreab E (2014): Quantifying body water kinetics and fecal and urinary water output from lactating Holstein dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 97, 6177-6195.
3. Blaxter, K.L., J.L. Clapperton (1965): Prediction of the amount of methane produced by ruminants. *British Journal of Nutrition* 19, 511-522.
4. Bond JJ, Cameron M, Donaldson AJ, Austin KL, Harden S, Robinson DL, Oddy VH (2017): Aspects of digestive function in sheep related to phenotypic variation in methane emissions. *Animal Production Science*, <https://doi.org/10.1071/AN17141>.
5. Brade, W. (2013): Die Energiebilanz hoch leistender Milchkühe aus der Sicht der Züchtung und des Tierschutzes. *Prakt. Tierarzt*. 94, 536-544.
6. Brade, W. (2014): Das ruminale Mikrobiom des Rindes: neuere Erkenntnisse und Ziele aktueller Forschungsaktivitäten. *Prakt. Tierarzt*, 95, 67-74.
7. Brade, W., E. Brade (2015): Die Futteraufnahme von Milchkühen im ersten Laktationsdrittel. *Der Praktische Tierarzt*. 96, 280-290.
8. Brade, W., K. Wimmers (2016): Methan-Minderungspotenziale bei Wiederkäuern. *Berichte über Landwirtschaft*, 94, Heft 1/2016, 22 S.
9. Brade, W., U. Dämmgen, P. Lebzien, G. Flachowsky (2008): Einfluss eines durch züchterische Maßnahmen veränderten Milchfett/Milcheiweiß-Verhältnisses auf die Treibhausgasemissionen in der Milcherzeugung. *Züchtungskunde*, 80, 360-369.
10. Cabezas-Garcia E.H. (2017): Methane Production in Dairy Cows. Individual Cow Variability in Methane Production, Doctoral Thesis, Swedish Univ. Agricult. Sci., Umeå 2017, ISBN 978-91-576-8860-6.
11. Cabezas-Garcia E.H., S.J. Krizsan, K.J. Shingfield, P. Huhtanen (2017): Between-cow variation in digestion and rumen fermentation variables associated with methane production. *J. Dairy Sci.* 100, 4409-4424.
12. Danielsson, R., A. Schnürer, V. Arthurson, J. Bertilsson (2012): Methanogenic population and CH<sub>4</sub> production in Swedish dairy cows fed different levels of forage. *Appl. Environ. Microbiol.* 78:6172–6179.
13. de Haas, Y., J.J. Windig, M.P.L. Calus, J. Dijkstra, M. de Haan, A. Bannink, A. R.F. Veerkamp (2011): Genetic parameters for predicted methane production and potential for reducing enteric emissions through genomic selection. *J. Dairy Sci.* 94, 6122-6134.
14. de Haas, Y., M. Pszczola, H. Soyeur, E. Wall, J. Lassen (2017): Invited review: Phenotypes to genetically reduce greenhouse gas emissions in dairying. *J. Dairy Sci.* 100, 855-870.

15. Derakhshani, H., H.M. Tun, F.C. Cardoso, J.C. Plaizier, E. Khafipour, J.J. Looor (2016): Linking periparturient dynamics of ruminal microbiota to dietary changes and production parameters, *Front. Microbiol.*, 7:2143, 13 pp., doi: 10.3389/fmicb.2016.02143
16. Dijkstra, J., A. Bannink, J. France, E. Kebreab, S. van Gastelen (2018): Short communication: Antimethanogenic effects of 3-nitrooxypropanol depend on supplementation dose, dietary fiber content, and cattle type. *J. Dairy Sci.*, in press,  
<https://doi.org/10.3168/jds.2018-14456>
17. Donoghue, K.A., T.L. Bird-Gardiner, P.F. Arthur, R.M. Herd and R.F. Hegarty (2016): Genetic and phenotypic variance and covariance components for methane emission and postweaning traits in Angus cattle. *J. Animal Sci.*, 94, 1438-1445.
