



Berichte über Landwirtschaft

Zeitschrift für Agrarpolitik und Landwirtschaft

BAND 94 | Ausgabe 3

Dezember 2016

AGRARWISSENSCHAFT
FORSCHUNG
—
PRAXIS



Fettsäuren in der Milch, ihre Biosynthese und mögliche Verwendung als Biomarker

PROF. DR. WILFRIED BRADE (Hannover) und DR. KARIN NÜRNBERG (Dummerstorf)

1 Einleitung

Der (Gesamt-) Milchfettgehalt ist die am meisten variierende Komponente in der Milch von Wiederkäuern. Kuhmilch enthält in der Regel zwischen 22 und 70 g Fett je kg Milch – je nach Fütterung und Haltung, Laktationsstadium und genetischer Veranlagung des Tieres.

Als Fette (Lipide) 1 werden organische Stoffe bezeichnet, die durch Unlöslichkeit in Wasser (Hydrophobie) und durch Löslichkeit in unpolaren organischen (lipophilen) Lösungsmitteln gekennzeichnet sind.

Lipide umfassen eine Reihe von chemischen Stoffklassen (darunter die Fette im engeren Sinn – Glycerinester von Fettsäuren, Triacylglycerole, Phosphoglyceride, Sphingolipide und Wachse). Mehr als 95 % des Milchfettes sind Triacylglycerole, dazu kommen Phospholipide, Cholesterol, Diacylglycerole, Monoglyceride bzw. freie (d.h. ungebundene) FS (Tabelle 1).

Tabelle 1: Lipide in der Kuhmilch

Lipidklasse	Anteil (g / 100 g)
Triacylglycerole	95,8
Diacylglycerole	2,2
Phospholipide	1,1
Cholesterol	0,5
Freie Fettsäuren (FS)	0,3
Monoacylglycerole	0,1

Quelle: (20).

Die FS können ausschließlich C-C-Einfachbindungen enthalten (gesättigte FS) als auch eine oder mehrere C-C-Doppelbindungen (ungesättigte FS). Bei ungesättigten FS ist die freie Drehbarkeit um die Achse der C-C-Bindung nicht mehr gegeben. Es ergeben sich Stellungsisomere (cis-trans-Isomerie, s.: Tabelle A1 im Anhang). In pflanzlichen Fetten liegen die ungesättigten FS üblicherweise in der cis-Konfiguration vor. In Milchfetten sind regelmäßig zusätzlich trans-FS – aufgrund der vielfältigen Aktivitäten anaerober Mikrobenspecies im Pansen der Wiederkäuer – zu finden (29, 36).

Konjugierte Linolsäuren (CLA) sind geometrische und Positionsisomere der LA, die durch konjugierte Doppelbindungen in cis/cis-, trans/trans-, cis/trans- und trans/cis-Konfiguration charakterisiert werden. Inzwischen sind mindestens 28 in der Natur vorkommende CLA-Isomere bekannt (3, 16, 29, 30, 34).

Mikroorganismen im Pansen von Wiederkäuern sind in der Lage, verschiedene CLA-Isomere aus ungesättigten FA des Futters zu bilden. Während der mikrobiellen Biohydrierung entstehen CLA aus LA oder α -LA durch Isomerisierung, Hydrogenierung und Desaturierung (1, 16). Zusätzlich können CLA im Milchdrüsengewebe durch $\Delta 9$ -Desaturation (= Stearoyl-CoA Desaturase) der trans-Vaccensäure (C18:1(t11), kurz: t-VA) gebildet werden (1, 3, 35).

2 Ruminale Fermentation

2.1 Generelle Aspekte

Der größte Teil des von der Kuh aufgenommenen Futters wird bereits im Pansen fermentiert und weiter umgebildet. Dabei finden zahlreiche Stoffwechselvorgänge in anaerober Umgebung gleichzeitig statt. Es handelt sich um den anaeroben Abbau von Kohlenhydraten und Proteinen, um eine Lipolyse einschließlich Biohydrierung von Fetten sowie eine mikrobielle Synthese von Proteinen, Fetten und Vitaminen. Beteiligt ist eine (unbekannte) Vielzahl von Prokaryonten (Bakterien, Archaeen) sowie Eukaryonten (Einzellern [Protozoen] und Pilze. Durch die mikrobiellen Umsetzungen im Pansen wird die Zusammensetzung des vom Wirt aufgenommenen Futters grundlegend verändert (Abbildung 1).

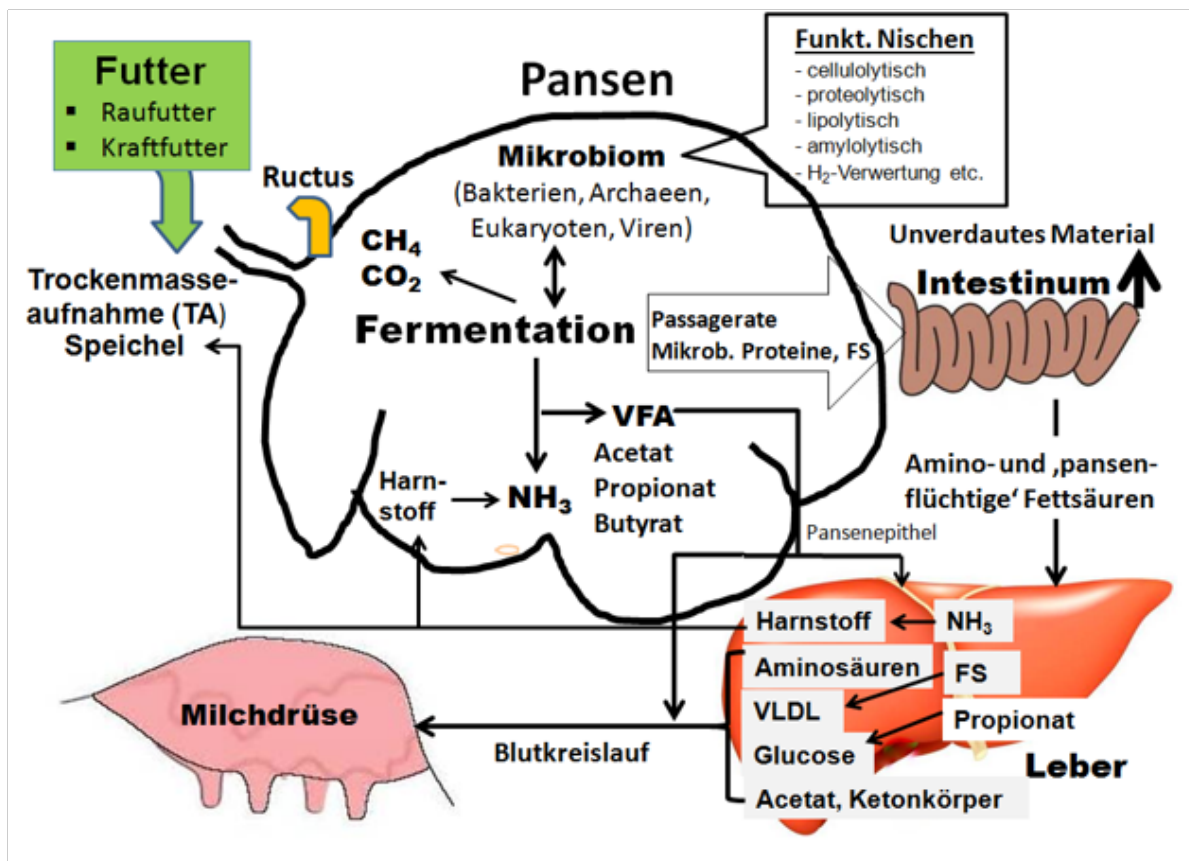


Abbildung 1: Vereinfachtes Schema zwischen Futteraufnahme, ruminalem Stoffwechsel und Milchbildung bei der Kuh.

Quelle: Eigene Darstellung.

Anmerkungen: Durch das ruminale Mikrobiom stehen dem Wirt (Wiederkäuer) zusätzliche funktionelle Nischen für den Abbau der Futtermittel zur Verfügung. So besitzen verschiedene Mikrobenspecies auch solche Enzyme, die für den Faserabbau erforderlich sind. Die Fermentation im Pansen führt zur Bildung von flüchtigen Fettsäuren (VFA), Methan (CH_4), Kohlendioxid (CO_2), Ammoniak (NH_3) und mikrobielle Proteine. Während CH_4 und CO_2 durch Aufstoßen (Ructus) direkt vom Wirt freigesetzt werden, werden VFA und NH_3 durch das Pansenepithelgewebe absorbiert und zur Leber transportiert. Die "pansenflüchtige" Fettsäuren werden (später) über den Dünndarm aufgenommen. Mittels der in den Zellen der Darmschleimhaut entstehenden Chylomikronen werden diese FS von hier aus über das Blut (und Lymphe) zur Leber transportiert. Zusätzlich wird beispielsweise Propionat in Glucose umgewandelt und gemeinsam mit Aminosäuren bzw. VLDL (very low density lipoprotein) über die Blutbahn weiter

zum Eutergewebe transportiert. VLDL sind Lipoproteine, die dem Transport von Triglyceriden, Cholesterin und Phospholipiden von der Leber zu den Geweben (einschl. Euter) dienen. In den Leberzellen (Hepatozyten) wird auch NH₃ zu Harnstoff umwandelt und von dort teilweise zurückgeführt. Harnstoff kann über den Speichel sowie über Blut und Pansenepithel in das Panseninnere abgegeben werden und steht so wiederum der mikrobiellen Proteinsynthese zur Verfügung.

Durch das ruminale Mikrobiom stehen dem Wirt (Wiederkäuer) zusätzliche funktionelle Nischen für den Abbau der Futtermittel zur Verfügung. So besitzen spezielle Mikrobenspecies auch solche Enzyme, die für den Faserabbau erforderlich sind. Die Fermentation im Pansen führt zur Bildung von flüchtigen Fettsäuren (VFA), CH₄, Kohlenstoffdioxid (CO₂), Ammoniak (NH₃) und Mikrobenproteinen. Während CH₄ und CO₂ durch Aufstoßen (Ructus) direkt vom Wirt freigesetzt werden, werden VFA und NH₃ durch das Pansenepithelgewebe absorbiert und zur Leber transportiert.

"Pansenflüchtige" Fettsäuren werden (später) über den Dünndarm aufgenommen. Mittels der in den Zellen der Darmschleimhaut entstehenden Chylomikronen werden diese FS von hier aus über das Blut (und die Lymphe) zur Leber transportiert. Zusätzlich wird beispielsweise Propionat in Glucose umgewandelt und gemeinsam mit Aminosäuren und Lipoproteinen über die Blutbahn weiter zum Eutergewebe transportiert. In den Leberzellen (Hepatozyten) wird NH₃ zu Harnstoff umwandelt und von dort teilweise zurückgeführt. Harnstoff kann über den Speichel sowie über Blut und Pansenepithel in das Panseninnere abgegeben werden und steht so wiederum der mikrobiellen Proteinsynthese zur Verfügung.

