Auswirkung des Genes für Befiederungsrestriktion auf den Energiestoffwechsel und Thyroxinstatus in der embryonalen und adulten Phase, sowie auf die reproduktive Konstitution unter variierenden Umgebungstemperaturen beim Huhn

Dipl. Ing. agr. Christine Pietzarka

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung des Doktorgrades (Dr. agr.)
beim Fachbereich Agrarwissenschaften,
Ökotrophologie und Umweltmanagement
der Justus-Liebig-Universität Gießen

édition scientifique
VVB LAUFERSWEILER VERLAG

Das Werk ist in allen seinen Teilen urheberrechtlich geschützt.

Jede Verwertung ist ohne schriftliche Zustimmung des Autors oder des Verlages unzulässig. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung in und Verarbeitung durch elektronische Systeme.

1. Auflage 2007

All rights reserved. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted, in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording, or otherwise, without the prior written permission of the Author or the Publishers.

1st Edition 2007

© 2007 by VVB LAUFERSWEILER VERLAG, Giessen
Printed in Germany

VVB LAUFERSWEILER VERLAG
édition scientifique

STAUFENBERGRING 15, D-35396 GIESSEN
Tel: 0641-5599888 Fax: 0641-5599890
email: redaktion@doktorverlag.de

www.doktorverlag.de

Aus dem Institut für Tierzucht und Haustiergenetik
der Justust-Liebig-Universität Gießen
Geschäftsführender Direktor: Prof. Dr. G. Erhardt

Auswirkung des Genes für Befiederungsrestriktion auf den Energiestoffwechsel und Thyroxinstatus in der embryonalen und adulten Phase, sowie auf die reproduktive Konstitution unter variierenden Umgebungstemperaturen beim Huhn

Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades (Dr. agr.)
beim Fachbereich Agrarwissenschaften, Ökotrophologie und
Umweltmanagement der Justus-Liebig-Universität Gießen

eingereicht von

Dipl. Ing. agr. Christine Pietzarka
aus Moers

Gießen 2006

Mit Genehmigung des Fachbereichs Agrarwissenschaften, Ökotrophologie und Umweltmanagement der Justus-Liebig-Universität Gießen

Dekan:	Prof. Dr. R. Herrmann
1. Berichterstatter:	Prof. Dr. V. Dzapo
2. Berichterstatter:	Prof. Dr. Dr. M. Gauly
Tag der mündlichen Prüfung:	19. Januar 2007

Inhaltsverzeichnis

Abkürzungen ..... **III**

1 Einleitung und Fragestellung **1**

2 Literaturübersicht **3**

2.1 Die embryonale Phase 3
2.1.1 Das Wachstum des Embryos 3
2.1.2 Der embryonale Sauerstoffverbrauch von Geflügelembryonen 5
2.1.3 Die Einflussfaktoren auf das embryonale Wachstum 7
2.1.4 Die embryonale Mortalität 9
2.1.5 Der Schlupf 10
2.1.6 Embryonale Fehlstellungen 10
2.2 Das Nackthalshuhn 12
2.2.1 Herkunft und Vorkommen 12
2.2.2 Beschreibung des Nackthalshuhns nach Rassekriterien 12
2.2.3 Die Vererbung der Nackthalsigkeit 14
2.2.3.1 Der Einfluss des Gens für Befiederungsrestriktion auf Befruchtung und Schlupf 14
2.2.4 Zusammenhänge zwischen der Nackthalsigkeit und morphologischen Parametern 15
2.2.4.1 Die Befiederung 15
2.2.4.2 Die Haut 16
2.2.5 Thermoregulation bei adultem Geflügel 17
2.2.6 Zusammenhänge zwischen der Nackthalsigkeit und der Leistungsbereitschaft bei unterschiedlichen Umgebungstemperaturen 19
2.2.7 Einfluss der Nackthalsigkeit auf die Haut- und Körpertemperatur sowie Atemfrequenz unter hohen Umgebungstemperaturen 24
2.2.8 Auswirkungen von Hitzestress auf die Vitalität beim Geflügel 26
2.3 Atmungskette und oxidative Phosphorylierung 27
2.3.1 Einflüsse auf Parameter der Atmungskette und der oxidativen Phosphorylierung 30
2.3.2 Beziehungen zu Leistungsparametern 33
2.4 Schilddrüsenhormone 35
2.4.1 Synthese, Speicherung und Abgabe im Organismus 35
2.4.2 Metabolismus im Organismus 36
2.4.3 Wirkung der Schilddrüsenhormone auf Mitochondrien 37
2.4.4 Beeinflussung des Thyreoidhormonstatus und der peripheren Dejodierung 40
2.4.5 Die Wirkung der Schilddrüsenhormone Thyroxin und Trijodthyronin auf das Wachstum beim Geflügel 43

3 Material und Methode **46**

3.1 Tiere zur Untersuchung 47
3.1.1 Die Brut 47
3.1.2 Einstufung des Nackthalsgenotyps 48
3.1.3 Die Aufzucht und Haltung der zu untersuchenden Tiere 51
3.1.3.1 Die Haltung während der Legeperiode 51
3.1.4 Erfassung der Lebendmasseentwicklung 53
3.1.5 Erfassung der Legeleistung 53
3.1.6 Messung der Muskel- und Hauttemperatur 53
3.1.7 Probenentnahme von Gewebe und Blut 53
3.2 Biochemische Untersuchungsmethoden 54
3.2.1 Messung des embryonalen Sauerstoffverbrauches 54
3.2.2 Messung der mitochondrialen Atmungsaktivität 56
3.2.3 Bestimmung der Aktivität der Enzyme Cytochrom – c – Oxidase (EC 1.9.3.1) und NADH – Cytochrom – c – Reduktase (EC 1.18.1.2 früher: EC 1.6.99.4) 60
3.2.4 Messung der Schilddrüsenhormonkonzentration 61
3.2.5 Statistische Auswertung 61

4 Ergebnisse ... 63

4.1 Einteilung der homozygoten und heterozygoten Nackthalsgenotypen nach Anzahl der Federn im Tuff ... 63

4.2 Auswirkung des Gens für Befiederungsrestriktion auf die adaptive Konstitution ... 64

4.2.1 Der Einfluss der Bruttemperatur auf die embryonale Entwicklung und die Schlupffähigkeit ... 64

4.2.2 Der Einfluss Genotyps auf den Schlupferfolg ... 65

4.3 Auswirkungen des Genes für Befiederungsrestriktion auf die produktiv-somatische und reproduktive Konstitution ... 68

4.3.1 Die Lebendmasseentwicklung in Abhängigkeit vom Genotyp ... 68

4.3.2 Die Lebendmasseentwicklung in Abhängigkeit von Stalltemperatur und Genotyp ... 68

4.3.3 Der Verlauf der Legeleistung unter Normalstallbedingungen in Abhängigkeit vom Genotyp ... 70

4.3.4 Die Einzeltierleistung in der Käfighaltung unter Normaltemperatur ... 75

4.3.5 Die Gruppenleistung in der Bodenhaltung unter Normaltemperatur ... 75

4.3.6 Der Verlauf der Legeleistung in Abhängigkeit von der Stalltemperatur ... 76

4.4 Auswirkungen des Befiederungstyps auf die Thermoregulation ... 77

4.5 Auswirkungen des Befiederungstyps auf die zellphysiologische Konstitution ... 80

4.5.1 Einfluss der Bruttemperatur auf den embryonalen Sauerstoffverbrauch ... 80

4.5.2 Einfluss der Bruttemperatur und des Genotyps auf den embryonalen Sauerstoffverbrauch und die Schlupffähigkeit ... 82

4.5.3 Zusammenhang zwischen dem embryonalen Sauerstoffverbrauch und der Legeleistung ... 87

4.6 Auswirkungen der Befiederungsrestriktion auf den endogenen Energiestoffwechsel ... 89

4.6.1 Die mitochondriale Atmung von Leber, Herz und *Musculus pectoralis profundus* ... 89

4.6.2 Die Enzymaktivität in Leber-, Herz- und *Musculus pectoralis profundus*-Mitochondrien ... 91

4.7 Auswirkungen der Befiederungsrestriktion auf den Thyroxinstatus ... 93

5 Diskussion ... 95

6 Zusammenfassung ... 103

7 Summary ... 106

8 Literaturverzeichnis ... 109

Abkürzungen

Å	Ångström – Einheit (1 Å = 1 nm)
Abb.	Abbildung
ADP	Adenosindiphosphat
ADP/O	ADP/O – Quotient
ATP	Adenosintriphosphat
ca.	circa
ccm	Kubikzentimeter
CO	Cytochrom – c – Oxidase
CoA	Coenzym A
d	day, Tag
Da	Dalton
DANN	Dahlem nackthalsig
DANO	Dahlem normalbefiedert
DE	Deutsches Edelschwein
DL	Deutsche Landrasse
DNS	Desoxyribonukleinsäure
DNP	Dinitrophenol
DR	Deutsche Riesen
EC 1.9.3.1	Enzymnomenklatur: Abkürzung für Cytochrom – c – Oxidase
EC 1.18.1.2	Enzymnomenklatur: Abkürzung für NADH – Cytochrom – c – Reduktase
EC 1.6.99.4	Enzymnomenklatur: alte Abkürzung für NADH – Cytochrom – c – Reduktase
EDTA	Ethylendiamintetraacetat
F1	Filialgeneration
F_1 und F_0	Kopplungsfaktoren bei der Atmungskette
FMN	Flavinmononucleotid
FAD	Flavin – Adenin – Dinucleotid (oxidiert)
$FADH_2$	Flavin – Adenin – Dinucleotid (reduziert)
fT_4	freies Thyroxin

fT_3	freies Trijodthyronin
g	Gramm aber auch relative Zentrifugal-beschleunigung (9,81 m/sec²)
Gen h	Gen für Seidenfiedrigkeit
Gen Ea – P	Gen der Blutgruppe P
Gen O	Gen für den Erbsenkamm
Gen P	Gen für die Einlagerung von Gallenfarbstoffen in die Eischale
GT_4	Gesamtthyroxin
GT_3	Gesamttrijodthyronin
GTP	Guanosin – Triphosphat
HCl	Salzsäure
HVL	Hypophysenvorderlappen
kb	Kilobyte
kDa	Kilodalton
kg	Kilogramm
M	molar
M. pect. prof.	*Musculus pectoralis profundus* (Brustmuskel)
mg	Milligramm
min.	Minute
ml	Milliliter
mm	Millimeter
mM	Millimol
µ	Micro
n	Anzahl
N_2	Stickstoff
Na	Zeichen für das Nackthalsgen
NaNa	homozygot nackthalsig
Nana	heterozygot nackthalsig
nana	vollbefiedert
NADH	Nicotinamidadenindinukleotid (reduziert)
NAD^+	Nicotinamidadenindinukleotid (oxidiert)
NCR	NADH – Cytochrom – c – Reduktase
nm	Nanometer

n.s.	nicht signifikant
p	Wahrscheinlichkeit
pH	negativer dekadischer Logarithmus der Wasserstoffionenkonzentration
ppm	Promille
BSA	Rinderserumalbumin
RCR	Respiratory Control Ratio (Atmungskontroll-quotient)
RNS	Ribonukleinsäure
SD	Standardabweichung
SDH	Succinat – Dehydrogenase (EC 1.3.99.1)
TBPA	thyroxinbindendes Präalbumin
TRH	Thyreotropin – Releasing – Hormon
TSH	Thyreotropes Hormon (Thyreoidea – stimulier-endes Hormon)
TT_3	Gesamttrijodthyronin
TT_4	Gesamtthyroxin
U	Umdrehungen
WN	Weiße Neuseeländer
$\overline{x}$	arithmetisches Mittel
*	$p < 0,05$
**	$p < 0,01$
***	$p < 0,001$

1 Einleitung und Fragestellung

Polymorphe Majorgene sind seit geraumer Zeit Gegenstand intensiver wissenschaftlicher Betrachtung beim Geflügel. Zu diesen polymorphen Majorgenen gehört auch das Gen für Befiederungsrestriktion (Nackthalsgen, Na-Gen). Das Gen bewirkt äußerlich eine Verminderung des Gefieders, die im Halsbereich besonders deutlich ausfällt. Es führt zu einer Überlegenheit hinsichtlich der Lege- und Mastleistung unter hohen Umgebungstemperaturen (MERAT et al., 1974; BORDAS et al, 1980; HORST, 1980; BORDAS und MERAT, 1984; RAUEN, 1985; VON HAAREN-KISO, 1991; SHARIFI, 2004) und der Futtereffizienz (RAUEN, 1985).