18. Ellis, J. L., E. Kebreab, N. E. Odongo, B. W. McBride, E. K. Okine, J. France (2007): Prediction of methane production from dairy and beef cattle.  
*J. Dairy Sci.*, 90, 3456-3466.
19. Firkins, J. L., Z. Yu (2006): Characterisation and quantification of the microbial populations in the rumen. Pages 19-54. In: *Ruminant Physiology, Digestion, Metabolism and Impact of Nutrition on Gene Expression, Immunology and Stress*. K. Sejrsen, T. Hvelplund and M. O. Nielsen, ed. Wageningen Acad., Wageningen, the Netherlands.
20. Flachowsky, G., W. Brade (2007): Potenziale zur Reduzierung der Methan-Emissionen bei Wiederkäuern. *Züchtungskunde* 79, 417- 465.
21. Goopy, J.P., A. Donaldson, R. Hegarty, P.E. Vercoe, F. Haynes, M. Barnett, V.H. Oddy (2014): Low-methane yield sheep have smaller rumens and shorter rumen retention time. *Br. J. Nutr.*, 111, 578-585.
22. Hegarty, R.S. (2004): Genotype differences and their impact on digestive tract function of ruminants: A review. *Austr. J. Exp. Agric.* 44, 459-467.
23. Herd R.M., P. F. Arthur, K. A. Donoghue, S. H. Bird, T. Bird-Gardiner, R. S. Hegarty (2014): Measures of methane production and their phenotypic relationships with dry matter intake, growth, and body composition traits in beef cattle.  
*J. Anim. Sci.*, 92, 5267-5274.
24. Hristov, A. N., J. Oh, J. L. Firkins, J. Dijkstra, J. E. Kebreab, G. Waghorn, H. P. S. Makkar, A. T. Adesogan, W. Yang, C. Lee, P. J., Gerber, B. Henderson, J. M. Tricarico (2013): Special Topics - Mitigation of methane and nitrous oxide emissions from animal operations: I. A review of enteric methane mitigation options.  
*J. Anim. Sci.*, 91, 5045-5069.
25. Hristov, A.N., J. Oh, F. Giallongo, T.W. Frederick, M.T. Harper, H.L. Weeks, A.F. Branco, P.J. Moate, M.H. Deighton, S.R. Williams, M. Kindermann, S. Duval S (2015): An inhibitor persistently decreased enteric methane emission from dairy cows with no negative effect on milk production. *Proc. Natl. Acad. Sci. (USA)*, 112(34), 10663-8.  
doi: 10.1073/pnas.1504124112.
26. Jentsch, W., M. Schweigel, F. Weissbach, H. Scholze, W. Pitroff, M. Derno (2007): Methane production in cattle calculated by the nutrient composition of the diet. *Archives of Animal Nutrition*, 67, 10-19.
27. Huhtanen, P, M. Ramin, E. H. Cabezas-Garcia (2016): Effects of ruminal digesta retention time on methane emissions: a modelling approach.  
*J. Anim. Prod. Sci.*, 56, 501-506.

28. Johnson, K.A., D.E. Johnson (1995): Methane emissions from cattle. *J. Anim. Sci.*, 73, 2483-2492.
29. Jonker, A., K. Lowe, S. Kittelmann, P. H. Janssen, S. Ledgard, D. Pacheco (2016): Methane emissions changed nonlinearly with graded substitution of alfalfa silage with corn silage and corn grain in the diet of sheep and relation with rumen fermentation characteristics in vivo and in vitro. *J. Anim. Sci.*, 94, 3464-3475.