Kann eine Mikrobenart ihre Stoffwechselprodukte nicht selbst weiterverwerten, finden diese für den Stoffwechsel bzw. das Wachstum anderer Mikrobenspecies weitere Verwendung (Abbildung 2).

Oftmals liefern diese Species dafür – in symbiontischer Gegenleistung – den "Substratlieferanten" spezifische Wachstumsfaktoren, wie z. B. Vitamine, die sie selbst nicht zu produzieren vermögen, zurück. Wahrscheinlich haben nur wenige, sehr spezialisierte Bakterien im Pansen keinen Einfluss auf den Stoffwechsel anderer ruminaler Species. Das Pansenepithel des Wirtes stellt dabei eine entscheidende Barriere zum Wirtstier dar. Diese Barrierefunktion verhindert beispielsweise ein Übersäuern des Blutes des Wirtes.

Für die im Pansen stattfindenden umfangreichen Resorptionsvorgänge gibt es verschiedene zelluläre Transportproteine. So werden die bei der Gärung entstehenden kurzkettigen Fettsäuren (vorrangig) passiv (d.h., dem Konzentrationsgradienten folgend) aufgenommen. Interessanterweise werden diese zu einem großen Teil bereits in den Pansenepithelzellen chemisch weiter umgebaut (Butyrat in Ketonkörper, Propionat in Laktat), ehe sie an das Blut abgegeben werden (Abbildung 2).

2.2 Ruminaler Fettstoffwechsel

Bei Wiederkäuern durchlaufen die Nahrungsfette zwei wichtige Prozesse: Die veresterten Fettsäuren werden durch das ruminale Mikrobiom mittels fettspaltender Enzyme (Lipasen) zu VFA und Glycerol hydrolysiert (16, 21, 22). Die Lipasen für die Hydrolyse stammen einerseits von den Bakterien bzw. auch Protozoen; wohl aber auch aus Futterpartikeln. Zusätzlich werden die freien ungesättigten Fettsäuren, die für viele Pansenmikroben giftig sind, biohydriert.

Die FS-Zusammensetzung des Panseninhalts unterscheidet sich wesentlich von der der Futtermittel (Tabelle 2). Während in der Pansenflüssigkeit die Gehalte der PUFA niedrig sind, zeichnen sich demgegenüber die Futtermittel durch vergleichsweise hohe Konzentrationen dieser FS aus (5, 18). Gleichzeitig verhalten sich solche gesättigten FS wie die Stearinsäure (C18:0) bzw. z.T. die Palmitinsäure (C16:0) entgegengesetzt (Tab. 2).

**Tabelle 2: Fettsäurezusammensetzung von Futter- und Pansenlipiden
(% -Anteil an Gesamtfettsäuren) ***

Fettsäure (Name)	Futterlipide nur veresterte FS	Pansenlipide	
		freie FS	veresterte FS
C14:0 (Myristinsäure)	4,41	0,97	4,24
C16:0 (Palmitinsäure)	21,5	23,0	26,5
C16:1(Palmitoleinsäure)	1,74	2,76	Spuren
C18:0 (Stearinsäure)	5,01	48,1	23,9
C18:1 (Ölsäure)	5,98	13,1	14,9
C18:2 (Linolsäure)	14,3	5,67	6,40
C18:3 (Linolensäure)	38,5		0,97
andere	8,66	6,62	23,1

***Quelle:** Harfoot und Hazlewood, 1997 (zit. in (18).

Wie bereits erwähnt, unterliegen die ungesättigten FS einer ruminalen Biohydrierung.

In den Abbildungen 2 und 3 sind die schrittweise Hydrierung beispielsweise von Linolen- bzw. Linolsäure zur Stearinsäure im Pansen dargestellt.

Natürlicherweise kommen verschiedene ungesättigten C18-FS vor allem in Ölsaaten und Grünfutter (Frischgras) vor (Tabelle 3).

Tabelle 3: Ausgewählte ungesättigte C18-FS-Muster (% der Gesamtfettsäuren) in Futtermitteln *

Fettsäure	Lein	Sonnenblumen	Raps	Sojabohnen	Grünfutter
C18:1 (Ölsäure)	20-30	16-35	11-24	18-28	2-8
C18:2 (Linolsäure)	15-25	54-71	12-23	46-57	13-23
C18:3 (α-Linolensäure)	30-50	Spuren	7-10	5-10	46-68

***Quelle:** (16).

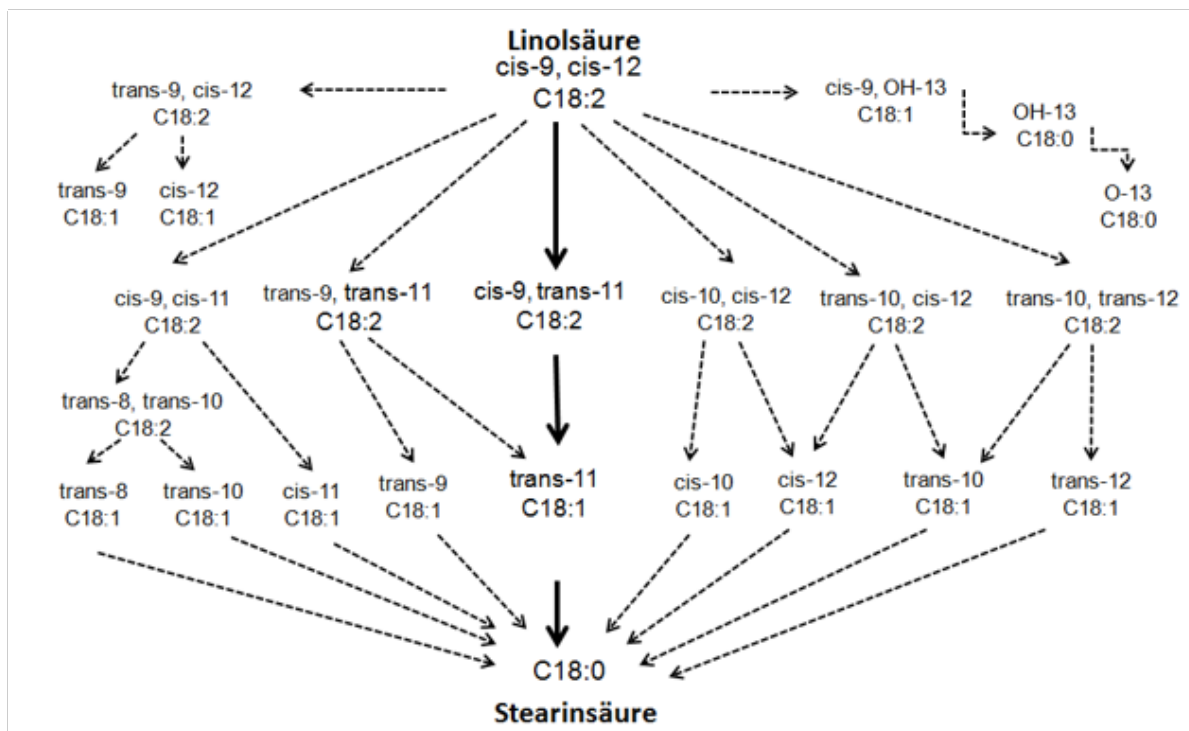


Abbildung 2: Verschiedene Pfade des ruminalen Stoffwechsels (mit Isomerisierung) von Linolsäure zu Stearinsäure.

Quelle: Eigene Grafik, erstellt nach Angaben von (34).

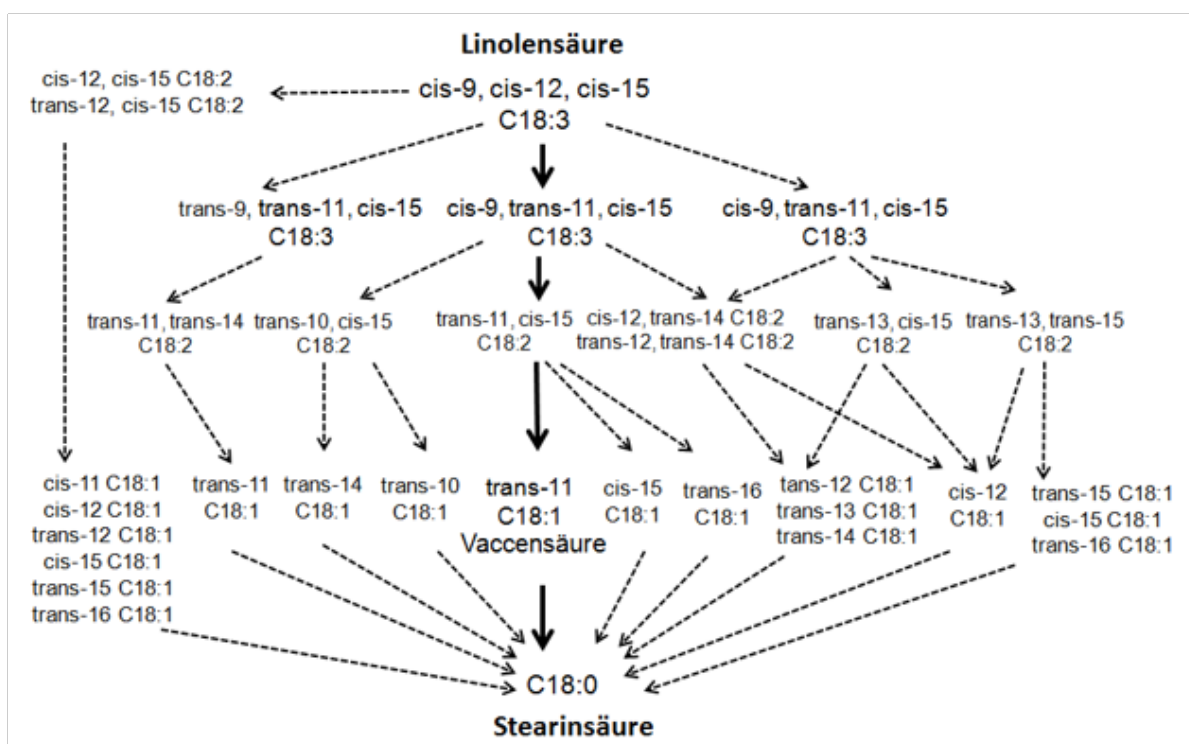


Abbildung 3: Verschiedene Pfade des ruminalen Stoffwechsels (mit Isomerisierung) von Linolensäure zu Stearinsäure.