Im Gegensatz zum Säuger besitzen Vögel keine Schweißdrüsen und sind aus diesem Grund darauf angewiesen, überschüssige Wärme durch Verdunstung von Wasser über den Respirationstrakt (sensible Wärmeabgabe) und durch Konvektion, Konduktion und Radiation (insensible Wärmeabgabe) abzugeben (FREEMANN, 1966; VAN KAMPEN, 1984).

Die meisten Autoren (MERAT et al., 1974; BORDAS und MERAT, 1984; RAUEN, 1985; VON HAAREN-KISO, 1991; HORST, 1980) beschreiben lediglich die höhere Leistungsfähigkeit der Nackthalsgenträger unter hohen Umwelttemperaturen im Vergleich zu vollbefiederten Hühnern. Als Ursache wird die durch die Gefiederreduktion bedingte erleichterte Wärmeabgabe angesehen.

Schilddrüsenhormone spielen eine wichtige Rolle bei der Steuerung der Stoffwechselaktivität und dem Thermoregulationsvermögen. Sowohl die Synthese der kern- als auch mitochondrial codierten Substanzen der Mitochondrien werden stimuliert (NELSON et al., 1984). Ein wichtiger Umwelteinfluss, der Auswirkungen auf die Schilddrüsenhormonkonzentrationen hat, ist die Umgebungstemperatur. Dass bei der Thermoregulation die periphere Dejodierung von Thyroxin eine große Rolle spielt, vermuteten schon KÜHN und NOUWEN (1978) und DECUYPERE et al. (1980).

Ziel dieser Arbeit ist es, einen Beitrag zum erweiterten und besseren Verständnis der mit dem Na-Gen einhergehenden Adaptionsfähigkeit unter suboptimalen (genauer: höheren) Umgebungstemperaturen zu leisten. Dabei liegt ein Schwerpunkt der Untersuchungen darauf, in wieweit es Unterschiede auf zellphysiologischer Ebene zwischen den drei Genotypen (NaNa, Nana, nana) gibt. Von Interesse sind hier vor

allem solche Parameter, die zum einen für die Leistungsfähigkeit von Bedeutung sind und zum anderen Wärme erzeugen. Dazu gehören unter anderem die mitochondriale Atmungsaktivität und die Aktivität des Schilddrüsenhormonstoffwechsels.

2 Literaturübersicht

2.1 Die embryonale Phase

Die embryonale Entwicklung beeinflusst den embryonalen Sauerstoffverbrauch. Da die Messung des embryonalen Sauerstoffverbrauches einen Teil der Untersuchungen bildet, sollen einige Grundlagen dazu in den folgenden Kapiteln dargestellt werden.

2.1.1 Das Wachstum des Embryos

Die Befruchtung der Eizelle erfolgt kurz nach dem Eisprung im Eiklar. Bereits während der Eipassage finden die ersten Teilungsvorgänge statt. Mit dem Legen kommt es aufgrund der Umgebungstemperatur, die unter dem physiologischen Nullpunkt liegt, zunächst zu einem Stillstand der Teilungsvorgänge (FUNK und BILLIER, 1944). Dieser Stillstand dauert bis zum Beginn der Brut. Aus der einfachen Zelllage entwickeln sich die drei Keimblätter (äußeres Keimblatt (Ektoderm), mittleres Keimblatt (Mesoderm) und inneres Keimblatt (Entoderm)). Aus dem Ektoderm entwickeln sich unter anderem Haut, Federn, Rücken, Füße und Nervensystem. Das Mesoderm bildet Knochen, Muskeln, Blut und den Geschlechtstrakt aus. Das Entoderm schließlich ist für die Entwicklung des Verdauungstrakts sowie die respiratorischen und sekretorischen Organe verantwortlich (SCHOLTYSSEK, 1987).

Beim Hühnerembryo sind bereits am 5. Tag Augen und Wirbelsäule erkennbar. Sogar das schlagende Herz und die verschiedenen Keimhüllen sind deutlich zu sehen. Diese Keimhüllen sind das Amnion (die eigentliche Hülle um den Embryo), die Allantois (der Harnsack für die Stoffwechselprodukte), der Dottersack und das Chorion (die äußere Hülle um Embryo, Amnion und Allantois). Der Dotter ernährt den Embryo. Der Wasserbedarf wird aus dem Amnion gedeckt. Die Allantois ist für die Stoffwechselregulation und die Anfangsatmung zuständig. Mit dem 16. – 17. Bruttag ist das Wasser aufgebraucht und die Lungenatmung setzt ein. Hierzu arbeitet sich

der Schnabel durch die innere Schalenhaut in die Luftkammer. Zu diesem Zeitpunkt wird auch der Dottersack in die Leibeshöhle eingezogen (SCHOLTYSSEK, 1987). Einige Stadien der Entwicklung des Embryos sind in der Abbildung 1 dargestellt.

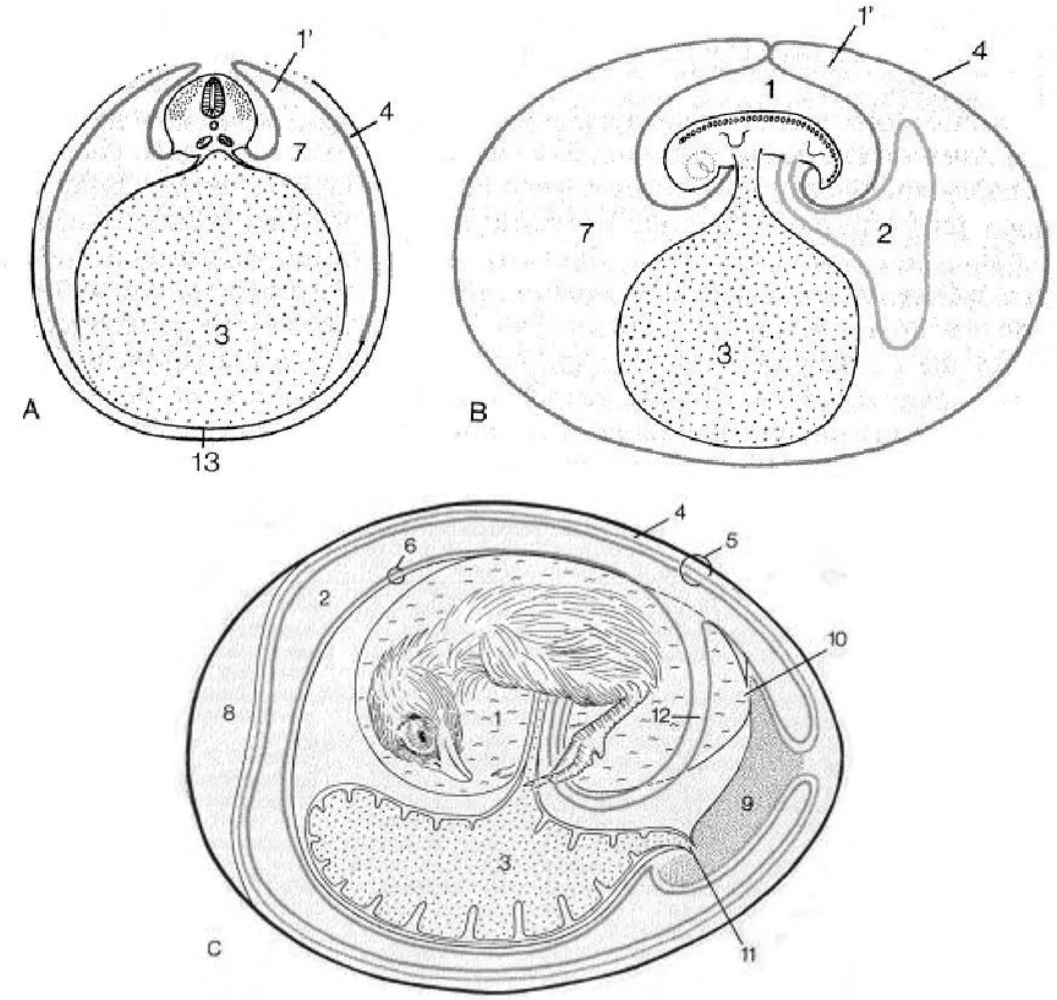

Abb. 1: Schematische Darstellung der Fruchthüllen des Vogels (Huhn) (RÜSSE und SINOWATZ, 1991)

A = 3.Tag, B = 5. Tag, C = 14. Tag der Inkubation

1 = Amnion, 1‘ = Amnionfalte, 2 = Allantois, 3 = Dottersack, 4 = Chorion, 5 = Allantochorion, 6 = Allantoamnion, 7 = extraembryonales Coelom, 8 = Luftkammer, 9 = Albuminsack, 10 = Eiweißkanal zum Amnion, 11 = Dottersacknabel, 12 = Allantoisstiel, 13 = Vitteln-inmembran

In der Abbildung 2 ist die Masseentwicklung von Hühnerembryonen nach ROMIJN (1954) und PIETZARKA (2000) dargestellt. Die Massentwicklung steigt zu Beginn der Brut langsam an. Am zehnten Bruttag wiegt der Embryo ca. 10 g. Vom zehnten Bruttag bis zum Schlupf steigt das Gewicht um das zehn- bis 15fache.

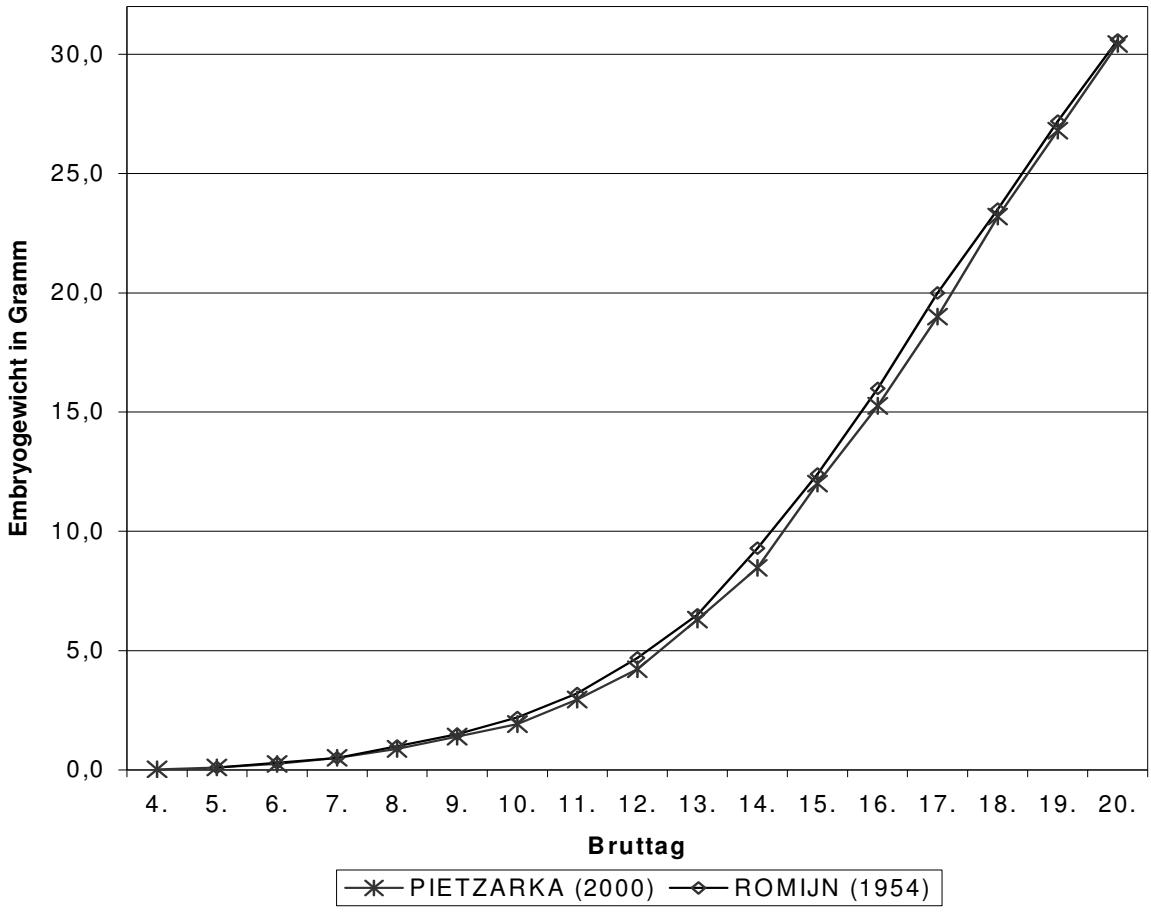

Abb. 2: Masseentwicklung von Hühnerembryonen nach ROMIJN (1954) und PIETZARKA (2000)

2.1.2 Der embryonale Sauerstoffverbrauch von Geflügelembryonen

Der Gasaustausch findet durch die Poren der Eischale statt. Die Poren regeln nicht nur den Gasaustausch, sondern sie verhindern auch übermäßige Wasserverdunstung sowie das Eindringen von Keimen (NICKEL et al., 1992).