30. Kamke J, S. Kittelmann, P. Soni, Y. Li, M. Tavendale, S. Ganesh, P.H. Janssen, W. Shi , J. Froula, E.M. Rubin, G.T. Attwood GT (2016): Rumen metagenome and metatranscriptome analyses of low methane yield sheep reveals a *Sharpea* enriched microbiome characterised by lactic acid formation and utilisation. *Microbiome* 4:56; doi 10.1186/s40168-016-0201-2
31. Kittelmann, S., C.S. Pinares-Patiño, H. Seedorf, M. R. Kirk, S. Ganesh, J.C. McEwan, P.H. Janssen (2014): Two different bacterial community types are linked with the low-methane emission trait in sheep. *PLoS One* 9:e103171.
32. Lassen, J., P. Løvendahl (2016): Heritability estimates for enteric methane emissions from Holstein cattle measured using noninvasive methods. *J. Dairy Sci.*, 99, 1959-1967
33. Mehtiö, T., M. Rinne, L. Nyholm, P. Mäntysaari, A. Sairanen, E.A. Mäntysaari, T. Pitkänen, M.H. Lidauer (2016): Cow-specific diet digestibility predictions based on near-infrared reflectance spectroscopy scans of faecal samples. *J. Anim. Breed. Genet.*, 133,115-125.
34. Mullins, C.R., L.K. Mamedova, A.J. Carpenter, Y. Ying, M.S. Allen, I. Yoon, B.J. Bradford (2013): Analysis of rumen microbial populations in lactating dairy cattle fed diets varying in carbohydrate profiles and *Saccharomyces cerevisiae* fermentation product. *J. Dairy Sci.*, 96, 5872-5881.
35. Negussie, E., Y. de Haas, F. Dehareng, R.J. Dewhurst, J. Dijkstra, N. Glender, D.P. Morgavi, H. Soyeurt, S. van Gastelen, T. Yan, F. Biscarini (2017): Invited review: Large-scale indirect measurements for enteric methane emissions in dairy cattle: A review of proxies and their potential for use in management and breeding decisions. *J. Dairy Sci.*, 100, 2433-2453.
36. Oddy V. H., Donaldson A. J., Cameron M., Bond J., Dominik S., Robinson D. L. (2018): Variation in methane production over time and physiological state in sheep. *Animal Prod.Sci.*; <https://doi.org/10.1071/AN17447>
37. Ørskov, E.R., I. Ojwang, G.W. Reid (1988): A study on consistency of differences between cows in rumen outflow rate of fibrous particles and other substrates and consequences for digestibility and intake of roughages. *Anim. Prod.*, 47, 45-51.
38. Pickering, N.K., V.H. Oddy, J. Basarab, K. Cammack, B. Hayes, R.S. Hegarty, J. Lassen, J.C. McEwan, S. Miller, C.S. Pinares-Patiño, Y. de Haas (2015): Invited review: genetic possibilities to reduce enteric methane emissions from ruminants. *Animal* 9, 1431-1440.
39. Pinares-Patiño, C.S., M.J. Ulyatt, K.R. Lassey, T.N. Barry, C.W. Holmes (2003): Rumen function and digestion parameters associated with differences between sheep in methane emissions when fed chaffed Lucerne hay. *J. Agric. Sci.*, 140, 205-214.
40. Pinares-Patiño, C.S., S.M. Hickey SM, E.A.Young, K.G. Dodds, S. MacLean, G. Molano, E. Sandoval, H. Kjestrup, R. Harland, C. Hunt, N.K. Pickering, J.C. McEwan (2013): Heritability estimates of methane emissions from sheep. *Animal*. 7, 316-321.
41. Robinson, D.L., J.P. Goopy, R.S. Hegarty, P.E. Vercoe (2010): Repeatability, animal and sire variation in 1-hr methane emissions and relationship with rumen volatile fatty acid concentrations.

- Abstract no. 712, in: Proc. 9th World Congress in Genetics Applied to Livestock. Book of Abstracts. German Society of Animal Science, Leipzig, Germany. [www.kongressband.de/wcgalp2010/assets/pdf/0712.pdf](http://www.kongressband.de/wcgalp2010/assets/pdf/0712.pdf).