Quelle: Eigene Grafik, erstellt nach Angaben von (34).

Die ruminale Biohydrierung der ungesättigten FS im Pansen ist jedoch nicht vollständig, sondern oft nur eine "Teil"-Hydrierung (16, 21, 22, 34, 35).

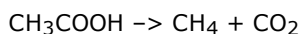
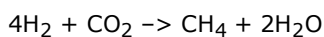
Im anaeroben wasserstoffreichen Pansenmilieu entstehen aus den PUFA nicht nur SFA sondern auch MUFA; auch MUFA werden nicht vollständig zu SFA hydriert.

Der je nach Futterquelle und den vorhandenen ruminalen Mikrobenspecies mehr oder weniger mit "pansenflüchtigen" FS angereicherte Panseninhalt wird während der Labmagenpassage und im Dünndarm weiter verdaut (Abbildung 2).

Nachzutragen bleibt, dass im Pansen nicht nur ein Fettsäureabbau stattfindet, sondern auch eine mikrobielle de-novo-Synthese von Fettsäuren stattfindet.

2.3 Vergesellschaftung der Mikroben im Pansen

Aus reaktionskinetischen Gründen sind die ruminalen Bakterien bzw. Protozoen mit methanogenen Archaeen eng vergesellschaftet. Im Pansen fungieren die Methanogene als Endkonsumenten der anaeroben Nahrungskette. Zahlreiche Methanogene betreiben die Methanogenese mit Kohlenstoffdioxid (CO₂) als Substrat, bei der Wasserstoff (H₂) als primäres Reduktionsmittel verwendet wird – die sogenannten hydrogenotrophen Archaeen. Während zwischenzeitlich viele methanogene Archaea bekannt sind, die H₂ und CO₂ umsetzen können, ist die Zahl der (bekannten) Arten, die Essigsäure zu Methan umzuwandeln vermögen, offensichtlich geringer:



Obwohl die methanogenen Archaeen nur einen kleinen Teil der mikrobiellen Biomasse im Pansen ausmachen, spielen sie somit eine enorm wichtige Rolle in der gesamten Pansenphysiologie. Ihre Fähigkeit, H₂ direkt zu verwerten, reduziert die inhibitorische Wirkung von H₂ auf die gesamte mikrobielle Fermentation im Pansen. Die Stoffwechselprodukte der verschiedenen Bakterien- bzw. Protozoen-Species stehen deshalb zusätzlich auch in regelmäßiger Beziehung zu den Aktivitäten methanogener Species (Archaeen).

3 Biosynthese von Milchfett

Im Milchfett von Wiederkäuern sind schätzungsweise über 400 verschiedene Fettsäuren zu finden; der Großteil der Fettsäuren hat Kettenlängen zwischen 4 und 20 C-Atomen (1, 26, 35).

Das Wiederkäuer-Milchfett ist im Vergleich zum Milchfett von Monogastriden einzigartig, da es hohe Anteile an kurz- bis mittelkettigen Fettsäuren (C4 bis C14) enthält.

Bei Wiederkäuern entstammt das Milchfett aus zwei Quellen (1):

- einer de-novo-Synthese in der Milchdrüse durch Aufnahme von Acetat und β-Hydroxybutyrat (β-HBA) als Kohlenstoffquelle für die Milchfettsynthese (Abb. 4). Dieses Synthesesystem produziert vorzugsweise geradzahlige FS mit 4 bis 16 C-Atomen.
- die anderen FS, etwa die Hälfte der Palmitinsäure (C16:0) und alle, die 18 C-Atome oder mehr umfassen, werden gewissermaßen "vorgeformt" aus dem Blut entnommen (Abb. 4).

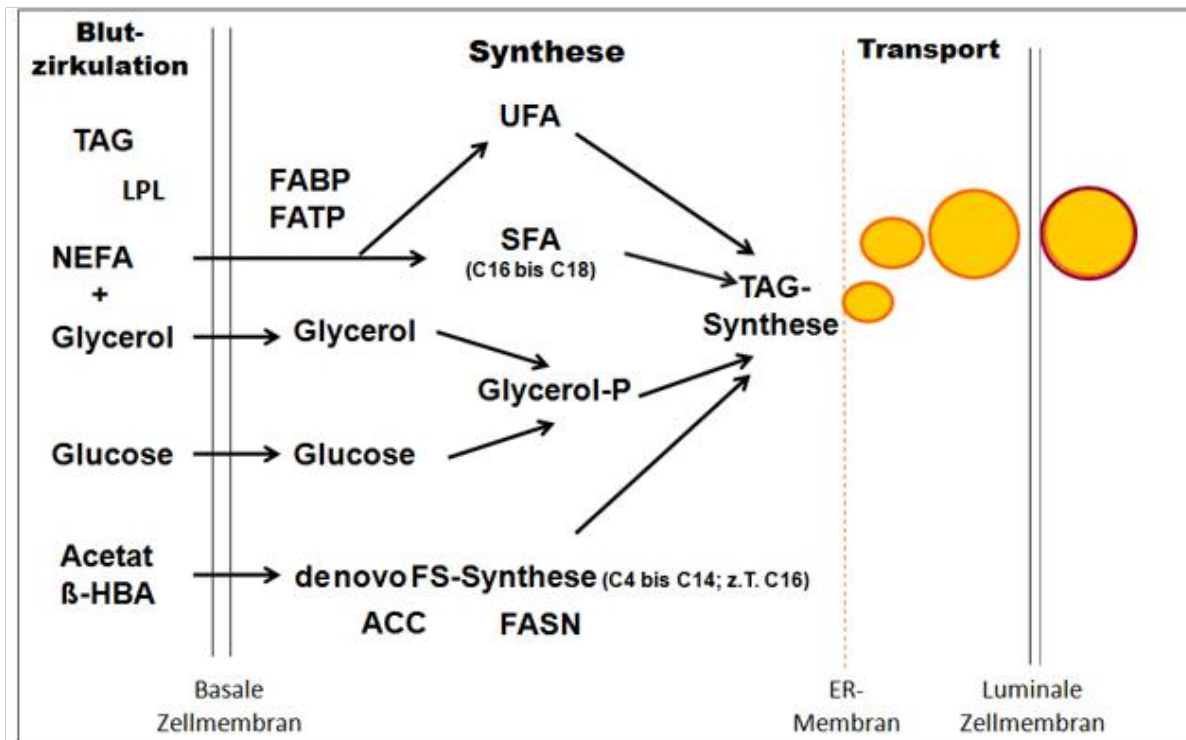


Abbildung 4: Vereinfachtes Schema der Milchfettsynthese in den Drüsenepithelzellen des Euters mit Substrataufnahme, de-novo-Fettsäuresynthese, Triglyceridsynthese und Milchfettsekretion. Das Enzym $\Delta 9$ -Desaturase ermöglicht das Einfügen von Doppelbindungen sowohl in gesättigte als auch ungesättigten FS.

Quelle: Eigene Grafik (erstellt in Anlehnung an (1).

Anmerkungen: ACC = Acetyl-CoA-carboxylase, β -HBA = β -Hydroxybutyrat, ER = Endoplasmatisches Reticulum, FATP = FS-bindendes Protein; FASN = FS-Synthase (Multienzymkomplex), FATP = FS-Transportprotein, Glycerol-P = Glycerol-Phosphat, LPL = Lipoproteinlipase [Katalysator bei der Hydrolyse von Triglyceride]; MF = Milchfettkügelchen mit Hüllmembran, NEFA = nicht veresterte FS; SFA = gesättigte FS, TAG = Triacylglycerol; UFA = ungesättigte FS.

3.1 De-novo-Synthese

Im Gegensatz zu monogastrischen Tieren, die vorzugsweise Glucose verwenden, nutzen Wiederkäuer primär Acetat und β -HBA als Kohlenstoffquelle für die Milchfettsynthese. Das Acetat resultiert aus der Kohlenhydratfermentation im Pansen (Abb. 2). Die Pansenbakterien produzieren im Rahmen der ruminalen Fermentation auch Butyrat, das überwiegend in β -HBA umgewandelt wird. Acetat und β -HBA werden aus dem Blut extrahiert (Abb. 4). In den Milchdrüsenzelle werden sowohl Acetat als auch β -HBA durch (Derivate des) Coenzym A (CoA) aktiviert (1). Beispielsweise katalysiert Acetyl-CoA-Carboxylase-1 (ACC1) die Bildung von Malonyl-CoA aus Acetyl-CoA, der erste Schritt der Fettsäuresynthese (Abb. 4).

Acetat und β -HBA tragen zwar in gleicher Weise zur Bildung von Buttersäure (C4:0) bei; jedoch nur Acetat ist die Quelle aller anderen de novo-synthetisierten Fettsäuren (1, 34).

Da die gesättigten FS C4:0 bis einschließlich C16:0 einen ähnlichen Syntheseweg in der Milchdrüse durchlaufen, sollte es auch nicht verwundern, dass ihre Konzentrationen untereinander eng positiv korreliert sind (24, 25). Gleichzeitig sind rassenbedingte Unterschiede (z.B. ein höherer Anteil de-novo-synthetisierter FS in der Milch von Jersey- gegenüber von Holstein-Kühen) wiederholt beschrieben (26).

3.2 "Vorgeformte" Fettsäuren

Die im Blut "vorgeformten" langkettigen Fettsäuren bilden eine zweite Quelle für die Milchfettsynthese in der Milchdrüse (1, 2). Wie in Abbildung 2 gezeigt, transportieren VLDL die Triglyceride zur Milchdrüse. Hier wird das Enzym Lipoprotein-Lipase (LPL) wirksam (Abb. 4). Es spaltet die VLDL-Triglyceride in Glycerin und freie Fettsäuren (hier: NEFA), die dann von den Milchdrüsenepithelzellen aufgenommen werden.

An dieser Stelle ist anzumerken, dass die im Blutplasma vorhandenen NEFA auch aus der Mobilisierung des Körperfettes (aktiviert von einer hormonsensitiven Lipase im Körperfett bei Energiemangel) resultieren können (26).

Die Aufnahme von NEFAs aus dem Blutplasma im Eutergewebe ist proportional zur Plasmakonzentration. Die Plasmakonzentration wiederum variiert je nach Energiezustand. Folglich variiert der Anteil der NEFAs aus dem Blutplasma, der zur Milchfettsynthese genutzt wird, in Abhängigkeit vom physiologischen Zustand und der Energiebilanz der Milchkühe (1). So ist beispielsweise der Beitrag der "vorgeformten" FS in der Frühlaktation (= Kühe in negativer Energiebilanz und damit hoher Körperfettmobilisierung), gleichzeitig auch mit einem höheren Anteil "vorgeformter" Fettsäuren im Rahmen der Milchfettsynthese verbunden.