Der embryonale Sauerstoffverbrauch und die embryonale Entwicklung hängen eng zusammen. Jedoch steigt der embryonale Sauerstoffverbrauch im Laufe der Zeit nicht konstant an. Bei sinkender Wachstumsrate kann man gleichzeitig beobachten, dass der Anstieg des embryonalen Sauerstoffverbrauches geringer wird. Daraus ergibt sich, dass sich der embryonale Sauerstoffverbrauch proportional zum embryonalen Wachstum verhält (ROMANOFF, 1972).

Der Anstieg des embryonalen Sauerstoffverbrauches erreicht am 17. Bruttag seinen vorläufigen Höhepunkt. Ab diesem Bruttag fällt der Sauerstoffverbrauch zunächst ab, um dann erneut anzusteigen (ROMIJN, 1954).

Tab. 1: Verlauf der Gewichtsentwicklung und des embryonalen Sauerstoffverbrauches von Geflügelembryonen (ROMIJN, 1954)

Bruttag	Gewicht des Embryo (g)	O_2-Verbrauch cm^3/Ei/d
1.		
2.		2,2
3.		2,1
4.		8,5
5.	0,1	13,7
6.		22,5
7.	0,5	33,3
8.	1,0	47,6
9.	1,5	64,8
10.	2,2	93,1
11.	3,2	148,4
12.	4,7	239,4
13.	6,5	337,0
14.	9,3	462,4
15.	12,4	483,2
16.	16,0	538,0
17.	20,0	563,2
18.	23,5	556,8
19.	27,2	537,6
20.	30,6	677,6
21.	41,0	1436,0

Der Rückgang des embryonalen Sauerstoffverbrauchs begründet sich mit der Umstellung auf die Lungenatmung (ROMIJN, 1954).

Die Umstellung auf die Lungenatmung wird als eine kritische Phase angesehen. Schafft es der Embryo nicht, die Luftkammer anzupicken, erstickt er (SCHOLTYSSEK, 1987).

2.1.3 Die Einflussfaktoren auf das embryonale Wachstum

Das embryonale Wachstum und der spätere Schlupf werden durch verschiedene Faktoren beeinflusst. Dabei gibt es äußere Faktoren (z.B. Bruteilagerung (LOHMANN, 2005), Bruttemperatur (FUNK und BILLIER, 1944), Luftfeuchtigkeit (SALOMON, 1993), Wendeintervalle (TAZAWA, 1980), Luftzusammensetzung im Brutschrank, Beschaffenheit des Bruteis (Form, Schalenbeschaffenheit, Eigewicht)) und innere Faktoren (Geschlecht und Genotyp (HILLER, 1994)).

Die optimale Lagertemperatur ist abhängig von der Lagerdauer. Je länger das Ei gelagert werden soll, desto niedriger muss die Lagertemperatur gewählt werden, um ein möglichst optimales Schlupfergebnis zu erzielen (LOHMANN, 2005). Die genauen Empfehlungen sind in der Tabelle 2 dargestellt.

Tab. 2: Zusammenstellung der optimalen Lagertemperatur in Abhängigkeit von der Lagerdauer (LOHMANN, 2005)

Lagerdauer in Tagen	Lagertemperatur in °C	relative Luftfeuchtigkeit in %
1 - 3	22	70 - 80
4 - 7	16	70 - 80
> 7	12	70 - 80

Die Bruttemperatur hat den wohl größten Einfluss auf die Entwicklung des Kükens im Ei. Die Entwicklung des Kükens beginnt erst nach dem Erreichen des physiologischen Nullpunktes, der bei 26,7 °C liegt (FUNK und BILLIER, 1944).
Als optimale Bruttemperatur bei Hühnern gilt vom 1.-17. Bruttag 37,8-38,0°C und ab dem 18. bis zum 21. Bruttag 37,0 °C (SCHOLTYSSEK, 1987).
Zu hohe Bruttemperaturen sind schädlicher als zu niedrige Bruttemperaturen. Durch zu niedrige Bruttemperaturen verzögert sich die Entwicklung und somit auch der Schlupf (SCHOLTYSSEK, 1987). Laut ROMANOFF (1972) kann im Gegensatz dazu durch eine erhöhte Bruttemperatur die Entwicklung beschleunigt werden. Die schnellere Entwicklung geht jedoch zu Lasten des Schlupferfolges. Der Schlupf erfolgt zwar früher, dafür aber unregelmäßiger. Die erhöhte Bruttemperatur führt auch dazu, dass in den ersten fünf Bruttagen viele Embryonen absterben. Die Küken schlüpfen oft mit noch blutigem Nabel. Ursache hierfür ist der unvollständig eingezo-

gene Dottersack. Die Küken selbst sind kleiner und schwächer. Es kommt häufiger zu Missbildungen (z. B. Fehlstellungen der Gliedmaßen).

Die Toleranz für die Bruttemperatur unterliegt Höchstgrenzen. So können Hühnerembryonen eine Temperatur von 49 °C maximal eine Stunde, 46 °C maximal drei Stunden und 43 °C maximal sechs Stunden ertragen (SCRIBA, 1985).

Für Hühnereier wird eine relative Luftfeuchtigkeit von 55 – 60 % bis zum 19. Bruttag und von 80 % für die letzten beiden Bruttage als optimal angesehen (SCHOLTYSSEK, 1987). Die Luftfeuchtigkeit spielt bei der Embryonalentwicklung eine große Rolle. Ist sie zu gering, trocknet der Embryo im Ei aus (SALOMON, 1993). Auch eine zu hohe Luftfeuchtigkeit wirkt sich negativ auf die Entwicklung aus. Durch die zu hohe Luftfeuchtigkeit ist die Wasserdampfabgabe des Eies zu niedrig. Als Folge davon quillt die Eimembran auf und der Gasaustausch wird gesenkt. Die Luftkammer ist relativ klein, die Eihäute bleiben feucht. Dadurch kann das Küken nur sehr schlecht die Schalenhaut zur Luftkammer durchstoßen. So ersticken viele Küken vor dem Schlupf. Die geschlüpften Küken sind mit Eiinhaltsstoffen verklebt. Sie sind feuchter und größer als bei optimaler Luftfeuchtigkeit (SALOMON, 1993).

Die Kalkschale des Eies besitzt Poren, so dass das Eiinnere nicht komplett von der Umwelt abgeschnitten ist. Diese Poren sind während der embryonalen Entwicklung für den Gasaustausch verantwortlich (NICKEL et al., 1992). Dabei bildet vor allem die Anzahl der Poren in der Kalkschale einen limitierenden Faktor für den Gasaustausch (WANGENSTEEN und RAHN, 1970; VISSCHEDIJK, 1987; HOYT und RAHN, 1980).

Während der Vorbrut müssen die Eier in regelmäßigen Abständen gewendet werden, um zu vermeiden, dass der Embryo an einer bestimmten Stelle im Ei fixiert wird (TAZAWA, 1980). Bei nicht gewendeten Eiern ist der Gasaustausch reduziert. Dieser kommt dadurch zustande, dass das Eiweiß nicht vollständig resorbiert wird und der verbleibende Eiweißsack zwischen Chorioallantois- und Schalenmembran angelagert wird. Durch die Anlagerung ist ein Gasaustausch durch die Poren an dieser Stelle nicht mehr möglich (TAZAWA, 1980).

Die Zusammensetzung der Luft, insbesondere der Anteil von Sauerstoff und Kohlendioxid, spielt ebenfalls eine große Rolle. Dabei sollte der Sauerstoffgehalt der Luft nicht unter 19 % sinken. Laut FUNK und IRWIN (1955) führt eine Erhöhung der Sauerstoffkonzentration auf über 21 % zu sinkenden Schlupfergebnissen.

Der Schlupf wird auch durch das Eigewicht beeinflusst. So liegt der beste Schlupferfolg für Hühnereier mit 74 % bei einem Eigewicht von 52 – 60 g. Bei 64 g ist der Schlupferfolg um 5 % geringer, bei 48 bzw. 68 g sogar um 10 % geringer. Bei einem Eigewicht von 72 g ist nur noch ein Schlupferfolg von 47 % zu erwarten (SCHOLTYSSEK, 1987).

Zu den genetischen Faktoren gehören Geschlecht und Genotyp. HILLER (1994) untersucht den embryonalen Sauerstoffverbrauch von Legehybriden. Er findet am 11. Bruttag einen signifikant höheren embryonalen Sauerstoffverbrauch bei den männlichen Tieren. Am 16. Bruttag ist kein Geschlechtseinfluss mehr erkennbar. Er führt dies darauf zurück, dass sich am Anfang die männlichen Embryonen schneller entwickeln als die weiblichen. Bis zum 16. Bruttag holen die weiblichen Embryonen in der Entwicklung stark auf. Jedoch schlüpfen die männlichen Küken früher als die weiblichen, was ebenfalls auf eine raschere Entwicklung der männlichen Embryonen schließen lässt.
VOGEL et al. (1991) untersuchen den embryonalen Sauerstoffverbrauch von Mast- und Legehybriden. Sie finden bei Masthybriden einen um 10 % erhöhten Sauerstoffverbrauch im Vergleich zu dem der Legehybriden.

2.1.4 Die embryonale Mortalität

Ein Teil der Untersuchungen befasst sich mit dem Zusammenhang zwischen dem Gen für Befiederungsrestriktion und der embryonalen Mortalität. In früheren Untersuchungen wurde festgestellt, dass es während der embryonalen Entwicklung drei Phasen gibt, die jeweils einen Peak mit besonders hoher embryonaler Sterblichkeit aufweisen:

- die embryonale Frühmortalität zwischen dem 1. und dem 7. Tag (Peak: 4. Tag)
- die mittlere embryonale Mortalität zwischen dem 8. und dem 18. Tag (Peak: 11. Tag)
- die späte embryonale Mortalität ab dem 19. Tag (Peak: ca. 19. Tag) (ROMANOFF, 1972; BEAUMONT et al., 1997)

Die embryonale Mortalität ist somit nicht gleichmäßig über den Brutzeitraum verteilt sondern gleicht einer dreigipfligen Verteilung (ROMANOFF, 1972; BEAUMONT et al., 1997). Der Peak am 4. und am 19. Bruttag ist jeweils durch Veränderungen in der embryonalen Sauerstoffaufnahme zu sehen. Am 4. Bruttag reicht die *Area vasculosa* für die Sauerstoffaufnahme nicht mehr aus. Es erfolgt in dieser Zeit die Umstellung auf die Chorioallantois. Um den 19. Bruttag erfolgt das Anpicken der Luftkammer. Zu diesem Zeitpunkt ist die Umstellung auf die Lungenatmung bereits erfolgt. Gelingt dem Küken das Anpicken nicht, erstickt es (ROMANOFF, 1972; BEAUMONT et al., 1997).

2.1.5 Der Schlupf

Gegen Ende der Brut nimmt der Embryo eine Stellung ein, die für das Anpicken der Luftkammer und den Schlupf optimal ist. Dabei befindet sich sein Körper parallel zur Längsachse mit dem Kopf bzw. Nacken am stumpfen Pol. Der Kopf ist nach rechts gedreht und liegt unter dem rechten Flügel. Der Schnabel (mit dem Eizahn) zeigt zur Luftkammer hin. Diese Position wird als normal bezeichnet (ROMANOFF, 1972).

2.1.6 Embryonale Fehlstellungen

Im Gegensatz zur normalen Lage des Embryos im Ei gibt es auch Fehlstellungen, die zu schlechteren Schlupfergebnissen führen. HUTT (1929) findet in seinen Untersuchungen auch eine Kombination aus verschiedenen Fehlstellungen.