42. Robinson, D.L., J.P. Goopy, R.S. Hegarty, V.H. Oddy, A.N. Thompson, A.F. Toovey, C.A. Macleay, J.R. Briegal, R.T. Woodgate, A.J. Donaldson, P.E. Vercoe (2014): Genetic and environmental variation in methane emissions of sheep at pasture.  
*J. Anim Sci.*, 92, 4349-4363.
  43. Russell, J.B., D.B. Wilson (1996): Why are ruminal cellulolytic bacteria unable to digest cellulose at low pH? *J. Dairy Sci.*, 79, 1503-1509
  44. Shabat, S.K.B., G. Sasson, A. Doron-Faigenboim, T. Durman, S. Yaacoby, M.E. Berg Miller, B.A. White, N. Shterzer, I. Mizrahi (2016): Specific microbiome-dependent mechanisms underlie the energy harvest efficiency of ruminants.  
*ISME J.*, 10, 2958-2972.
  45. Shi, W., C.D. Moon, S.C. Leahy, D. Kang, J. Froula, S. Kittelmann, C. Fan, S. Deutsch, D. Gagic, H. Seedorf, W.J. Kelly, R. Atua, C. Sang, P. Soni, D. Li, C.S. Pinares-Patiño, J.C. McEwan, P.H. Janssen, F. Chen, A. Visel, Z. Wang, G.T. Attwood, E.M. Rubin (2014): Methane yield phenotypes linked to differential gene expression in the sheep rumen microbiome. *Genome Res.*, 24, 1517-1525.
  46. Smuts, M., H.H. Meissner, P.B. Cronjé (1994): Retention time of digesta in the rumen: its repeatability and relationship with wool production of Merino rams.  
*J. Anim Sci.*, 73, 206-210.
  47. Van Soest, P.J. (1994): *Nutritional Ecology of the Ruminant*. 2nd Edition, Cornell University Press, Ithaca, NY., ISBN 0-8014-2772-X, 476 pages.
  48. Wallace, R.J., R.J. Rooke, C.A. Duthie, J.J. Hyslo, D.R. Ross, N. McKain, S.M. de Souza, T.S. Snelling, A. Waterhouse, R. Roehe (2014): Archaeal abundance in post-mortem ruminal digesta may help predict methane emissions from beef cattle. *Sci. Reports* 4, 1-8. DOI:10.1038/srep05892.
  49. Weimer, P.J., D.M. Stevenson, H.C. Mantovani, S.L.C. Man (2010): Host specificity of the ruminal bacterial community of the dairy cow following near-total exchange of ruminal contents. *J. Dairy Sci.* 93, 5902-5912.
  50. Weimer, P.J. (2015): Redundancy, resilience, and host specificity of the ruminal microbiota: implications for engineering improved ruminal fermentations.  
*Front. Microbiol.*, 6:296. doi:10.3389/fmicb.2015.00296.
  51. Yan, T., C.S. Mayne, F.J. Gordon, M.G. Porter, R.E. Agnew, D.C. Patterson, C.P. Ferris, D.J. Kilpatrick (2010): Mitigation of enteric methane emissions through improving efficiency of energy utilization and productivity in lactating dairy cows.  
*J. Dairy Sci.*, 93, 2630-2638.
  52. Yáñez-Ruiz DR, Abecia L, Newbold CJ (2015): Manipulating rumen microbiome and fermentation through interventions during early life: a review.  
*Front. Microbiol.* 2015;6:1133. doi: 10.3389/fmicb.2015.01133.
  53. Zhu, Z., L. Kristensen, O. Højberg, M. Poulsen, J. Lassen, S.J. Noel, P. Løvendahl, P. (2014): Variation among dairy cows in rumen liquid fermentation characteristics. Proceedings, 10th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production. Vancouver, Canada. August 17-22.



## Anschrift des Autors

Prof. Dr. habil. Wilfried Brade,  
Tierärztliche Hochschule Hannover  
Email: [wilfried.brade@t-online.de](mailto:wilfried.brade@t-online.de)