3.3 Triacylglycerol-Synthese

Milchfett besteht hauptsächlich aus Triacylglyceriden (Tabelle 1).

Die Milchdrüse besitzt ein zusätzliches "Werkzeug" in Form des Enzyms $\Delta 9$ -Desaturase, mit dessen Hilfe das FS-Muster und damit gleichzeitig indirekt auch die Fließfähigkeit des Milchfettes reguliert wird (1, 6, 26). Ein wichtiger "Konvertierungseffekt" der $\Delta 9$ -Desaturase-Enzymaktivität ist die Desaturierung von Stearinsäure (C18:0) zu Ölsäure (C18:1). Schätzungen zeigen, dass ca. 60 % der Ölsäure in der Milch aus Stearinsäure mittels $\Delta 9$ -Desaturase im Eutergewebe erzeugt wird (1, 34). Auch bei der Herstellung beispielsweise von cis-9, trans-11 C18:2 (CLA) ist wiederum $\Delta 9$ -Desaturase beteiligt.

Sobald die Triacylglyceride ausgebildet sind, verschmelzen sie zu Lipidtröpfchen, die sich durch die Epithelzellen in Richtung der Lumenseite bewegen (Abbildung 4).

4 Auswirkungen der ruminalen Biohydrierung auf das FS-Profil

Obwohl die meisten der im Futter vorhandenen (langkettigen) ungesättigten FS (engl. UFA) fast vollständig im Pansen umgebaut werden, sind im Pansenabfluss regelmäßig kleinere Mengen von Zwischenprodukten der Biohydrierung zu finden (1). Diese werden ebenfalls über den Dünndarm aufgenommen und sind schließlich ebenfalls im Milchfett (in geringer Konzentration) nachzuweisen.

Aktuelle Studien mit markierten Substraten zeigen, dass die ruminale Biohydrierung (RBH) sehr komplex ist (34), so dass Spuren beispielsweise vieler trans-18:1 und CLA-Isomeren im "Pansenabfluss" bzw. im Milchfett regelmäßig zu finden sind (6).

Dazu kommt, dass durch die Aktivitäten vor allem der Bakterien im Pansen weitere spezifische (speziell: ungeradzahlige bzw. verzweigte) FS in der Milch zu finden sind (Abbildung 5).

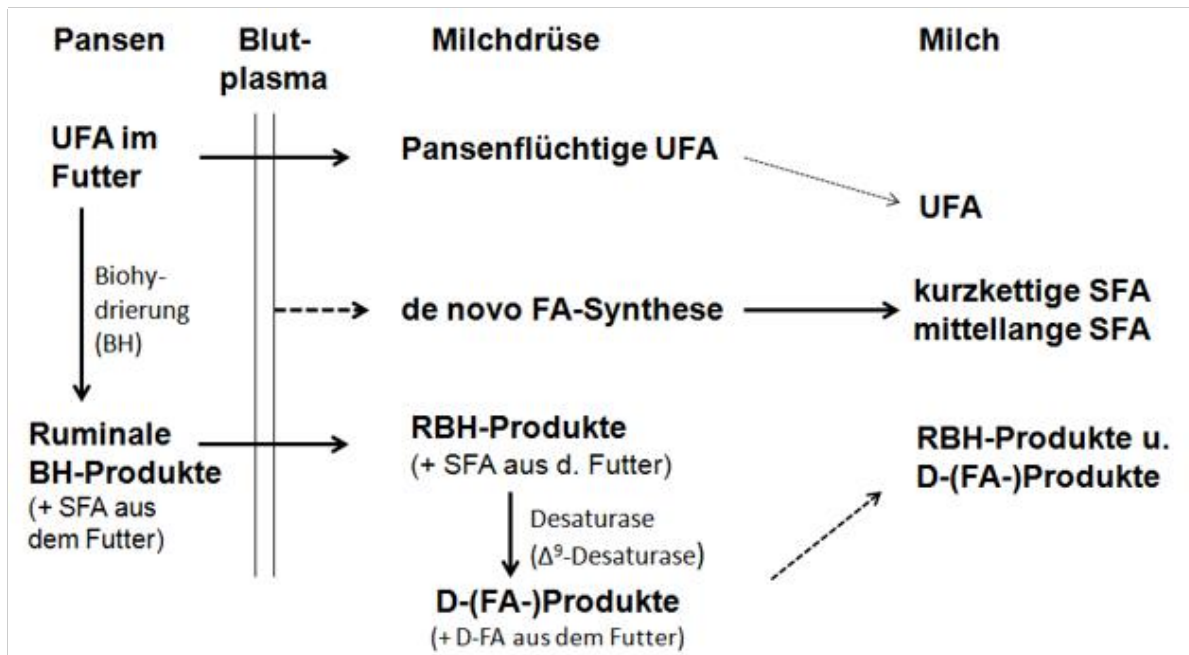


Abbildung 5: Vereinfachte schematische Beziehungen zwischen der Fütterung der Milchkuh und ausgewählten Milchbestandteilen unter besonderer Berücksichtigung der ruminalen Biohydrierung (RBH) mit weiterer Desaturierung in der Milchdrüse.

Quelle: Eigene Darstellung in Anlehnung an (6).

Anmerkungen: FA = Fettsäure (FS), UFA = ungesättigte (unsaturated) FS, SFA = gesättigte (saturated) FA, RBH = ruminale Produkte aus der Biohydrierung, D-(FA-)Produkte = (FA-)Produkte nach weiterer Desaturierung.

Die verabreichten Futtermittel, deren Struktur und Zusammensetzung, die Fütterungshäufigkeit und die ruminale Biohydrierung (RBH) - in Kombination mit der weiteren Milchfettsynthese im Euter - modifizieren systematisch das FS-Profil der Milch (Abbildung 5).

So ist eine Beeinflussung des FS-Musters der Milch bekanntermaßen relativ einfach über die Fütterung der Wiederkäuer zu erreichen.

Gut bekannt ist, dass in der Sommermilch (bei Weidegang) der UFA-Gehalt im Vergleich zur Wintermilch mit Silagefütterung generell höher ist. (10) haben die Effekte von Grünlandfutter und verschiedenen Fettsupplementierungen auf das FS-Muster der Milch umfassend analysiert.

Ein weiterer Hauptfaktor bezüglich der RBH-Variation im Pansen ist der Anteil des Konzentratfutters in der Diät. Diäten mit sehr hohen Konzentratanteilen reduzieren die RBH. Dies ist leicht aufgrund des damit häufig verbundenen niedrigen pH-Wertes in der Pansenflüssigkeit und deren negative Folgen auf das ruminale Mikrobiom zu erklären. Die meisten FS, die in das Duodenum gelangen, sind unverestert. Sie werden dort von den Enterozyten resorbiert, entsättigt und verestert und zu den anderen Organen (z.B. Leber) als Chylomikronen weiter transportiert. In der Leber erfolgt ihr Umbau zu Lipoproteinen sehr geringer Dichte (VLDL) und deren Weitertransport in die extrahepatischen Gewebe (Abbildung 1).

Eine fettreiche Fütterung erhöht generell den aus dem Futter stammenden FS-Anteil der Milch auf Kosten der de-novo-synthetisierten FS einschließlich der aus dem Körperfett mobilisierten FS (2, 6, 16). Dadurch wird einerseits die mit der Körperfettmobilisierung in direkter Verbindung stehende Ketonkörperbildung vermindert und andererseits Glucose, die für die de-novo-Fettsäuresynthese benötigt wird, eingespart. Die Menge an intermediär verfügbarer Glucose bestimmt wiederum maßgeblich die Milchmengenleistung der Kuh. Fettreiche Fütterung kann demnach auch die Milchmenge erhöhen (1, 6).

Im (gesunden) Pansen ist ein sehr komplexes Mikrobiom vorhanden, dass in wechselseitiger Abhängigkeit zur Fütterung, aber interessanterweise auch zum Wirt steht.

In Prokaryonten findet man neben FS mit geradzahlgiger Kettenlänge speziell auch solche mit ungerader C-Anzahl sowie auch FS mit terminalen Methylverzweigungen (iso-Fettsäuren: Methyl am C-Atom 2, vom Kettenende gezählt, anteiso-Fettsäuren: Methyl am C-Atom 3, vom Kettenende gezählt) (14, 19).

Sobald die ruminalen Mikroben in den Labmagen bzw. Dünndarm gelangen, werden sie wiederum bis zur Stufe der

Amino- und Fettsäuren abgebaut. Letztere können dann als arttypische FS auch in der Milch nachgewiesen werden. So werden in Bakterien vor allem lineare oder methylverzweigte, gesättigte und einfach ungesättigte FS gefunden. Hydroxy- oder Cyclopropyl-substituierte Carbonsäuren treten ebenfalls häufig auf (14, 30). Arttypisch vorkommende FS werden deshalb auch zunehmend als Biomarker im Rahmen der Chemotaxonomie verwendet werden (30).

Beispiele für diesbezüglich als Biomarker genutzte FS sind (14, 29, 30, 40):

- Pentadecanonsäure (C15:0) → ausgewählte Bakterien
- a) iso-verzweigte FS (z. B. iso C17:0) → gram-positive Bakterien
- b) Palmitoleinsäure → gram-negative Bakterien
- Dihomogammalinolensäure und Arachidonsäure → Protozoen.

Zu erwähnen bleibt, dass die FS in den Lipiden von Archaeen nicht über eine Esterbindung, sondern über eine Etherbindung verbunden sind (29, 30).

Ungeradzahlige und verzweigtkettige FS in der Milch

Ungeradzahlige und verzweigtkettige Fettsäuren (OBCFA) kommen nur in Spuren in Pflanzen vor. Sie sind jedoch regelmäßig in der Milch (oder im Fettgewebe) von Rindern zu finden (Tabelle 4).

Tabelle 4: Einige ausgewählte ungeradzahlige und verzweigtkettige FS in der Milch (in Massen-%) *

FS	Mittelwert	Minimum	Maximum
iso C13:0	0,040	0,011	0,144
iso C14:0	0,089	0,038	0,179
iso C15:0	0,224	0,124	0,510
iso C16:0	0,272	0,115	0,370
iso C17:0	0,209	0,124	0,910
anteiso C13:0	0,083	0,025	0,135
anteiso C15:0	0,462	0,290	0,760
anteiso C17:0	0,501	0,150	0,790
C15:0	1,104	0,790	1,640
C17:0	0,557	0,405	0,790
cis-9 C17:1	0,207	0,005	0,482

***Quelle:** (40).

OBCFA im MilCHFett resultieren weitgehend aus den Aktivitäten der ruminalen Bakterien.