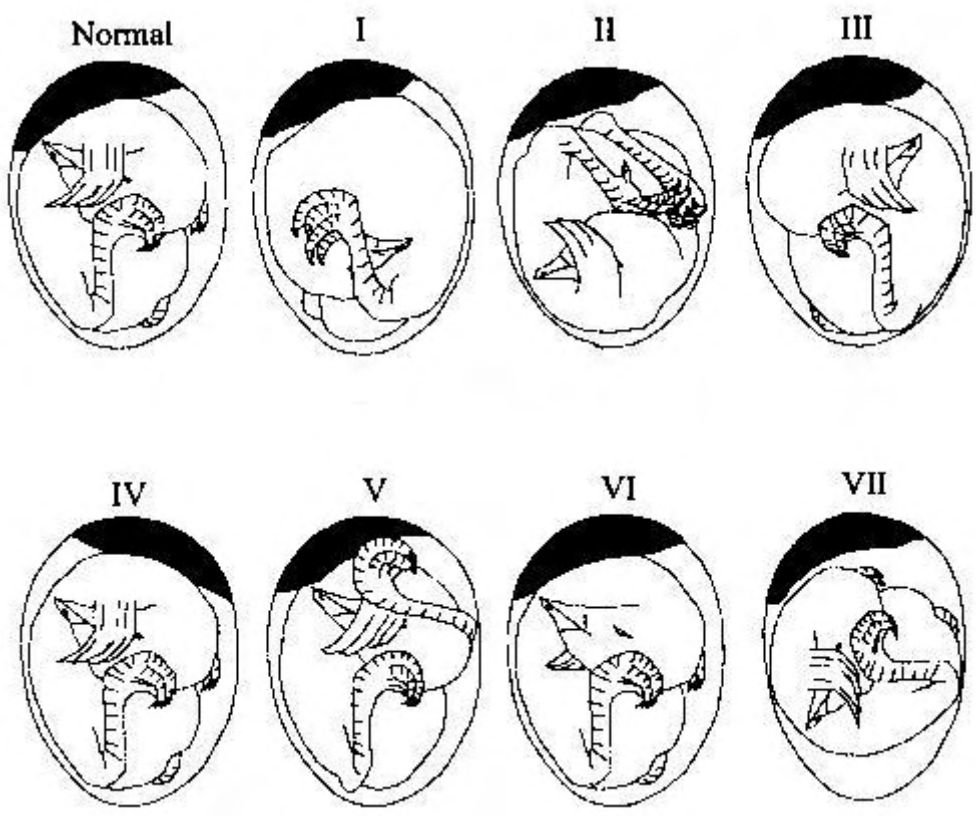

Abb. 3: Darstellung der embryonalen Fehlstellungen mit Klassifikationen nach einer Zusammenstellung von SHARIFI (2004)

I = Der Kopf liegt zwischen den Beinen, II = Der Kopf liegt am spitzen Pol, III = Der Kopf liegt auf der linken Seite unter dem linken Flügel, IV = Der Schnabel ist zwar unter dem rechten Flügel, der Embryo ist aber so gedreht, dass der Schnabel nicht zur Luftkammer zeigt, V = Die Füße liegen über dem Kopf, VI = Der Schnabel liegt über dem rechten Flügel, VII = Der Embryo liegt quer im Ei

In der Abbildung 3 sind die verschiedenen Positionen dargestellt, die den Schlupf beeinträchtigen können. Dabei kann zum einen lediglich der Kopf unter dem falschen Flügel liegen, aber genauso kann der Embryo mit dem Nacken zum spitzen Pol anstatt zum stumpfen Pol zeigen. Für die Fehlhaltungen gibt es verschiedene Ursachen. Eine mögliche Ursache ist eine fehlerhafte Lage des Bruteis im Brüter zum Zeitpunkt der Schlupfbrut. Das Küken kann sich nicht korrekt orientieren. Eine andere mögliche Ursache ist ein Absterben des Embryos, bevor er die normale Haltung einnehmen kann (SHARIFI, 2004).

2.2 Das Nackthalshuhn

2.2.1 Herkunft und Vorkommen

Die Herkunft des Nackthalshuhns kann bis heute nicht eindeutig geklärt werden. Man nimmt an, dass diese Tiere ursprünglich aus dem indoasiatischen Raum stammen und von dort über die Türkei nach Siebenbürgen kamen. Es wurden aber auch kleinere Populationen in Afrika und Südamerika nachgewiesen. Diese Vorkommen erklärt man sich damit, dass Seefahrer als lebenden Proviant auch nackthalsige Hühner mit auf diese Kontinente brachten (DONOVAN, 1937 nach HUTT, 1949; NOACK, 1958; SCHOLTYSSEK, 1978).
In Siebenbürgen wurde das Nackthalshuhn schon seit etwa der Mitte des 19. Jahrhunderts gezüchtet. Damals erklärte man sich die Nackthalsigkeit noch als durch Kreuzung von Truthahn und Huhn entstanden (KLUSCH, 1879 nach NOACK, 1958). Als Rassehuhn wurde es allerdings erst 1875 von einer Siebenbürger Züchterin auf einer Rassegeflügelschau in Wien vorgestellt. Danach begann auch in Deutschland die Zucht. Neben ihrer Gesundheit wurde bei den Siebenbürger Nackthälsen vor allem die gute Legeleistung von 180-190 Eiern pro Jahr mit einem Eigewicht von 75 – 80 g/Ei hervorgehoben (KLUSCH, 1879 nach NOACK, 1958). 1905 wurde der deutsche Nackthalshuhnzüchter-Verein gegründet (NOACK, 1958). Dieser Verein existiert heute noch unter dem Namen „Sonderverein der Züchter der Nackthalshühner, Zwerg-Nackthalshühner und Rumänischen Nackthalstümmler“.

2.2.2 Beschreibung des Nackthalshuhns nach Rassekriterien

Auch der BUND DEUTSCHER RASSEGEFLÜGELZÜCHTER e.V. (1999) sieht die Herkunft als nicht eindeutig geklärt an. Er bezeichnet die Nackthalshühner als „Landhuhnschlag Europas von nicht nachweisbarer Herkunft“.

Die Abbildung 4 stellt die Idealvorstellung des Nackthalshuhns laut Rassegeflügelstandard dar.

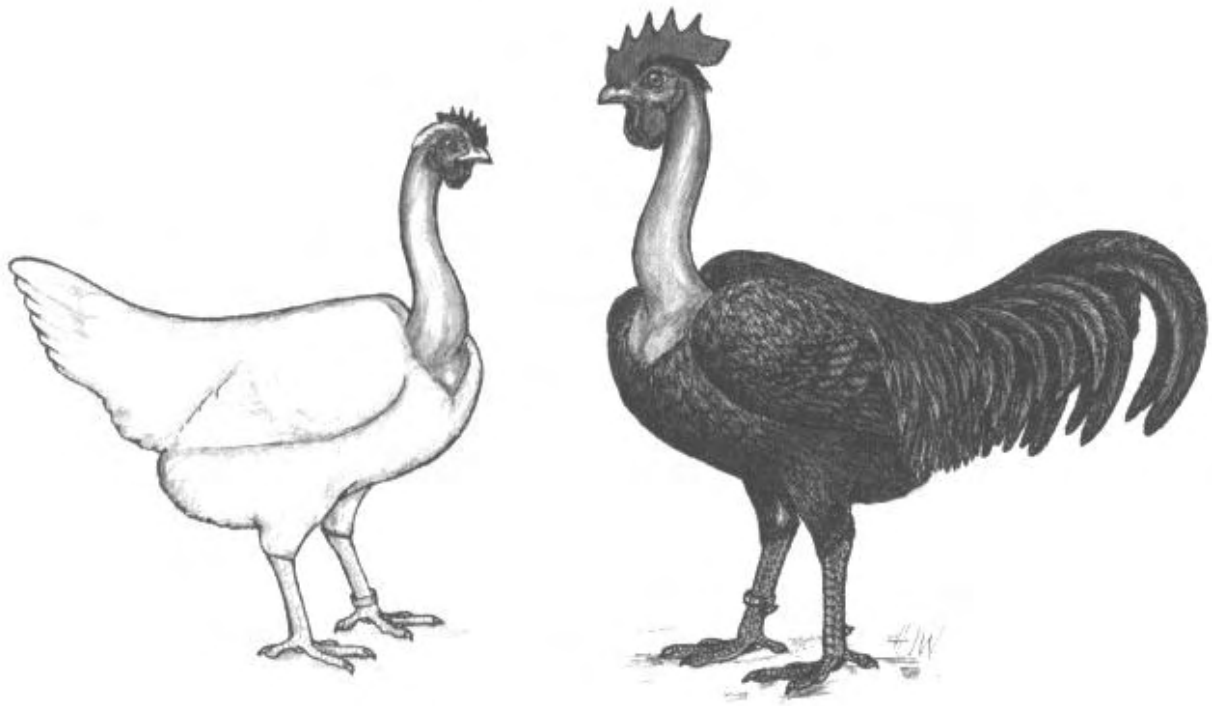

Abb. 4: Nackthalshuhn, Henne und Hahn (BUND DEUTSCHER RASSEGEFLÜGEL-ZÜCHTER e.V. (1999)

Nackthalshühner gehören laut Rassegeflügelstandard einem kräftigen, mittelhoch gebauten Landschlag an. Der Körper soll, wenn man ihn von der Seite betrachtet, ein nach hinten geneigtes Rechteck im Verhältnis 1:2 bilden. Hals und Kropf sollen federfrei und rothäutig sein. Der Brustkiel soll ebenfalls federfrei sein. Man wünscht ein knapp anliegendes Gefieder. Von den Tieren wird ein „angenehmes Temperament“ erwartet. Ein stark ausgeprägter Tuff sowie das Fehlen des federfreien Dreieckes an der Schenkelinnenseite werden als grober Fehler der Rassemerkmale angesehen.
Ausgewachsen soll der Hahn 2,5 – 3 kg wiegen und die Henne 2 – 2,5 kg. Die Bruteier sollten mindestens 55 g wiegen (BUND DEUTSCHER RASSEGEFLÜGEL-ZÜCHTER e.V., 1999).

Neben den Nackthalshühnern gibt es auch Zwerg-Nackthalshühner. Der Gesamteindruck und die groben Fehler der Rasse gleichen, außer in Bezug auf die Größe, der Beschreibung der Nackthalshühner. Hier wiegen die Hähne ca. 900 g und die Hennen 800 g. Die Bruteier sollten mindestens 30 g wiegen (BUND DEUTSCHER RASSEGEFLÜGELZÜCHTER e.V., 1999).

2.2.3 Die Vererbung der Nackthalsigkeit

Schon 1914 erkannte DAVENPORT, dass sich das Nackthalsgen monofaktoriell und dominant vererbt. 1933 wurde das Symbol Na für Nackthals eingeführt (HERTWIG, nach HUTT, 1949). 1958 beschrieb NOACK die unvollständige Dominanz des Gens. Auch der Gen-Locus wurde gefunden. Er befindet sich auf dem Chromosom 1 der Gruppe III. Der Mikrosatellit ADL0237 befindet sich im 5.7cM vom Gen-Locus des Na-Gens entfernt (PITEL et al., 2000). Auf dem gleichen Chromosom in relativ geringem Abstand befinden sich das Gen h für Seidenfiedrigkeit und das Gen Ea-P der Blutgruppe P. Weiterhin befinden sich auf dem Chromosom 1 das Gen P (pea comb = Erbsenkamm) und das Gen O, welches für die Einlagerung von Gallenfarbstoffen in die Eischale verantwortlich ist und somit die blau-grünliche Schalenfarbe hervorruft (SOMES, 1988).
Lediglich für das Gen P (Erbsenkamm) konnte eine Interaktion mit dem Nackthalsgen nachgewiesen werden (CLASSEN und SMYTH, 1977). Durch beide Gene kommt es zu einer Verbreiterung der federfreien Fluren (Apterien) an der seitlichen Brustwand. Bei gleichzeitiger Anwesenheit im Genom eines Tieres bewirken sie eine mehr als additive Vergrößerung der Apterien. Außerdem besteht auch eine Interaktion mit dem auf dem Geschlechtschromosomen Z liegenden dw-Gen (dwarfism = Verzwergung) (TOUCHBURN und BLUM, 1971 und 1972, TOUCHBURN et al., 1979; MERAT und BORDAS, 1974; MERAT, 1979; BORDAS und MERAT, 1984). Beschrieben wurden Wechselbeziehungen zwischen diesen Genen und dem Lipidstoffwechsel (TOUCHBURN und BLUM, 1971 und 1972, TOUCHBURN et al., 1979), dem Körpergewicht (TOUCHBURN und BLUM, 1972), der Körpertemperatur (TOUCHBURN und BLUM, 1972) und der Futteraufnahme (MERAT und BORDAS, 1974; MERAT, 1979; BORDAS und MERAT, 1984).

2.2.3.1 Der Einfluss des Gens für Befiederungsrestriktion auf Befruchtung und Schlupf

Von SMITH und LEE (1977) wird über eine um 8 % höhere Befruchtungsrate von heterozygot nackthalsigen Hähnen gegenüber normalbefiederten berichtet. Sie kön-

nen jedoch keine Erklärungen dafür geben. Aber auch in anderen Untersuchungen werden nicht identische Schlupfleistungen gefunden. So beschreibt CRAWFORD (1975) eine signifikant niedrigere Schlupfrate von heterozygot befiederten weiblichen Küken nach Anpaarung von mischerbigen Hähnen an vollbefiederte Hennen. Dieses Ergebnis wird von RAUEN (1985) bestätigt. Er erhält bei seinen Untersuchungen eine hochsignifikant verminderte Schlupfleistung der mischerbigen Küken gegenüber der des vollbefiederten Genotyps. Bei verschiedenen über mehrere Jahre verteilten Schlüpfen misst er eine im Durchschnitt um 8,8 % niedrigere Schlupfrate für heterozygot befiederte Tiere. ZEIN-EL-DEIN et al. (1981a) und SHARIFI (2004) kommen für homozygot nackthalsige Tiere zu einem ähnlichen Ergebnis. Sie zeigen gegenüber den vollbefiederten Tieren eine verminderte Schlupfleistung.

2.2.4 Zusammenhänge zwischen der Nackthalsigkeit und morphologischen Parametern

2.2.4.1 Die Befiederung

Das Nackthalshuhn unterscheidet sich von anderen Hühnerrassen durch das insbesondere im Halsbereich reduzierte Gefieder. Außerdem kommt es zu einer Verminderung der Gesamtgefiedermenge durch die Verbreitung der federfreien Bezirke (DAVENPORT, 1914; HUTT, 1949; NOACK, 1958; CRAWFORD, 1976; SCOTT und CRAWFORD, 1977; CLASSEN und SMYTH, 1977; BORDAS et al. 1978, MONNET et al., 1979; ZEIN-EL-DEIN et al., 1981a; RAUEN, 1985). NOACK (1958) unterscheidet in seinen Untersuchungen nackthalsige Tiere, die noch einen Federtuff proximal des Kropfes an der ventralen Halsseite aufweisen, von solchen, die keine Federn am Hals haben. Die letzteren ordnet er als reinerbig ein, während diejenigen mit Federtuff als Kreuzungstiere angesehen werden. Der Grad der Befiederungsrestriktion lässt darauf schließen, ob es sich um ein homozygot nackthalsiges Tier oder um ein heterozygotes handelt.
CRAWFORD (1976) bestätigt dieses Ergebnis durch einen Versuch, bei dem er nackthalsige Tiere mit und ohne Federbüschel am Hals mit vollbefiederten anpaart. Die Hühner mit Tuff vererben immer wieder heterozygote und vollbefiederte Genotypen, während die Nackthalsigen in der F1-Generation immer Küken mit Federn im

Kropfbereich hervorbringen. Allerdings wird in dieser Veröffentlichung auch darauf hingewiesen, dass es anscheinend reinerbig nackthalsige Tiere gibt, die vereinzelte Federn in diesem Bezirk aufweisen. Diese Vermutung wird in einer weiteren Untersuchung bestätigt (SCOTT und CRAWFORD, 1977). Außerdem finden die Autoren im Tuff der rechten Halsseite signifikant mehr Federn als in dem der linken Seite. Eine Erklärung für dieses Phänomen können die Autoren nicht geben.

Die Unterscheidung zwischen homozygoten und heterozygoten Befiederungstypen kann weiter präzisiert werden: homozygote Tiere weisen maximal 26 Federn und heterozygote mindestens 34 Federn im Tuff auf. Außerdem besitzen heterozygote fünf Federreihen lateral am Sternum, während die homozygoten nur drei Federreihen aufweisen (BORDAS et al., 1978). Diese Vergrößerung des apteriellen Bereichs geht vor allem auf Kosten der ventralen Federfluren (CRAWFORD, 1976). BORDAS et al. (1978) bestimmen planimetrisch von zwei reinerbigen und zwei mischerbigen Hennen die Befiederung der gesamten Körperoberfläche und stellen fest, dass die heterozygoten im Vergleich zu den homozygoten nahezu die doppelte Hautfläche mit Federkielen bedeckt haben.

Beim Vergleich der Quotienten aus Feder- zu Lebendgewicht steigt wie erwartet dieser Quotient von homozygot nackthalsigen über die heterozygoten zu den normalbefiederten Hühnern an (BORDAS et al., 1978; MONNET et al., 1979; ZEIN-EL-DEIN et al., 1981a; RAUEN, 1985), wobei allerdings auffällt, dass die im Warmstall gehaltenen Gruppen im Gegensatz zu den unter Normaltemperatur gehaltenen ein tendenziell höheres Federgewicht aufweisen (MONNET et al., 1979). Dies bestätigt auch RAUEN (1985), der an Tieren, die unter variierenden Umgebungstemperaturen gehalten werden, eine subjektive Befiederungsbonitur für verschiedene Körperbezirke (Hals, Kloake, Brust, Rücken, Flügel) durchführt.

2.2.4.2 Die Haut

Die unbefiederte Haut vor allem der adulten männlichen Nackthälse unterscheidet sich von der der Normalbefiederten. Sie ist sowohl im Halsbereich als auch im Kloakenbereich von dunkelroter Farbe und dicker fester Beschaffenheit. Sie ähnelt damit histologisch gesehen der Haut der Kehllappen (HUTT, 1949).

Die Fläche der Körperanhänge „Kamm“ und „Kehllappen“ sind bei nackthalsigen Hühnern signifikant vergrößert (MONNET et al., 1979 und 1980; BORDAS und MERAT, 1984; HAMMADE et al., 1987).

2.2.5 Thermoregulation bei adultem Geflügel

Für die Thermoregulation beim Geflügel stehen zum einen nervale Mechanismen (SIMON et al., 1986) und zum anderen Effektorsysteme (IUPS THERMAL COMMISSION, 2001) zur Verfügung. Dabei handelt es sich bei den Effektorsystemen um autonome Mechanismen und um thermoregulatorisches Verhalten. Die Effektorsysteme dienen dazu, die Körpertemperatur im homoiothermen Organismus möglichst konstant zu halten, indem zusätzliche Wärme gebildet bzw. die Aufnahme oder Abgabe von Wärme beeinflusst wird (IUPS THERMAL COMMISSION, 2001).
Die nervalen Mechanismen der Thermoregulation stimmen bei Säugern und Vögeln weitgehend überein (DAWSON und WITTOW, 2000). Die thermoregulatorischen Effektoren werden gesteuert, in dem von zentralnervalen Strukturen afferente Temperatursignale in efferente Signale umgewandelt werden. Diese efferenten Signale liefern den thermoregulatorischen Sollwert und integrieren physiologische und pathologische Einflüsse (SIMON et al., 1986). Vögel nehmen ihre Umgebungstemperatur hauptsächlich über die Hauttemperatur wahr, die von Thermorezeptoren gemessen wird. Bei den Thermorezeptoren handelt es sich morphologisch um freie Nervenenden (HENSEL, 1974). Diese freien Nervenenden existieren in verschiedenen Geweben. So findet NECKER (1973) diese in der Gesichtshaut und im Schnabel der Taube, LEITNER und ROUMY (1974) dagegen an der Außenseite des Oberschnabels und in der Zunge der Pekingente. Weitere Thermorezeptoren befinden sich in den befiederten Hautbereichen, besonders des Rückens, der Flügel sowie über der Pectoralmuskulatur, jedoch nicht an den Extremitäten (NECKER, 1973). SCHMIDT (1982) konnte an der Taube nachweisen, dass die Thermorezeptoren der Gesichtshaut vorrangig das thermoregulatorische Verhalten beeinflussen. Den kutanen Thermorezeptoren der übrigen Körperoberfläche schreibt NICHELMANN (1986) die Aktivierung der autonomen Thermoregulationsmechanismen zu.

Die autonomen Mechanismen der Thermoregulation setzen ein, sobald die Umgebungstemperatur unterhalb der thermisch neutralen Temperatur sinkt bzw. steigt. An dieser Stelle soll jedoch nur auf hohe Umgebungstemperaturen eingegangen werden.

In jedem Organismus fällt Prozesswärme an. Ein Teil dieser Wärmeenergie kann zur Aufrechterhaltung der Körpertemperaturhomöostase verwendet werden, ein anderer Teil aber muss im Allgemeinen an die Umgebungstemperatur abgeführt werden, um ein Überhitzen des Lebewesens zu vermeiden. Bei niedrigen Umgebungstemperaturen ist dies kein Problem, da die Temperaturdifferenz zwischen Umgebung und Körper hoch ist. Hier ist eher eine ausreichende Isolierung der Körpers wichtig, um nicht zuviel Wärme zu verlieren. Beim Geflügel spielt in dieser Hinsicht unter anderem ein dichtes Gefieder eine große Rolle (GOLL et al., 1986). Unter hohen Außentemperaturen dagegen wird die Wärmeabgabe problematischer. Da dem Huhn keine Schweißdrüsen zur Verfügung stehen, setzt es in vermehrtem Maße das Wärmehecheln ein. Dabei wird die Atemfrequenz erhöht und das Atemzugvolumen erniedrigt. Dabei beobachtet VAN KAMPEN (1984) eine Steigerung der Atemfrequenz um das 17fache des Ruhewertes. Dieses Verhalten ist energetisch aufwendiger, steht aber allen Hühnern offen. Erst bei Konvektion, Konduktion, Radiation und der sensiblen Wärmeabgabe bietet eine Gefiederreduzierung deutliche Vorteile. Die Wirkung der Isolierschicht, die bei normalbefiederten Hühnern durch die von den Federn am Körper gehaltene Luft gebildet wird, ist bei reduzierter Befiederung herabgemindert. Die Haut kann hier leichter abkühlen und über den Wärmeaustausch zwischen Körperkern und –schale durch ateriovenöse Anastomosen die Kernkörpertemperatur konstant gehalten werden (VAN KAMPEN, 1984). Im Falle des Nackthalshuhns treffen hier mehrere vorteilhafte Gegebenheiten zusammen. Hier tritt nicht nur eine Gefiederreduktion am Körper, sondern eine nahezu vollständige Federlosigkeit des Halses, verbunden mit vergrößerten Körperanhängen (Kamm und Kehllappen) und einer vermutlich größeren Körperoberfläche (aufgrund des niedrigeren Gewichts) auf. Die Vermutung liegt nahe, dass das Nackthalshuhn unter hohen Umgebungstemperaturen auf Grund seiner thermoregulatorischen Vorteile auch bessere Konstitutions- und Leistungsparameter aufweisen muss. Diese Annahme wird von vielen Untersuchungen bestätigt, was in den nachfolgenden Kapiteln dargestellt wird.

2.2.6 Zusammenhänge zwischen der Nackthalsigkeit und der Leistungsbereitschaft bei unterschiedlichen Umgebungstemperaturen

Das Nackthalsgen führt unter Warmstallbedingungen dazu, dass die Bruteiqualität beim Anlageträger tendenziell besser ist als beim Nichtanlageträger. So finden LADJALI et al. (1995) bei Bruteiern von vollbefiederten Hennen aus dem Warmstall mehr chimäre Embryonen (diploid/haploid und diploid/triploid) als bei Bruteiern von Nackthalshennen. Homozygote Nackthalsembryonen weisen unabhängig davon, ob die Elterntiere unter Normalstall- oder unter Warmstallbedingungen gehalten werden, in etwa die gleiche embryonale Frühmortalität auf. Dahingegen zeigen die Embryonen der vollbefiederten Hennen eine signifikant höhere Mortalität in dieser Phase. Jedoch ist bei homozygoten Nackthälsen die späte embryonale Sterblichkeit erhöht. Bei heterozygoten Tieren ist dies nicht der Fall (SHARIFI, 2004).

Unter Normalstallbedingungen zeigen Nackthalsembryonen eine verminderte Schlupffähigkeit gegenüber den vollbefiederten. Dieser Effekt kehrt sich unter hohen Umwelttemperaturbelastungen der Hennen um. Im Warmstall (30 °C) sinkt bei vollbefiederten Hennen die Schlupfrate der Nachzucht von 77,2 % auf 58,2 % ab (SHARIFI, 2004).