An der de-novo-Synthese von FS der ruminalen Bakterien können zwei verschiedene Fettsäuresynthetasen beteiligt sein: eine geradkettige oder eine verzweigtkettige FS-Synthetase. Daher kann das OBCFA-Profil in der Milch als eine Reflexion der relativen Häufigkeit spezifischer Bakterienpopulationen im Pansen bewertet werden (12, 19, 40).

Tabelle 5a: Fermentationsendprodukte und OBCFA-Profile einiger ausgewählter ruminaler Bakterien (Tabelle separat)

Species*	Fermentations- produkt**	Fettsäure (in g/100gFS)					
		anteiso C13:0	anteiso C15:0	anteiso C17:0	iso 13:0	iso 15:0	iso 17:0
R.albusa	A	-	9,4	1,3	-	-	0,7
B. Fibrisolvensa	A,B,F	6,4	16,2	8,6	6,8	10,4	5,7
R. Flavefaciens	A,S	-	2,3	2,9	-	35,7	5,2
Prevotellab,c	A,S	1,2	36,7	4,2	3,0	14,7	2,3
L. multiparusb,c	A,L,F	-	4,0	2,6	-	1,1	1,1
S. dextrinosolvensc	A,S	0,8	3,6	1,0	-	0,1	-
F. succinogenies	A,S	3,9	7,7	1,2	-	0,1	0,2
S bovisb	L	-	0,9	-	-	-	-
S. ruminatiumb	A,P,L	-	0,1	-	-	0,2	-

Tabelle 5b: Fermentationsendprodukte und OBCFA-Profile einiger ausgewählter ruminaler Bakterien (Tabelle separat)

Species*	Fermentations- produkt**	Fettsäure (in g/100gFS)					
		iso C14:0	iso C16:0	C13:0	C15:0	C17:0	C17:1
R.albusa	A	20,6	11,0	-	10,3	1,4	-
B. Fibrisolvensa	A,B,F	10,8	11,1	2,9	7,8	4,3	3,5
R. Flavefaciens	A,S	2,5	7,3	0,1	3,2	0,5	-
Prevotellab,c	A,S	3,3	3,0	1,2	12,1	2,1	-
L. multiparusb,c	A,L,F	1,2	1,8	0,3	2,9	0,8	0,1
S. dextrinosolvensc	A,S	0,6	1,5	0,5	4,0	0,7	-
F. succinogenies	A,S	3,6	3,4	9,0	30,2	2,1	-
S bovisb	L	0,4	0,2	0,6	1,7	1,2	0,2
S. ruminatiumb	A,P,L	0,3	0,1	1,3	6,0	2,9	2,6

***)Quelle:** (12).

Anmerkungen: *Bedeutung: a = Bakterien fermentieren Cellulose und Hemiselulose; b = Bakterien fermentieren Stärke; c = Bakterien fermentieren Zucker und Pektin; ** Bedeutung: A = Acetat, S = Succinat, B = Butyrat, F = Format, P = Propionat, L = Laktat.

Allerdings ist nicht auszuschließen, dass auch in der Milchdrüse begrenzt spezifische ungerade FS (z.B. C17:0) synthetisiert werden. Dafür spricht die höhere Sekretion derartiger FS mit der Milch gegenüber dem FS-Profil im "Duodenumdurchfluss" der Milchkühe (Abbildung 6). Auch dürfte wiederum die $\Delta 9$ -Desaturase-Aktivität in der Milchdrüse für die Umwandlung von C17:0 zu cis-9 C17:1 verantwortlich zu sein (12, 19, 26, 40).

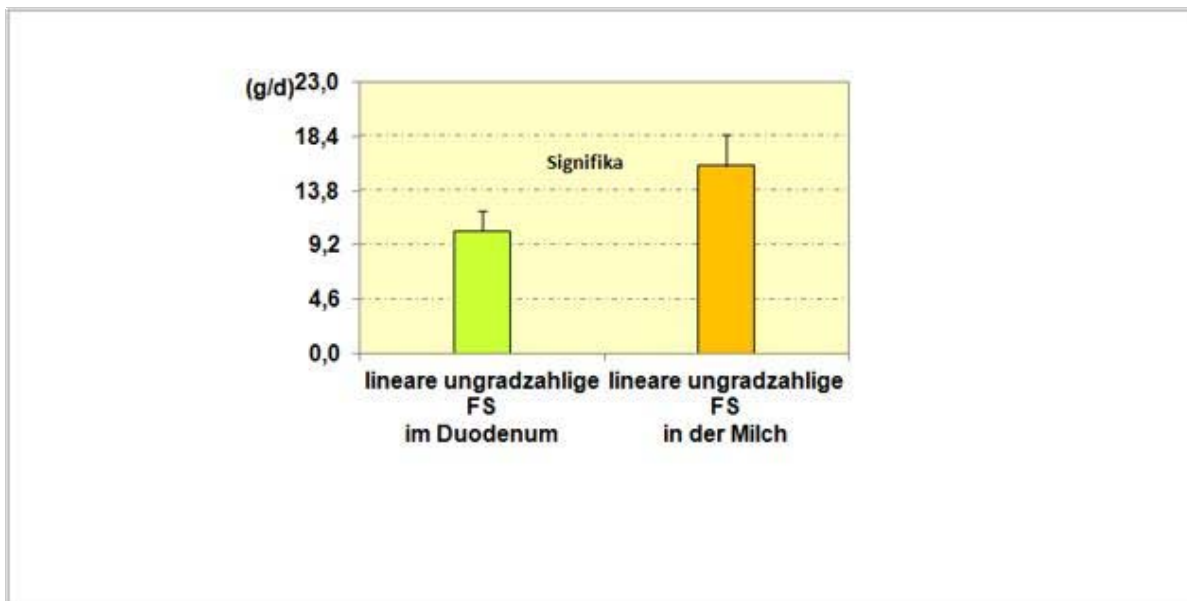


Abbildung 6: Ungeradzahlige FS im Duodenumdurchfluss und tägliche FS-Sekretion mit der Milch (in g/d).

Quelle: Eigene Darstellung (40).

Ein zunehmendes Interesse an diesen (seltenen) FS seitens der Tiermediziner resultiert daraus, dass das OBCFA-Profil in der Milch als ein mögliches (zukünftiges) Diagnose-Tool zur Bewertung der Pansenfunktion angesehen wird (12, 26).

5 Erfassung des praktizierten Fütterungssystems

Neuere Studien zielen darauf ab, anhand von Milchinhaltsstoffen die praktizierte Fütterung oder auch die Region der Milcherzeugung sicher zu authentifizieren (7, 11).

Pflanzliche Biomarker (z.B. sekundäre Pflanzenstoffe wie Terpene und phenolische Verbindungen) haben – da ihr Vorkommen in verschiedenen Pflanzenarten sehr unterschiedlich ist – bereits zunehmende Bedeutung für die Bewertung der botanischen Zusammensetzung von (spezifischen) Weideflächen bzw. Standorten. Die zu den Terpenen zählenden Carotinoide erweisen sich jedoch als wenig geeignet, die verabreichte Milchkuh-Diät – vor allem bei geringen Anteilen an frischen Gräsern oder stark unterschiedlichen Anteilen konservierter Futtermitteln in der Milchkuhfütterung (z.B. gleichzeitige Verabreichung verschiedener Silagen, Heuzufütterung) – zuverlässig zu bewerten (37). Das Vorkommen von Carotinoiden ist relativ unzuverlässig, wenn es darum geht, eine sichere Authentifizierung von Bergmilchprodukten zu ermöglichen (11).

Erinnert werden darf an dieser Stelle, dass das Vorhandensein verschiedener stabiler Isotope in der Milch (oder in -produkten) erfolgreich genutzt werden kann, die geographische Region, in der die Milcherzeugung stattfand, zu authentifizieren. Allerdings erscheinen stabile Isotope in der Milch als wenig effizient bei der Erfassung des zugehörigen Fütterungssystems (11).

(7) haben kürzlich das FS-Profil in Milchtankproben zahlreicher europäischer Länder mit dem Ziel untersucht, das zugehörige Fütterungssystem zu erfassen. Einige wichtige Ergebnisse ihrer Arbeit sind nachfolgend zusammengestellt (Tabelle 6).

Tabelle 6: Genauigkeit von Vorhersagemodellen zum praktizierten Fütterungssystem basierend auf der FS-Zusammensetzung von Milch*

Produktionssystem	Genauigkeit (r^2)
Frischgras	0,81
Maissilage	0,66
Heu	0,75
Grassilage	0,62
Zufütterung von Konzentraten (Anteil)	0,51

*Quelle: (7).

Der Anteil frischer Gräser in der Milchkuhdiät kann hinreichend zuverlässig durch das FS-Profil in der Milch bewertet werden ($r^2 = 0,81$). Erwartungsgemäß verringert sich mit zunehmenden Anteil frischer Gräser im Futter auch die C16:0-Konzentration (7).

Das Modell für die Erfassung des Maissilageanteils in der Ration hatte eine schlechtere Präzision ($r^2 = 0,66$) als das "Frischgräsermodell" (Tab. 6). Die geringste Präzision ist für die Erfassung des Anteils von Konzentraten in der Ration mittels des FS-Profils in der Milch zu nennen (Tab. 6). Die FS, die vergleichsweise viel zur Erfassung der zugehörigen Variabilität beitragen sind iso C14:0 sowie C18:2n-6 (7).

Ein wichtiger Bezug des FS-Profils zur Konzentratfütterung sollte im Stärkegehalt der verabreichten Diät gesehen werden. Das Problem ist jedoch speziell bei Milchrindern, dass auch solche Konzentratfuttermittel häufig verabreicht werden, die vergleichsweise arm an Stärke sind (z.B. Sojabohnen- oder Rapsextraktionsschrot, Ackerbohnen, Lupinen, Leinmehl etc.) und so wiederum die Präzision des zugehörigen FS-Modells verringern (Tabelle 7).

Die Differenzierung zwischen Frischgras- und Maissilage-Fütterungssysteme ist demgegenüber bereits gegenwärtig gut möglich. Allerdings sind die FS-Profile (aktuell) noch nicht hinreichend leistungsfähig genug, um eine hohe Sicherheit in der Diskriminierung von Rationen mit unterschiedlicher Kraftfuttersupplementierung zu gewährleisten (7). Offensichtlich bedarf es hier noch weiterer Forschung; auch speziell zur Art der verabreichten Kraftfuttermittel.

6 Fettsäuremuster in der Milch und tierindividuelle Methanemissionen

Das klimawirksame Spurengas Methan (CH_4) entsteht vor allem während des Verdauungsprozesses (enterische Fermentation) von Wiederkäuern (aber auch Monogastriden) sowie bei der anaeroben Lagerung von Wirtschaftsdüngern (Festmist, Gülle).