Da es aufgrund des reduzierten Gefieders bei nackthalsigen Tieren zu einer schlechteren Isolation des Körpers und damit zu einer vermehrten Wärmeabgabe an die Umgebung kommt, ist ein erhöhter Futterbedarf unter Normalstallbedingungen wahrscheinlich. Dies wurde in verschiedenen Untersuchungen bestätigt (MERAT et al., 1974; TOUCHBURN et al., 1979; BORDAS et al, 1980; RAUEN, 1985; HAMMADE et al., 1987; YAHAV et al. 1998). Bei gemäßigten Umwelttemperaturen stellen MERAT et al. (1974) für männliche Tiere eine signifikant höhere Futteraufnahme bei Vorhandensein des Nackthalsgens fest. Für die Hennen ließ sich dies nicht statistisch absichern. Bei BORDAS et al. (1980) weisen die Tiere mit steigendem Nackthalsgenanteil eine höhere Futteraufnahme auf. Die Unterschiede zwischen dem homozygot nackthalsigen Genotyp und dem vollbefiederten können auch statistisch abgesichert werden.
RAUEN (1985) kann außerdem nachweisen, dass die Futteraufnahme von Hühnern mit Nackthalsgenanteil unabhängig von der Umgebungstemperatur signifikant erhöht

ist. Dies gilt ebenso für den „intrinsic appetite“, den er aus dem Quotienten von Futteraufnahme pro Einheit metabolisches Körpergewicht bildet, wodurch er die um die Körpergröße bereinigte Futtermenge pro Individuum errechnet. Auch HAMMADE et al. (1987) stellen einen höheren Futterverbrauch bei gefiederreduzierten Tieren fest, den sie als durch die gesteigerte Wärmeabgabe aufgrund schlechter Körperisolation bedingt ansehen. Eine temperaturbedingte Verringerung der Futteraufnahme zieht eine Leistungsabnahme nach sich. Diese fällt in der Untersuchung von HAMMADE et al. (1987) für restriktiv befiederte Hühner niedriger aus als für die vollbefiederten. Im Gegensatz dazu stehen die Untersuchungen von TOUCHBURN und BLUM (1972), SIMON (1972) sowie HANZL und SOMES (1983a). Sie finden unter gemäßigten Umwelttemperaturen keine Unterschiede im Futteraufnahmevermögen bei den drei Befiederungstypen.

Im Allgemeinen kann man davon ausgehen, dass die Futteraufnahme beim Huhn pro Grad Celsius um etwa 1,5 – 3 % sinkt (OTA, 1960; JONES et al., 1976; HORST und PETERSEN, 1979). Übereinstimmend berichten die Autoren über eine höhere Futteraufnahme der Nackthälse unter hohen Umgebungstemperaturen gegenüber der der vollbefiederten Tiere (BORDAS et al., 1978; MONNET et al., 1979; ZEIN-EL-DEIN et al., 1981b; HANZL und SOMES, 1983a; RAUEN, 1985; HAMMADE et al., 1987). Diese weniger herabgesetzte Futteraufnahme führt dazu, dass die Leistung der Hühner mit Nackthalsgenanteil weniger stark sinkt, als die der vollbefiederten Hühner.

Einige Autoren arbeiten mit genetisch vollbefiederten Tieren, die nur spärlich befiedert waren und/oder an Brust und/oder Hals künstlich befiederungsreduziert, d.h. gerupft wurden. Bei diesen kommt es ebenfalls zu einer erhöhten Stoffwechselaktivität mit erhöhtem Sauerstoffverbrauch (RICHARDS, 1977), schlechterer Futtereffizienz (LEESON und MORRISON, 1978) und erhöhtem Erhaltungsbedarf (HUGHES, 1980). TULLET et al. (1980) ermitteln bei fortschreitender Gefiederreduktion eine höhere endogene Wärmeproduktion, die mit einer gestiegenen Futteraufnahme und einem leicht erniedrigten Körpergewicht einhergeht. Jedoch setzt bei künstlich gefiederreduzierten Hühnern sofort die Federneubildung ein.

Auf das Körpergewicht hat das Nackthalsgen unter gemäßigten Umgebungstemperaturen keinen positiven Einfluss. Viele Autoren berichten entweder von im Gegensatz zu den vollbefiederten erniedrigten (BORDAS et al., 1978; MERAT, 1979;

MONNET et al., 1980; BORDAS und MERAT, 1984; HANZL und SOMES, 1983a, 1983b; MERAT, 1986; HAMMADE et al., 1987) oder nicht unterschiedlichen Gewichten (SIMON, 1972; TOUCHBURN und BLUM, 1972; MERAT und BORDAS, 1974). Die Untersuchungen wurden jedoch teilweise mit sehr jungen Tieren und sehr geringen Tierzahlen (SIMON, 1972; TOUCHBURN und BLUM, 1972), an Mastgeflügel (BORDAS et al., 1978; HANZL und SOMES, 1983a, 1983b), an 10 Wochen alten Junghennen (MONNET et al. 1979) oder an adulten Legehennen (MERAT und BORDAS, 1974; MERAT, 1979; BORDAS und MERAT, 1984) durchgeführt. Für die Gewichte von Herz und Leber konnten keine Genotypeinflüsse festgestellt werden (BORDAS et al., 1978).

Unter Warmstallbedingungen (Temperaturen ≥ 30 °C) wirkt sich das Na-Gen positiv auf die Lebendmasseentwicklung aus. So wird zwar für alle drei Befiederungstypen von niedrigeren Körpergewichten im Warmstall berichtet (MERAT et al., 1974, BORDAS et al., 1980; MONNET et al., 1980; BORDAS und MERAT, 1984; RAUEN, 1985; HAMMADE et al., 1987; SINGH et al., 2001). Jedoch fällt dabei die Gewichtsreduzierung bei den Tieren mit Nackthalsgenanteil zum Teil signifikant niedriger aus, so dass sie je nach Dauer der Wärmebelastung sogar höhere Gewichte als die Vergleichsgruppe im Kontrollstall erreichen können (SHARIFI, 2004; RAUEN, 1985; EBERHARD und WASHBURN, 1993a; DEEB und CAHANER, 2001; SINGH et al., 2001).

MAFENSI (1995) vergleicht in seinen Untersuchungen die Auswirkungen des Klimas in Kamerun auf Hühner. Dabei untersucht er neben einer einheimischen Rasse, die die Kontrollgruppe bildet, auch die Rassen „Dahlem Red normal feather (DANO)“ und „Dahlem Red naked neck (DANN)“. Vom Schlupf bis zur 9. Lebenswoche sind die vollbefiederten Tiere signifikant schwerer als die „DANN“. Ab der 12. Lebenswoche sind die „DANN“ signifikant schwerer. Beide Tiergruppen sind zu jeder Zeit signifikant schwerer als die Kontrollgruppe mit Tieren der im Kamerun beheimateten Rasse „Indigenous Cameroon Fowl“. Auch von PATRA et al. (2002) werden bei homozygoten Nackthälsen höhere Gewichte gefunden als bei den heterozygoten und den vollbefiederten Tieren. Die Ergebnisse werden von YALCIN et al. (1997) an heterozygoten und vollbefiederten Broilern bestätigt. Auch sie finden für die Tiere mit Nackthalsgenanteil eine bessere Adaption an hohe Umgebungstemperaturen. BARUA et al. (1998) kommen für homozygote Nackthälse im Vergleich zu voll-

befiederte Tieren zu dem gleichen Ergebnis. Diesen Effekt finden CAHANER et al. (1993) bei schnell wachsenden Broilern bereits unter gemäßigten Umgebungstemperaturen. Hier erreichen die homozygot nackthalsigen Hühner höhere Gewichte als die beiden anderen Genotypen. Dieser Effekt verstärkt sich unter hohen Umgebungstemperaturen.

Nicht nur am lebenden Huhn, sondern auch am Schlachtkörper lässt sich der positive Effekt des Na-Gens unter hohen Umweltbedingungen nachweisen. So lassen HANZL und SOMES (1983b) das Fleisch unterschiedlich befiederter Hennen, die im Warmstall bei 37,7 °C acht Wochen lang gehalten worden sind, organoleptisch prüfen und erhalten eine statistisch gesicherte Präferenz für das Fleisch der homozygot nackthalsigen Hühner als zartestes, wohlschmeckendstes und insgesamt als das am meisten bevorzugte. Sie bestimmen auch den Gesamtkörperfettgehalt und den Fettgehalt von Schenkel- und Brustmuskulatur bei Tieren der verschiedenen Genotypen, die entweder bei 21 °C oder 37,7 °C gehalten worden sind. Auch die Prüfung auf die Fleischinhaltsstoffe spiegelt den Vorteil wieder. So liegt sowohl der Fettgehalt des Körpers als auch der der Schenkelmuskulatur bei den homozygoten Nackthälsen am niedrigsten. Er liegt bei den homozygoten Tieren 8 % unter dem der heterozygoten Tiere. Bei den vollbefiederten Tieren liegt der Fettgehalt 18 % über dem der Heterozygoten. Sowohl das Brust- als auch das Keulenfleisch der homozygot nackthalsigen Tiere enthält im Warmstall mehr Flüssigkeit.
Der Lipidgehalt der Brustmuskulatur unterscheidet sich zwischen den Genotypen nicht. Außer auf den Fettgehalt wirkt sich das Nackthalsgen auch positiv auf die Fleischfülle aus (ZEIN-EL-DEIN et al., 1981b). Der Anteil an Fleisch ohne Knochen liegt beim heterozygoten Nackthals um 4 % höher als beim vollbefiederten Huhn (Nana: 48,9 %, nana: 44,9 %). Diese Aussage kann von BORDAS et al. (1978) tendenziell bestätigt werden. Jedoch kann in diesen Untersuchungen eine Erhöhung des Anteils der Brustblasen durch das fehlende Gefieder im Brustbereich beobachtet werden. Sie kommen bei nackthalsigen Genotypen signifikant häufiger vor. Brustblasen verschlechtern die Schlachtkörperqualität.

Außer für das Eigewicht lassen sich keine signifikanten Einflüsse des Nackthalsgens auf die Legeleistungskriterien feststellen. Von MERAT (1979) werden heterozygote und vollbefiederte Tiere untersucht. Dabei handelt es sich um Tiere, die zum einen

das Zwergengen tragen und zum anderen normalwüchsig sind. Für den heterozygoten Genotyp wird jeweils eine Erhöhung des Eigewichts um ca. 1,5 % beobachtet. Diese Ergebnisse können von BORDAS et al. (1980) nicht bestätigt werden. Bei den von BORDAS et al. (1980) untersuchten Tieren handelt es sich um normalwüchsige Tiere. Sie untersuchen die Legeleistung aller drei Befiederungstypen und finden unter gemäßigten Umgebungstemperaturen lediglich für die homozygoten Tiere eine Steigerung des Eigewichts um ca. 1,5 %, nicht jedoch bei den mischerbigen und den vollbefiederten Tieren. Keine signifikanten Unterschiede im Eigewicht werden von MERAT et al. (1974) und BORDAS und MERAT (1984) gefunden.

Im Hinblick auf die Eizahl können ebenfalls keine eindeutigen Ergebnisse gefunden werden. So stellen manche Autoren eine tendenziell geringere Eizahl beim homozygoten Nackthals fest (BORDAS et al., 1980; BORDAS und MERAT, 1984). Andere Autoren stellen keinen Unterschied zwischen den Genotypen fest (MERAT und BORDAS, 1974; MERAT et al., 1974, SMITH und LEE, 1977; MERAT, 1979; BITGOOD et al. 1984). CHEN und TIXIER-BOICHARD (2003) finden ebenfalls bei den homozygoten Nackthälsen niedrigere Eizahlen und höhere Eigewichte, die statistisch nicht abgesichert sind.

Mehrere Autoren finden unter Hitzestress eine zumindest tendenzielle Überlegenheit der Nackthalsgenotypen, vor allem in Bezug auf die Eimasse und das Einzeleigewicht (SHARIFI, 2004; MERAT et al., 1974; BORDAS et al, 1980; BORDAS und MERAT, 1984; RAUEN, 1985; VON HAAREN-KISO, 1991; HORST, 1980). HORST (1980) schlussfolgert aus Versuchen, die an verschiedenen tropischen Standorten durchgeführt wurden, dass das Nackthalsgen einen umso größeren positiven Einfluss auf die Leistung nimmt, je schwerer die Hennen und auch je ungünstiger die Haltungs- und Umweltbedingungen sind.

MAFENSI (1995) findet sowohl bei den „DANO“, als auch bei den „DANN“ eine bessere Leistung in Bezug auf die Eizahl sowie die Eimasse als bei der Kontrollgruppe. Allerdings findet er auch einen höheren Futterverbrauch. Die beste Futterverwertung stellt er bei den „DANO“ Hühnern fest gefolgt von den „DANN“.

Bei SHARIFI (2004) zeigt sich, dass es bei homozygoten Nackthalshennen der Broilermutterlinie sowohl im Warmstall, als auch im Kaltstall weniger Nichtleger gibt als bei den vollbefiederten Tieren. Dabei finden sich die meisten Nichtleger unter der

Gruppe der vollbefiederten Hennen, die im Warmstall gehalten wurden. Das Eigewicht wird ebenfalls von den vollbefiederten Hennen im Warmstall am meisten reduziert.

Während sich bei Vorliegen des Nackthalsgens sowohl für den homozygoten als auch für den heterozygoten Genotyp kein Einfluss auf den Dotteranteil andeutet, wird die Eiklarhöhe signifikant negativ beeinflusst (BORDAS et al., 1980). Außerdem tritt beim homozygoten Tier auch ein signifikant höheres Eiklargewicht auf, was beim heterozygoten Huhn nicht der Fall ist. Von den Autoren wird angenommen, dass es bei der Oogenese zu einer stärkeren Sekretion der flüssigen Eiklarkomponente kommt.
Ein erhöhter Anteil an Knickeiern bei homozygoten Hennen wird von BORDAS et al. (1980) festgestellt, was aber in nachfolgenden Versuchen nicht bestätigt werden konnte (BORDAS und MERAT, 1984). Auch die Schalendicke und der Schalenanteil unterscheiden sich zwischen den Genotypen nicht (MERAT et al., 1974; BORDAS et al., 1980; BORDAS und MERAT, 1984).

2.2.7 Einfluss der Nackthalsigkeit auf die Haut- und Körpertemperatur sowie Atemfrequenz unter hohen Umgebungstemperaturen

EBERHARD und WASHBURN (1993b) halten eine leichte und eine schwere Rasse mit jeweils drei Genotypgruppen (NaNa, Nana und nana) unter Normalstallbedingungen und im Warmstall. Alle Gruppen werden kurzzeitig Hitzestress ausgesetzt. Die im Warmstall gehaltenen Tiere haben einen geringeren Anstieg der Basalkörpertemperatur als die im Normalstall gehaltenen. Die homozygot nackthalsigen Tiere der leichten Gruppe haben einen signifikant höheren Anstieg der Basaltemperatur als die beiden anderen Genotypen. Bei der schweren Rasse kann unter Hitzestress kein Unterschied der Körpertemperatur innerhalb der Genotypen festgestellt werden. Jedoch ist der Anstieg der Körpertemperatur bei den Broilern etwa doppelt so hoch wie bei der leichten Rasse. Die Autoren vermuten einen Zusammenhang zwischen dem niedrigeren Körpergewicht und der höheren Körpertemperatur, der sich jedoch in dieser Untersuchung nicht statistisch absichern lässt. Des Weiteren vermuten sie, dass, wenn der Hitzestress über einen längeren Zeit-

raum einwirkt, die Körpertemperatur der homozygot nackthalsigen Tiere sich stabilisiert und die der vollbefiederten Tiere weiter ansteigt. Insgesamt reagieren die Hühner der leichten Rasse sensibler auf die Hitzeeinwirkung. Bei diesen Tieren hat die Thermoregulation direkt eingesetzt, wohingegen die Broiler langsamer reagieren und dadurch den höheren Anstieg der Körpertemperatur zeigen. Diese Reaktion der Hühner auf die Umgebungstemperatur wird von DEEB und CAHANER (1999) bestätigt. Sie untersuchen den Einfluss von wechselnden Umgebungstemperaturen auf die drei Genotypen (homozygot nackthalsig, heterozygot, vollbefiedert). Dabei finden sie unter hohen Umgebungstemperaturen eine positive Korrelation zwischen der Federmasse und der Körpertemperatur der Tiere. Die Körpertemperatur ist bei den homozygot nackthalsigen Hühnern am niedrigsten und bei den vollbefiederten Hühnern am höchsten. Dieses Ergebnis spiegelt das höhere thermoregulatorische Vermögen der homozygoten und heterozygoten Nackthalsgenträger wieder.

Die Auswirkungen des Nackthalsgens auf die Hauttemperatur sind bisher wenig untersucht worden. Jedoch kommen die verschiedenen Autoren zu unterschiedlichen Ergebnissen, die sich zum Teil mit dem Alter der untersuchten Hühner erklären lassen. So berichten SOMMER und DZAPO (1985) von einer leicht höheren Körpertemperatur bei restriktiv befiederten Küken im Alter von 15 Tagen. Nach dem Wechsel in eine Klimakammer kam es zu einer Erhöhung der Oberflächentemperatur bei allen Befiederungsgenotypen, die für die Nackthalsgruppe deutlich geringer ausfällt als bei der normalbefiederten (+0,35 °C bzw. +1,0 °C). Dieser Effekt kehrt sich allerdings bis zum 49. Lebenstag um. Die Untersuchungen von HAMMADE et al. (1987) stehen dazu im Gegensatz. Jedoch untersuchen sie Tiere, die einige Tage älter sind. Sie finden eine leicht niedrigere Hauttemperatur für die Nackthalsgenotypen unter beiden Umweltbedingungen, die allerdings erst ab der 16. Lebenswoche statistisch abgesichert werden kann. Die von HAMMADE et al. (1987) gefundenen Ergebnisse können in anderen Untersuchungen für die homozygoten Nackthälse nicht aber für die heterozygoten Tiere bestätigt werden. Die Autoren berichten über eine signifikante Erniedrigung der Körpertemperatur von homozygoten Nackthälsen im Vergleich zu mischerbigen und vollbefiederten Genotypen (MONNET et al., 1980; MERAT und BORDAS, 1974; YAHAV et al., 1998). Sie führen dies auf die geringere Isolationswirkung des reduzierten Gefieders und die dadurch bessere Möglichkeit der Radiation zurück.

RAUEN (1985) vergleicht die Körpertemperaturen von mischerbigen und vollbefiederten Hennen unter variierenden Umgebungstemperaturen. Ihm stehen für diese Untersuchungen unterschiedliche Gewichtsgruppen zur Verfügung. Innerhalb dieser Gruppen sind die Tiere entweder heterozygot nackthalsig oder vollbefiedert. Er stellt ebenfalls fest, dass das Nackthalsgen eine Reduzierung der Körpertemperatur bedingt. Diese beträgt bei 18 °C für die leichteren Tiere nur 0,04 °C und für die schwereren 0,02 °C, während es bei 31 °C zu einer deutlichen Differenzierung zwischen diesen beiden Gruppen kommt. Hier liegen die nackthalsigen der leichten Gruppe 0,1 °C unter den vollbefiederten und die entsprechenden Tiere der schweren Population weisen sogar eine um 0,16 °C niedrigere Körpertemperatur auf. Außerdem beobachtet er unabhängig vom Befiederungstyp, dass ein höheres Körpergewicht unter Hitzestress eine Steigerung der Körperinnentemperatur um mehr als 0,2 °C gegenüber den Tieren der leichteren Gruppe bedingt. Dies hängt seiner Meinung nach allerdings auch vom gesamten genetischen Hintergrund der Population ab, da er diesen Unterschied zwischen den Körpertemperaturen unter hohen Umgebungstemperaturen für zwei unterschiedlich schwere Kontrollgruppen, die kein Nackthalsgen aufweisen, nicht finden kann.

HAMMADE et al. (1987) beschreiben für verschiedene Altersstufen eine erniedrigte Atemfrequenz bei den normalbefiederten Hühnern gegenüber den nackthalsigen. Dieser Genotypeinfluss lässt sich allerdings nur für die 16. Lebenswoche absichern. Sie beschreiben außerdem eine niedrigere Atemfrequenz bei 30 °C, was gegen das Wärmehecheln spricht. In ihrer Untersuchung atmen auch die homozygoten Nackthälse am häufigsten, die Frequenz wird unter Klimakammerbedingungen bei allen drei Befiederungsgenotypen um etwa den gleichen Betrag abgesenkt.

2.2.8 Auswirkungen von Hitzestress auf die Vitalität beim Geflügel

Bei leichten und mittelschweren Züchtungstypen werden geringere Mortalitätsraten unter Hitzestress gemessen als bei schweren Typen (KASSIM et al., 1982; RAUEN, 1985). PATRA et al. (2004) finden bei Broilern mit dem homozygot nackthalsigen Genotyp eine niedrigere Mortalität (11,71 %) als bei den Heterozygoten (12,28 %) und den Vollbefiederten (13,59 %). SHARIFI (2004) vergleicht in seiner Arbeit die

beiden homozygoten Genotypen (NaNa, nana) in Broilerlinien. Er misst unter Warmstallbedingungen für den nana-Genotyp eine Mortalität von 37,5 % und für den NaNa-Genotyp von 5 %. Unter Kaltstallbedingungen unterscheiden sich diese Genotypen nicht. In all diesen Untersuchungen zeigt sich der Vorteil der Hühner mit Na-Gen gegenüber den vollbefiederten Hühnern.

2.3 Atmungskette und oxidative Phosphorylierung

Von den Mitochondrien werden 85 – 90 % der vom tierischen Organismus benötigten Energie bereitgestellt. Dies wird ermöglicht durch die Lokalisation der Enzyme der Atmungskette und der oxidativen Phosphorylierung in der Mitochondrieninnenmembran. Dort werden bis zu 95 % des in der Zelle produzierten ATP über die Oxidation reduzierter Coenzyme (NADH, $FADH_2$) mit Sauerstoff als Oxidationsmittel synthetisiert (HELDT, 1972; KADENBACH, 1972; MITCHEL, 1979; VON JAGOW und ENGEL, 1980). Die bei diesen Oxidationsvorgängen freiwerdende Energie wird allerdings nur zu 40 – 48 % als ATP oder GTP gespeichert, die restliche Energie steht dem Körper als Wärme zur Verfügung (LEHNINGER, 1972; KARLSON, 1992). Außer dem Citratzyclus, der energiereiche Elektronen in die Atmungskette einbringt, findet auch die Fettsäureoxidation und ein Teil der Glukoneogenese, der Aminosäureoxidation und des Harnstoffzyclus in Teilbereichen des Mitochondriums statt (BUDDECKE, 1989; LEHNINGER, 2001).

Das Prinzip der Atmungskette beruht auf dem Fluss der Elektronen vom Ort des niedrigsten Redoxpotentials (in diesem Fall NADH) zu demjenigen mit einem höheren Potential. Um einen möglichst hohen Ausnutzungsgrad bei der Speicherung der freiwerdenden Redoxenergie zu erreichen, ist die Atmungskette in mehrere Stufen zunehmender Potentiale unterteilt. Die bei den stattfindenden Redoxreaktionen anfallenden kleineren freien Energiemengen können effizient mit endergonen Reaktionen gekoppelt werden. Dazu wird von den Enzymen der Atmungskette nicht nur der irreversible Elektronentransport vom NADH zum Sauerstoff katalysiert, sondern gleichzeitig auch über einen Protonentransport ein Konzentrationsgradient aufgebaut (BUDDECKE, 1989; ALBERTS et al., 2004;

KARLSON, 1992). Die von Komplex I, III und IV durch die Membran transportierten H^+-Ionen fließen durch Komplex V wieder in den mitochondriellen Matrixraum zurück. Bei diesem Vorgang wird die Reaktion von freiem Phosphat und ADP zu ATP katalysiert, was als Atmungskettenphosphorylierung oder oxidative Phosphorylierung bezeichnet wird (ALBERTS et al., 2004; LEHNINGER, 2001).

Die Atmungskette selbst stellt ein System von vier Multienzymkomplexen vom Typ der Oxidoreduktase (Komplex I-IV) in Verbindung mit zwei Cofaktoren (Ubichinon und Cytochrom c) dar. Sie befinden sich untereinander weitgehend in einem Fließgleichgewicht. Die ATP-Synthetase wird als Komplex V ebenfalls zur Atmungskette gezählt. Das Schema der Atmungskette ist in Abbildung 5 dargestellt.