Aktuelle Studien zeigen interessanterweise auch einen Zusammenhang zwischen der CH_4 -Emission von Milchkühen und ihrem FS-Profil in der Milch. Van Lingen, J.H et al. haben im Rahmen einer Meta-Analyse vorliegende Daten aus acht verschiedenen Experimenten in mehreren europäischen Ländern, die insgesamt 30 verschiedene Fütterungsgruppen umfassten, detailliert untersucht.

Die mittlere CH_4 -Freisetzung in diesen Experimenten betrug 21,5 g CH_4 je kg TA bzw. 13,9 g CH_4 je kg FPCM .

Die FS-Konzentrationen für C6:0, C8:0, C10:0, C16:0 bzw. iso C16:0 in der Milch weisen überwiegend positive Beziehungen zur CH_4 -Emission auf (Tab. 7 und 8). Demgegenüber stehen die FS-Konzentrationen beispielsweise für cis-9,12 C18:2, trans-10 + 11 C18:1, cis-11 C18:1, oder cis-12 C18:1 häufig in negativer Beziehung zur CH_4 -Emission (Tabelle 7).

Tabelle 7: Beziehungen zwischen ausgewählten FS-Konzentrationen in der Milch und der Methanerzeugung (g CH₄/kg TA) *

positive Beziehung	negative Beziehung
C4:0	cis-9 C14:1
C6:0	anteiso C15:0
C8:0	C15:0
C10:0	trans 6+7+8+9 C18:1
C12:0	trans 10+11 C18:1
iso C14:0	cis-9 C18:1
iso C16:0	cis-11 C18:1
C16:0	cis-12 C18:1
C17:0	cis-13 C18:1
C18:0	cis-9,12 C18:2

***Quelle:** (39).

Eine weitere Zusammenfassung gleichgerichteter FS in entsprechenden FS-Gruppen führt dazu, dass eine weitere Verbesserung der Vorhersagegenauigkeit der CH₄-Emission je kg TA auf Basis des beobachteten FS-Profiles in der Milch zu beobachten ist (Tabelle 8).

Tabelle 8: Korrelationen (r) zwischen ausgewählten FS-Gruppen und der Methanemission (g CH₄/kg TA) einschließlich zugehörige Sicherheiten (P-Werte) *

FS-Gruppe	Korrelation (r)	P-Werte
<0,001C6:0 + C8:0 + C10:0 + C16:0	0,34	<0,001
C16:0 + C18:0	0,42	<0,001
C15:0 + C17:0	-0,07	0,677
iso C14:0 + iso C16	0,24	0,108
cis-11+12+13 C18:1	-0,52	<0,001
trans10+11 C18:1 + cis-12+13 C18:1	-0,56	<0,001
C18:2 + C18:3	-0,21	0,042

***Quelle:** (39).

Die von (39) empfohlenen Regressionsbeziehungen zwecks Vorhersage der CH₄-Emission je kg TA bzw. je kg FPCM – auf der Basis differenzierter FS in der Milch – erreichen (maximal) eine Bestimmtheit von $r^2=0,54$ sowie $r^2=0,47$. Sie reflektieren damit ähnliche Genauigkeiten, die auch (31) bei ausschließlicher Bewertung der TA nennen.

Diese Ergebnisse erlauben die Schlussfolgerung, dass das FS-Profil der Milch (zukünftig) eine Vorhersage der CH₄-Emissionen mit zumindest moderater Genauigkeit erlauben könnte (31, 39).

Da Milchproben bereits aktuell routinemäßig im Rahmen der Milchleistungsprüfung (MLP) mittels der mittleren Infrarot (MIR)-Spektren in der Milch analysiert werden (z.B. Milchfett- und -eiweißgehalt), sollte die (zukünftige) Verknüpfung dieser verschiedenen Ziele eine interessante technologische Fortentwicklung der MLP sein.

Die gezielte Nutzung von MIR-Spektren in der Milch zwecks routinemäßiger Erfassung von FS-Muster in der Milch einschließlich einer darauf aufbauenden Vorhersage von CH₄-Emissionen je kg Milch dürfte die Bewertung von Zuchttieren (z.B. Bullennachzuchten) sinnvoll erweitern und könnte zusätzlich ein (zukünftiges) Benchmark zur Beurteilung von Herden/Betrieben zwecks Betriebsberatung (-kontrolle) – bei fehlenden Details zu Fütterung und Management der Milchkühe – werden (8, 9, 31, 32, 33, 38).

Diskussion

Hauptort der Fettsynthese der Milchkuh ist das Milchbildungsepithel der Alveolen im Euter.

Das Milchfett wird in der Regel aus drei Quellen gebildet (1, 16, 26):

1. aus der de-novo-Synthese mit flüchtigen FS des Pansenstoffwechsels als Substrat und relativ kurzkettigen, gesättigten FS (bis C 16:0) als Produkt,
2. aus direkt überführten langkettigen Futter- und Mikroben-FS und
3. aus mobilisierten Körper-FS.

Im Mittel stammen bei der Milchkuh ca. 50 % der Milch-FS aus der de-novo-Synthese, ca. 35 % aus Futter bzw. Mikroben und ca. 15 % aus mobilisierten Körper-FS (1, 16).

Eine fettreiche Fütterung erhöht generell den aus dem Futter stammenden Fettsäureanteil der Milch auf Kosten der de-novo-synthetisierten und der aus dem Körperfett mobilisierten

FS. Dadurch wird einerseits die mit der Körperfettmobilisierung in direkter Verbindung stehende Ketonkörperbildung vermindert und andererseits Glucose, die für die de-novo-Fettsäuresynthese benötigt wird, eingespart (2).

OBCFA in Milchfett resultieren weitgehend aus den Aktivitäten der ruminalen Bakterien.

Die wichtigsten OBCFA in der Milch von Milchkühen sind Isomere von Tetradecansäure (iso C14:0), Pentadecansäure (iso C15:0 und anteiso C15:0), Palmitinsäure (iso C16: 0) und Heptadecansäure (iso C17:0 und anteiso C17:0). Es gibt ein wachsendes Interesse speziell an den OBCFA (19, 40):

- zur Diagnose der Pansenfunktion (z.B. Pansenfermentationsmuster, Bewertung des bakteriellen N-Umsatz im Pansen).
- deren Einfluss auf die Milchfettschmelzpunkt und
- ihr Potenzial als Indikatoren für die Milchproduktaufnahme durch den Menschen.

Gut bekannt ist, dass bereits die Fütterung die FS-Zusammensetzung der Milch modifiziert.

So hat die konsequente Weidenutzung – speziell im Vergleich zu "Winter" – Diäten auf Basis von Maissilage und Konzentrate – gut beschriebene Effekte auf das FS-Muster in der Milch durch eine (begrenzte) Verringerung der gesättigten FS und eine gleichzeitige Erhöhung ungesättigter FS, die als günstig für die menschliche Gesundheit angesehen werden (16, 17, 22).

Eine sichere Erfassung des Anteils von Frischgräsern in der Ration – basierend auf das FS-Profil der Milch – ist möglich; jedoch weniger gut für den Mais- bzw. Grassilageanteil (7). Die FS-Zusammensetzung in der Milch erlaubt

aktuell (noch) nicht, die Kraftfutter-Supplementierung sicher zu authentifizieren.

Das FS-Profil der Milch erweist sich darüber hinaus als interessanter (zukünftiger) Biomarker zur Quantifizierung der CH₄-Emission von Milchkühen mit moderater Genauigkeit.

Damit scheint jedoch keineswegs der Informationsgehalt des FS-Musters vollständig ausgeschöpft zu sein. So sind aktuelle Entwicklungen zusätzlich darauf ausgerichtet, auch den Energiestatus der Milchkuh mittels des FS-Musters in der Milch regelmäßig zu bewerten (4, 23). Ein wichtiges Thema bei hoch leistenden Milchkühen speziell in der Früh-laktation.

Wir stehen erst am Anfang, die Fülle von Informationen zu erfassen, die die FS-Zusammensetzung in der Milch sowohl über die Kuh selbst, deren Fütterung und Gesundheit als auch erzeugte Milchqualitäten bereithält.

Das FS-Profil in der Milch sollte als wertvoller (ergänzender) Biomarker in der Tierfütterung, -medizin und -züchtung bei laktierenden Wiederkäuern verstanden werden, deren Potenzial längst noch nicht vollständig erfasst sein dürfte. Die Zukunft wird es zeigen!

Zusammenfassung

Milchfett trägt wesentlich zum ernährungsphysiologischen Wert von Milch und Milchprodukten sowie ihren organoleptischen oder verarbeitungstechnischen Eigenschaften bei. Das Verständnis der Regulation der Milchfettsynthese bei Milchkühen ist von zentraler Bedeutung für die Nutzung von Milchfettbestandteilen als spezifische Biomarker für das laktierende Tier und für seine Fütterung sowie für die Entwicklung von Strategien zur weiteren Verbesserung des ernährungsphysiologischen Wertes von Milch. In der Milch sind mehr als 400 verschiedene Fettsäuren (FS) enthalten. Diese FS entstammen differenzierten Quellen. Je nach Ernährung, Energiestatus der Kuh und/oder genetischer Veranlagung (Rasse) variiert der zugehörige Anteil dieser verschiedenen FS-Quellen bei der Milchfettsynthese. Aufgrund der mikrobiellen Aktivitäten des ruminalen Mikrobioms im Tier (Wirt) enthält Milchfett viele verschiedene und teilweise sehr spezifische FS. Hierzu zählen beispielsweise auch ungeradzahlige und verzweigtkettige FS vorrangig mikrobieller Herkunft (OBCFA). Die hohe Vielfalt und Spezifität der FS in der Milch von Wiederkäuern könnte (künftig) als Biomarker beispielsweise für die Erfassung der praktizierten Fütterung (speziell: Frischgrasanteil), für die Bewertung der ruminalen Gesundheit oder für die tierindividuelle Vorhersage der CH₄-Emission des laktierenden Wiederkäuers oder für die Quantifizierung des Konsums von Milch und Milchprodukten durch die Verbraucher und damit in der menschlichen Ernährung verwendet werden.

Wir stehen jedoch erst am Anfang, die Fülle von Informationen zu erfassen, die die FS-Zusammensetzung der Milch sowohl über die Kuh selbst, deren Fütterung und Gesundheit als auch über die erzeugte Milchqualität bereithält. Die routinemäßige Erfassung des FS-Profiles der Milch bei der Milchleistungsprüfung (MLP), deren Etablierung in praxi noch längst nicht gegeben ist, sollte als eine innovative Fortentwicklung in der Milcherzeugung charakterisiert und somit zukünftig gezielt gefördert werden.

Summary

Fatty acids in milk, their biosynthesis and potential use as biomarkers

Milk fat contributes significantly to the nutritional value of milk and milk products as well as their organoleptic or processing properties. Understanding the regulation of milkfat synthesis in dairy cows is of central importance for the use of milkfat components as specific biomarkers for the lactating animal, for its feeding as well as for the development of strategies to further improve the nutritional value of milk. Milk contains more than 400 fatty acids (FA) which have various sources. Depending on an animal's diet, energy status and genetic predisposition (breed), the share these different FA sources have in milkfat formation varies.

Given the microbial activity of the ruminal microbiome in the animal (host), milkfat contains many different and at times very specific FA. These also include odd and branch-chained FA of mainly microbial origin (OBCFA). The high diversity and specificity of FA in the milk of ruminants might (in the future) be used as a biomarker for recording feeding practices (especially: the amount of fresh grass in an animal's diet), for the evaluation of ruminal health, for the individual prediction of CH₄ emissions of lactating ruminants, or for the quantification of milk and milk product consumption by consumers and thus in human nutrition.

We are only beginning to understand the host of information provided by milk fatty acids.

The routine recording of FA milk profiles during milk inspection (MLP) should be seen as an innovative development in milk production and should therefore be promoted in future.

Résumé

Les acides gras dans le lait, leur biosynthèse et leur possible utilisation comme biomarqueurs

Les matières grasses du lait contribuent considérablement à la valeur nutritionnelle physiologique du lait et des produits laitiers ainsi qu'à leurs caractéristiques organoleptiques ou celles au niveau de la transformation. Pouvoir comprendre la régulation de la synthèse des matières grasses du lait chez les vaches laitières est d'une importance vitale pour l'utilisation des composants des matières grasses du lait en tant que biomarqueurs spécifiques aussi bien pour l'animal en lactation que pour son alimentation ainsi que pour le développement de stratégies vers l'amélioration continue de la valeur nutritionnelle physiologique du lait.

Le lait contient plus de 400 acides gras (AG) différents. Ces AG parviennent de sources variées. Selon l'alimentation, la situation énergétique et/ ou la disposition génétique (race) de la vache, la part des différents sources d'AG varient durant la synthèse des matières grasses. Basé sur les activités microbiennes du microbiome ruminal dans l'animal (hôte), les matières grasses du lait contiennent beaucoup d'AG et qui sont parfois très spécifiques. Parmi eux se trouvent, entre autres, les AG impairs à chaînes ramifiées surtout d'origine microbienne (odd and branch-chained fatty acids, OBCFA). La grande diversité et spécificité des AG dans le lait des ruminants pourra, dans l'avenir, servir en tant que biomarqueurs, par exemple, pour saisir l'alimentation utilisée (surtout la part en herbe fraîche), pour évaluer la santé ruminale ou pour pronostiquer l'émission CH₄ de chaque ruminant en lactation ou encore pour quantifier la consommation de lait et de produits laitiers par des consommateurs et ainsi l'alimentation humaine.

Nous ne sommes pourtant qu'au début de la collecte de la large gamme d'informations que la composition des AG du lait nous révèle sur chaque vache, son alimentation et son bien-être aussi bien que sur la qualité du lait produit. L'enregistrement quotidien du profil AG au cours de la preuve de productivité laitière (PPL), qui est encore loin d'être mise en pratique, devrait être considéré comme un développement innovatif dans la production laitière et, par conséquent, devrait être promu de façon ciblée dans l'avenir.

Fußnoten

¹ Zu Begriffsbestimmungen und zur verwendeten Nomenklatur siehe Tabelle A1 am Ende der Arbeit

² Das Enzym fügt eine Doppelbindung in eine Vielzahl gesättigter und/oder einfach ungesättigter FS ein.

³ In der Hydrolyse werden die hochmolekularen Teilkomponenten des Futters mittels Enzymen in gelöste Teilstücke (monomere Kohlenhydrate, Fettsäuren, Aminosäuren etc.) zerlegt. In der anschließenden Versäuerungsphase werden von verschiedenen weiteren anaeroben Bakterien (Mikroben) sogenannte kurzkettige Säuren (z.B. Essig-, Propion- oder Buttersäure), aber auch bereits H₂ und CO₂ gebildet.

⁴ häufig auch Biohydrogenierung genannt

⁵ Es gibt verschiedene Lipoproteine, die nach Größe und Dichte eingeteilt werden können. Beispiele: VLDL (Very Low Density Lipoprotein), LDL (Low Density Lipoprotein), HDL (High Density Lipoprotein) bzw. die bereits genannten Chylomikronen. Letztere entstehen in den Zellen der Darmschleimhaut und transportieren die Nahrungsfette von hier aus über die Lymphe und das Blut zur Leber (weitere Details: 13, 28, 36)

⁶ meist langkettige Fettsäuren aus der vorangegangenen Pansenmikrobenaktivität

⁷ Umwandlung von gesättigten in ungesättigte FS

⁸ Das Ausmaß der RBH hängt wahrscheinlich nur in geringem Maße von der Menge oder Art der Fette in der Nahrung ab (mit der Ausnahme: sie sind gegenüber der mikrobiellen Fermentation/Umbau geschützt)

⁹ Als Enterozyten (Syn.: Darmepithelzelle, Saumzelle) bezeichnet man spezifische Zellen des Epithels in den resorptiv aktiven Darmabschnitten (Darmschleimhaut). Sie sind für die Resorption verschiedenster Stoffe aus der Nahrung zuständig (28, 36).

¹⁰ Chylomikronen werden vermutlich ausschließlich in den Zellen der Darmwand gebildet (28, 36)

¹¹ Für etliche Bakterienarten ist die Synthese von verzweigt-kettigen Fettsäuren deshalb von großer Bedeutung, da Kettenverzweigungen eine Möglichkeit zur Regulierung der Membranfluidität darstellen (30).

¹² Taxonomische Zuordnung und Bestimmung der phylogenetischen Verwandtschaft von Organismen aufgrund des Vorkommens chemischer Bestandteile.

¹³ Taxonomische Zuordnung und Bestimmung der phylogenetischen Verwandtschaft von Organismen aufgrund des Vorkommens chemischer Bestandteile.

¹⁴ Trockenmasseaufnahme (TA)

¹⁵ fett- und eiweißkorrigierte Milch

LITERATUR

1. BAUMAN, D.E.; MCGUIRE, M.A.; HARVATINE, K.J., (2011): Milk fat. In: Encyclopedia of Dairy Science (Second Edition). Elsevier Ltd. Vol. 3, 352–358. ISBN: 978-0-12-374407-4.
2. BAUMGARD, L.C., SANGSTER, J.K.; BAUMAN, D.E., (2001): Milk fat synthesis in dairy cows is progressively reduced by increasing supplemental amounts of trans-10, cis-12 conjugated linoleic acid (CLA). J. Nutr. 131, 1764–1769.
3. BÖCKING, CH., (2011): Die Rolle von Fettsäuren aus der Kuhmilch in der Entwicklung von allergischen Erkrankungen und Asthma bronchiale. Diss. Philipps-Universität Marburg, 148 S.
4. BRASK, M.; WEISBJERG, M.R.; HELLWING, A.L.F.; BANNINK, A.; LUND, P., (2015): Methane production and diurnal variation measured in dairy cows and predicted from fermentation pattern and nutrient or carbon flow. Animal 9, 1795–1806.
5. CHAWANIT, M., (2003): Wirkung anionischer Futterzusätze auf Protein-, Lipid- und Thiaminstoffwechsel im Pansensaft des Rindes (in vitro). Diss., TiHo Hannover.
6. CHILLIARD, Y.; GLASSER, F.; FERLAY, A.; BERNARD, L.; ROUEL, J.; DOREAU, M., (2007): Diet, rumen biohydrogeneratio and nutrional quality of cow and goat milk fat. Eur. J. Lipid Sci. Technol. 109 828–855. DOI 10.1002/ejlt.200700080.
7. COPPA, M.; CHASSAING, C.; FERLAY, A.; AGABRIEL, C.; LAURENT, C.; BORREANI, G.; BARCAROLO, R.; BAARS, T.; KUSCHE, D.; HARSTAD, O.M.; VERBIČ, J.; GOLECKÝ, J.; DELAVAL, C.; CHILLIARD, Y.; MARTIN, B., (2015): Potential of milk fatty acid composition to predict diet composition and authenticate feeding systems and altitude origin of European bulk milk. J. Dairy Sci. 98, 1539–1551.
8. DEHARENG, F.; DELFOSSE, C.; FROIDMONT, E.; SOYEURT, H.; MARTIN, C.; GENGLER, N.; VANLIERDE, A.; DARDENNE, P., (2012): Potential use of milk mid-infrared spectra to predict individual methane emission of dairy cows. Animal 6, 1694–1701.
9. DE MARCHI, M.; TOFFANIN, V.; CASSANDRO, M.; PENASA, M., (2014): Invited review: Mid-infrared spectroscopy as phenotyping tool for milk traits. J. Dairy Sci. 97, 1171–1186.
10. DEWHURST, R.J.; SHINGFIELD, K.J.; LEE, M.R.F.; SCOLLAN, N.D., (2006): Increasing the concentrations of beneficial polyunsaturated fatty acids in milk produced by dairy cows in high-forage systems. Animal Feed Science and Technology 131, 168–206.
11. ENGEL, E.; FERLAY, A.; CORNU, A.; CHILLIARD, Y.; AGABRIEL, C.; BIELICKI, G.; MARTIN, B., (2007): Relevance of isotopic and molecular biomarkers for the authentication of milk according to production zone and type of feeding. J. Agric. Food Chem. 55, 9099–9108.
12. FIEVEZ, V.; COLMAN, E.; CASTRO-MONTOYA, J.M.; STEFANOV, I.; VLAEMINCK, B., (2012): Milk odd- and branched-chain fatty acids as biomarkers of rumen function – An update. Animal Feed Sci. Techn. 172, 51–65.
13. FLOCKE, A., (2013): Untersuchung von Stoffwechselfparametern und Lipoproteinen im Blutserum von einlings- und zwillingsträchtigen Merino- und Schwarzköpfigen Fleischschafen im peripartalen Zeitraum, Diss. Uni Leipzig.
14. FUCHS, S.W., (2013): Investigation of the biosynthesis of bacterial natural products. Diss. Johann Wolfgang Goethe-Universität in Frankfurt/M., 254 S.
15. GNÄDIG, S.; XUE, Y.; BORDEAUX, O.; CHARDIGNY, J.M.; SÉBÉDIO, J.L., (2003): Conjugated linoleic acid

- (CLA) as a functional ingredient. In: MATTILA-SANDHOLM, T.; SAARELA, M. (eds.), Functional dairy products. Woodhead Publishing Limited, 263–298.
16. HOFFMANN, A.; STEINGASS, H.; TRIEGLAFF, D.; BÜRKERT, M.; RODEHUTSCORD, M., (2010): Einfluss der Fütterung auf den Gehalt an funktionellen Fettsäuren im MilCHFett. Proceedings of the 19th International Scientific Symposium on Nutrition of Farm Animals. S. 167–176, ISBN 978-961-90951-6-4.
 17. JAHREIS, G.; FRISCHE, J.; STEINHART, H., (1997): Conjugated linoleic acid in milk fat: high variation depending on production system. *Nutr. Res.* 17, 1479–1484.
 18. JASPER, M., (2000): Untersuchungen zum Einfluß von Sulfat auf den Thiamin- und Thiamin-derivatgehalt im bovinen Pansensaft (in vitro). Diss. TiHo Hannover.
 19. JENKINS, B.; WEST, J.A.; KOULMAN, A., (2015): A Review of Odd-Chain Fatty Acid Metabolism and the Role of Pentadecanoic Acid (C15:0) and Heptadecanoic Acid (C17:0) in Health and Disease. *Molecules* 20, 2425–2444; doi:10.3390/molecules20022425.
 20. JENSEN, R.G.; NEWBURG, D.S., (1995): Bovine milk lipids. In: Handbook of milk composition. San Diego, CA: Academic Press, 543–575.
 21. KHIAOSA-ART, R., (2010): Fatty acid transfer from feed into milk. Ruminant biohydrogenation and the role of diet type as well as plant secondary compounds. Diss. ETH Zürich.
 22. KOCH, A.; SCHÖN, F., (2006): Konjugierte Linolsäuren (CLA) im MilCHFett und ihre Anreicherung über die Fütterung - eine Bestandsaufnahme. Thüringer Landeanstalt (TLL), 10 S., ► www.tll.de/ainfo/pdf/lino0103.pdf. Abrufdatum: 12.12.2006.
 23. MCPARLAND, S.; KENNEDY, E.; LEWIS, E.; MOORE, S.G.; MCCARTHY, B.; O'DONOVAN, M.; BERRY, D.P., (2015): Genetic parameters of dairy cow energy intake and body energy status predicted using mid-infrared spectrometry of milk. *J. Dairy Sci.* 98, 1310–1320.
 24. MOATE, P.J.; CHALUPA, W.; BOSTON, R.C.; LEAN, I.J., (2007): Milk fatty acids. I. Variation in the Concentration of Individual Fatty Acids in Bovine Milk. *J. Dairy Sci.* 90, 4730–4739.
 25. MOATE, P.J.; CHALUPA, W.; BOSTON, R.C.; LEAN, I.J., (2008): Milk fatty acids II: Prediction of the production of individual fatty acids in bovine milk. *J. Dairy Sci.* 91, 1175–88.
 26. NAFIKOV, R.A.; SOYEURT, H.; BEITZ, D.C., (2014): Genetics of fatty acid composition in bovine milk and beef. In: GARRICK, D.J.; RUVINSKY, A., (eds.): The Genetics of Cattle. CAB International, 433–450.
 27. NOZIERE, P.; GRAULET, B.; LUCAS, A.; MARTIN, B.; GROLIER, P.; DOREAU, M., (2006): Carotenoids for ruminants: from forages to dairy products. *Anim. Feed Sci. Technol.* 131, 418–450.
 28. O.V. (2014): Chylomikron. ► <https://de.wikipedia.org/wiki/Chylomikron>. Abrufdatum: 22. Januar 2016.
 29. O.V. (2015): Fettsäuren. ► <https://de.wikipedia.org/wiki/Fetts%C3%A4uren>. Abrufdatum: 22. Januar 2016.
 30. PAPE, T., (2004): Lipidbiomarker schwammassoziierter Bakterien und Archaeen. Diss. Uni Hamburg, 239 S.
 31. RICO, DE; CHOUINARD, PY; HASSANAT F; BENCHAAAR, C; GERVAIS, R (2016): Prediction of enteric methane emissions from Holstein dairy cows fed various forage sources. *Animal* 10, 203–211.
 32. SOYEURT, H.; DARDENNE, P.; DEHARENG, F.; LOGNAY, G.; VESELKO, D.; MARLIER, M.; BERTOZZI, C.; MAYERES, P.; GENGLER, N., (2006): Estimating fatty acid content in cow milk using mid-infrared spectrometry. *J. Dairy Sci.* 89, 3690–3695.
 33. SOYEURT, H.; DEHARENG, F.; GENGLER, N.; MCPARLAND, S.; WALL, E.; BERRY, D.P.; COFFEY, M.; DARDENNE, P., (2011): Mid-infrared prediction of bovine milk fatty acids across multiple breeds, production systems and countries. *J. Dairy Sci.* 94, 1657–1667.
 34. SHINGFIELD, K.J.; BERNARD, L.; LEROUX, C.; CHILLIARD, Y., (2010): Role of trans fatty acids in the nutritional regulation of mammary lipogenesis in ruminants. *Animal* 4, 1140–1166.
 35. SHINGFIELD, K.J.; BONNET, M.; SCOLLAN, N.D., (2013): Recent developments in altering the fatty acid composition of ruminant-derived foods. *Animal* 7, 132–162.
 36. SPECKMANN, E.-J.; HESCHELER, J.; KÖHLING, R., (2013): Physiologie. 6. Aufl., Elsevier (Urban & Fischer)

888 S., ISBN: 978-3-437-41319-3.

37. STERGIADIS, S.; LEIFERT, C.; SEAL, C.J.; EYRE, M.D.; NIELSEN, J.H.; LARSEN, M.K.; SLOTS, T.; STEINSHAMN, H.; BUTLER, G., (2012): Effect of feeding intensity and milking system on nutritionally relevant milk components in dairy farming systems in the north east of England. *J. Agric. Food Chem.* 60, 7270–7281.
38. VANLIERDE, A.; DEHARENG, F.; FROIDMONT, E.; DARDENNE, P.; KANDEL, P.B.; GENGLER, N.; DEIGHTON, M.H.; BUCKLEY, F.; LEWIS, E.; MCPARLAND, S.; BERRY, D.; SOYEURT, H., (2013): Prediction of the individual enteric methane emission of dairy cows from milk mid-infrared spectra. *Advances in Animal Biosciences*. 4, 433.
39. VAN LINGEN, J.H.; CROMPTON, L.A.; HENDRIKS, W.H.; REYNOLDS, C.K.; DIJKSTRA, J., (2014): Meta-analysis of relationships between enteric methane yield and milk fatty acid profile in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 97, 7115–7132.
40. VLAEMINCK, B.; FIEVEZ, V.; CABRITA, A.R.J.; FONSECA, A.J.M.; DEWHUST, R.J., (2006): Factors affecting odd- and branched-chain fatty acids in milk. A review. *Anim. Feed Sci. Tech*, 131, 389–417.

Autorenanschrift

Prof. Dr. Wilfried Brade
Tierärztliche Hochschule Hannover (TiHo)
zurzeit (Gast): Leibniz-Institut für Nutztierbiologie Dummerstorf (FBN)
Wilhelm-Stahl-Allee 2
18196 Dummerstorf
Email: ► brade@fbn-dummerstorf.de

Dr. Karin Nürnberg
Leibniz-Institut für Nutztierbiologie Dummerstorf (FBN)
Wilhelm-Stahl-Allee 2
18196 Dummerstorf

Tabelle A1: Verwendete Abkürzungen bzw. gewählte Nomenklatur

Kenngröße/ spezifische Fettsäure	Kürzel		Symbolik	Hinweise/Bemerkungen
	deutsch	englisch		
Fettsäuren	FS	FA		engl.: fatty acids; FS bestehen aus einer Kohlenstoffkette, an deren einem Ende sich die funktionelle Gruppe -COOH befindet.
flüchtige FS		VFA		engl.: volatile FA
ungesättigte FS		UFA		engl.: unsaturated FA
einfach ungesättigte FS		MUFA		engl.: mono unsaturated FA
mehrfach ungesättigte FS		PUFA		engl.: polyunsaturated FA
ungeradzahlige und verzweigt-kettige FS		OBCFA		engl.: odd and branched chain FS
nicht veresterte FS		NEFA		engl. non-esterified FA (häufig in der Tiermedizin verwendet)
Zahl C-Atome			C _n	beschreibt die Anzahl von C-Atomen (n) in der Kette
gesättigte FS		SFA	C _n :0	engl.: saturated FA enthalten in der Kohlenstoffkette ausschließlich Einfachbindungen (0 Doppelbindungen)
ungesättigte FS			C _n :x	enthalten in der Kohlenstoffkette eine oder mehrere Doppelbindungen (x Doppelbindungen)
Linolsäure		LA	C18:2	eine zweifach ungesättigte FS mit 18 Kohlenstoffatomen (18:2); gehört aufgrund der Lage ihrer zweiten Doppelbindung zur Gruppe der Omega-6-Fettsäuren
konjugierte Linolsäure		CLA		engl.: conjugated linoleic acids; eine Gruppe von zweifach ungesättigten Fettsäuren um Linolsäure; das häufigste Isomer ist <i>cis-9,trans-11</i> -CLA
α -Linolensäure		α -LA	C18:3 (9c,12c,15c)	engl.: alpha-linolenic acid; ist eine dreifach ungesättigte FS mit 18 Kohlenstoffatomen; gehört zur Gruppe der Omega-3-Fettsäuren.
Weitere verwendete Begriffe/Abkürzungen:				
Glycerol				Propantriol
Monoacylglycerole		MAC		Ester aus Glycerol (Polyalkohol) mit einer Zwischenprodukte beim Fettabbau
Diacylglycerole		DAC		Ester aus Glycerol (Polyalkohol) mit zwei Zwischenprodukte beim Fettabbau
Triacylglycerole		TAC		Ester aus Glycerol (Polyalkohol) mit drei Fettsäuren im engeren Sinn
Phospholipide				fettähnliche Diacylglycerole, die neben zwei Fettsäuren mit Phosphorsäure verestert sind
<i>cis-trans</i> -Isomerie				bei Doppelbindungen gibt es keine Drehbarkeit um die C-C-Achse mehr. Die Kohlenstoffketten können dann auf der gleichen Seite werden (<i>cis</i>) (wie Ölsäure) oder auf der Gegenseite fortgesetzt werden (<i>trans</i>) (wie Elaidinsäure)
<i>iso</i> -Isomere				Verzweigung am vorletzten C-Atome des Kohlenstoffkette. Methylgruppe statt H.
<i>anteiso</i> -Isomere				Verzweigung am drittletzten C-Atome des Kohlenstoffkette. Methylgruppe statt H.

*Anmerkung: weitere Details siehe: (3, 26, 29, 34, 36)

Tabelle von verwendeten Abkürzungen und gewählten Nomenklaturen