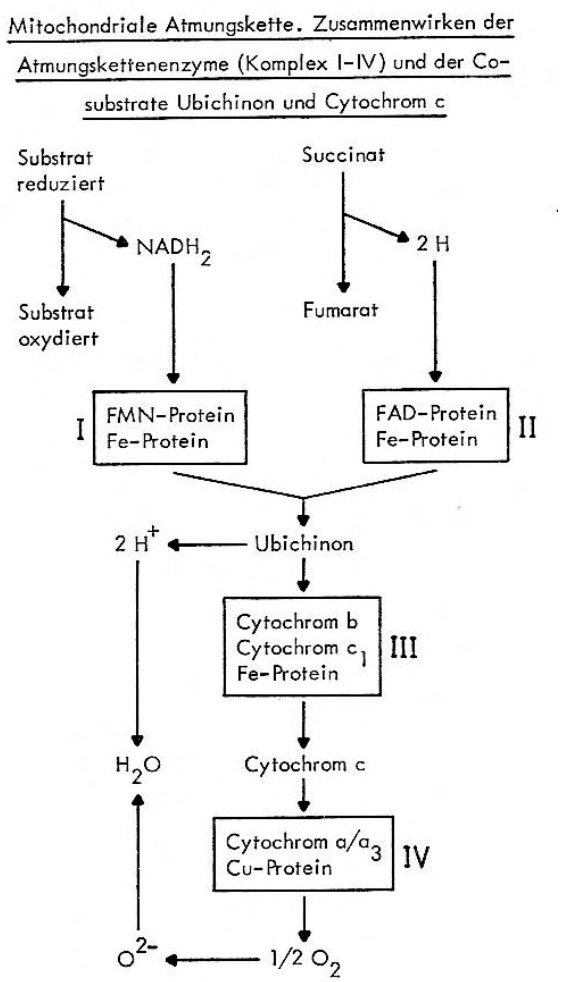

Abb. 5: Schematische Darstellung der wichtigsten Prozesse der oxidativen Phosphorylierung (BUDDECKE, 1989)

Folgende Multienzymkomplexe und Cofaktoren sind beteiligt:

- Komplex I: NADH-Ubichinon – Oxidoreduktase
- Komplex II: Succinat-Ubichinon – Oxidoreduktase
- Ubichinon/Coenzym Q
- Komplex III: Ubihydrochinon-Cytochrom-c – Oxidoreduktase
- Cytochrom c
- Komplex IV: Cytochrom-c-O_2-Oxidoreduktase
- Komplex V: ATP-Synthetase

Um zu berechnen, wie viel ATP pro verbrauchtem Sauerstoffatom aus ADP und organischem Phosphor gebildet wird, wird der P/O-Quotient als Maß für die Energiekonservierung eingesetzt. Von den drei Kopplungsstellen werden wahrscheinlich maximal zwölf Protonen aus dem Matrixraum transportiert. Zur Bildung eines ATP-Moleküls müssen drei Protonen zurückströmen. Außerdem wird eins für die Einschleusung von organischem Phosphat in den Matrixraum benötigt. Insgesamt können also höchstens drei ATP gebildet werden, wenn die gesamte Atmungskette durchlaufen wird. Dies ist der Fall, wenn die Elektronen von NAD-abhängigen Dehydrogenasen stammen (Substrat: z. B. Glutamat/Malat). Nicht mehr als zwei ATP entstehen, wenn Succinat von der Succinatdehydrogenase dehydriert wird, da hierbei das Elektronenpaar erst nach der ersten Kopplungsstelle auf Höhe des Ubichinon eingebracht wird (DENIS, 1986; SCHWERTZMANN und PEDERSEN, 1986; LEHNINGER, 2001).

Atmungskette und ATP-Bildung sind eng gekoppelt. Dies wird über die so genannte Kontrolle der Zellatmung durch die ADP-Phosphorylierung bzw. Akzeptorkontrolle erreicht (NIVIKOFF und HOLTZMANN, 1973; LEHNINGER, 2001; KARLSON, 1992). Wenn also ADP und organischer Phosphor im Matrixraum nicht vorhanden sind, laufen auch die Redoxreaktionen trotz vorhandenem Sauerstoff und Substraten nicht ab. Als Atmungskontrollindex oder RCR-Wert wird der Quotient aus Status 3 und 4 der mitochondrialen Atmung bezeichnet. Dieser Wert gibt einen Hinweis darauf, wie gut die Kopplung zwischen dem Sauerstoffverbrauch der Atmungskette und der ATP-Bildung ist, und damit gleichzeitig auch auf mögliche Schädigungen der Mitochondrieninnenmembran (HELDT, 1972). Zur Entkopplung können auch andere Stoffe führen, z. B. Stoffe wie Dinitrophenol (DNP), die zwar die Atmung der Mito-

chondrien stimulieren, aber die oxidative Phosphorylierung verhindern. Sie erreichen dies durch ihre Fähigkeit, als Protonophoren zu wirken und auf diese Weise die Protonen nicht über den Komplex V zurück in den Matrixraum zu schleusen, so dass die Energie für die ATP-Bildung verloren geht. Eine Entkopplung kann auch physiologischerweise bei Neugeborenen und manchen Säugern unter Kältestress bzw. beim Erwachen aus dem Winterschlaf in einem speziellen Gewebe, dem braunen Fettgewebe, auftreten. Dieser Vorgang dient der Erzeugung von Wärme. Ausgelöst wird sie durch das in der Innenmembran der Mitochondrien der dazugehörigen Zellen vorhandene Thermogenin (uncoupling protein). Dabei handelt es sich um ein Transportprotein, das ebenfalls als Protonophor wirkt (RIQUIER et al., 1983; LEAN et al., 1986; SELWYN, 1987; KARLSON, 1992).

2.3.1 Einflüsse auf Parameter der Atmungskette und der oxidativen Phosphorylierung

Schon von NOWINSKI und MAHAFFEY (1959) sowie von HENSON (1973) wurden altersabhängige Veränderungen im mitochondrialen Stoffwechsel beschrieben. Dazu untersuchten sie an Hühnerembryonen vom 8. Bruttag an bis in die postnatale Phase hinein die Mitochondrien von Leber und Skelettmuskel. In Abhängigkeit vom Gewebe und vom eingesetzten Substrat kam es zu teilweise sehr deutlichen Veränderungen des Atmungskontrollquotienten. Dabei bleibt der Atmungskontrollquotient in den Lebermitochondrien unabhängig von den Substraten gleich, im Muskelgewebe steigt er mit Glutamat und α-Ketoglutarat mit zunehmendem Alter an, während er mit Malat sinkt. Eine eindeutige Erklärung dafür kann nicht gegeben werden. Man schließt jedoch aus, dass es mit dem Anstieg der Atmungseinheiten zusammenhängt. Das Absinken des Atmungskontrollquotienten kann auch bei anderen Tierarten beobachtet werden. So zeigte sich bei Schweinen bei einer Untersuchung der Effizienz der oxidativen Phosphorylierung und der Atmungsaktivität von Herz-, Leber- und Muskelmitochondrien insbesondere für das Herzgewebe unter Zugabe von Glutamat und Malat ein genotypabhängiges deutliches Absinken der oxidativen Leistung im Wachstumsverlauf (DZAPO und WASSMUTH, 1983).

Von SOMMER (1986) wird bei Hähnen ein Alterseinfluss auf den Sauerstoffverbrauch, den ADP/O-Quotient und auf die Enzymaktivität der Mitochondrien von Herz und Leber festgestellt.

Genetische Einflüsse auf die Parameter der Atmungskette und der oxidativen Phosphorylierung sind vielfältig beobachtet worden. DZIEWIECKI und KOLATAJ (1980) finden gesicherte Unterschiede zwischen verschiedenen Ausgangsrassen (White Rock, Leghorn und Grünbein (polnische Rasse)) in der Atmungskette der Lebermitochondrien mit sieben verschiedenen Substraten. Die Kreuzungstiere der F1-Generation lagen mit ihren Werten entweder niedriger als die Ausgangsrasse oder näher zum tiefer liegenden Elterntier. BROWN et al. (1986) finden bei einer Gegenüberstellung der Atmungsparameter ADP/O-Quotient, RCR-Wert und Atmungsgeschwindigkeit von Lebermitochondrien mit dem Substrat Succinat für alle diese Kriterien höhere Werte bei den Tieren der Rasse White Leghorn gegenüber denen einer Masthybridherkunft.

Auch an anderen landwirtschaftlichen Nutztieren wurden bereits Untersuchungen zur oxidativen Phosphorylierung durchgeführt. Dabei werden bei Kaninchen der Rassen Weiße Neuseeländer (WN) und Deutsche Riesen (DR) für die Kreuzung DR * WN Werte gemessen, die über den Mittelwerten der Eltern liegen. Die beiden Rassen unterscheiden sich auch im Sauerstoffverbrauch, ADP/O-Quotienten und der Aktivität von SDH und Cytochrom-c-Oxidase der Lebermitochondrien (DZAPO et al., 1973). Am Schwein werden umfassende Untersuchungen von DZAPO und WASSMUTH (1979a, 1979b, 1983, 1984) durchgeführt. Dazu werden die Rassen Deutsches Edelschwein (DE) und Deutsche Landrasse (DL), ihre reziproken Kreuzungen sowie die Kreuzungen anderer Schweinerassen benutzt. Bei den Reinzuchttieren der Rassen DE und DL können signifikante Unterschiede im Sauerstoffverbrauch, ADP/O-Quotienten, Cytochrom-c-Oxidase (CO), NADH-Cytochrom-c-Reduktase-Aktivität (NCR) und auch in den Gehalten an Cytochromen (aa_3, b, c) und Flavoproteinen gefunden werden. Diese Ergebnisse sind alters- und gewebeabhängig (Leber, Herz und Hoden). Das Edelschwein weist eine höhere Atmungsgeschwindigkeit, einen höheren ADP/O-Quotienten (außer für die Hodenmitochondrien), eine größere Aktivität der CO sowie ein engeres Verhältnis von NCR/CO auf. Die Kreuzungstiere wurden in Gruppen unterschiedlicher Vitalität

eingeteilt und die Atmungsaktivität der Mitochondrien des *Musculus longissimus dorsi* gemessen. Die als vitaler eingestuften Tiere weisen sowohl für den ADP/O-Quotienten als auch für den RCR höhere Werte auf. Die Autoren stellen eine maternale Tendenz der Kreuzungen für die Parameter des mitochondrialen Energiestoffwechsels fest. Auch bei Schafen wurden bereits umfassende Forschungsarbeiten durchgeführt. Bei Schaflämmern werden von WOLANIS et al. (1980a) bei Untersuchungen an Zwerchfellmitochondrien Unterschiede zwischen Schwarzköpfigem Fleischschaf und Kreuzungen mit unterschiedlichem Finnschafanteil in Bezug auf Enzymaktivitäten (SDH, CO und NCR), Sauerstoffverbrauch, ADP/O-Quotienten sowie RCR-Wert nachgewiesen. Auch Leber- und Nierenmitochondrien der Lämmer der Rassen Schwarzköpfiges Fleischschaf, Merinoland- und Milchschaf und verschiedener Kreuzungen derselben zeigen signifikante Unterschiede in der SDH-Aktivität, dem Sauerstoffverbrauch, ADP/O-Quotienten, RCR und einigen Quotienten dieser Parameter (FIEBRAND, 1987). Weitere Untersuchungen am Schaf werden von HIENDLEDER (1989) durchgeführt. Er findet vielfältige Unterschiede in Enzymaktivitäten (CO, NCR, ATPase) und anderen Parametern der Atemkette und oxidativen Phosphorylierung. Er arbeitet mit Schafen der Rassen Rhön- und Merinolandschaf sowie deren reziproken Kreuzungen. Bei dieser Untersuchung differieren die Reinzuchttiere insbesondere in der Menge des von den Lebermitochondrien produzierten ATP, während die Kreuzungstiere deutliche Unterschiede vor allem in der NCR-Aktivität des Herzgewebes aufweisen. Zu ähnlichen Ergebnissen kommt KROGMEIER (1989). Er berichtet ebenfalls über signifikante Einflüsse der genetischen Gruppe auf die ATP-Syntheseaktivität, den Sauerstoffverbrauch, den ADP/O-Quotienten, die ATP-Produktion und den RCR-Wert bei Herz- und Lebermitochondrien der Rassen Merinoland- und Schwarzköpfiges Fleischschaf. Die meisten Werte der Kreuzungstiere liegen näher an denen der Vater- als an denen der Mutterrasse. Als weitere signifikante Einflussfaktoren erweisen sich das Geschlecht sowie der Geburtstyp. Bei Berücksichtigung dieser Effekte durch eine Faktoranalyse relativiert sich der Einfluss der genetischen Gruppe.

Die oxidative Phosphorylierung wird auch durch Umwelteinflüsse verändert. So kommt es bei Ratten nach kurzzeitiger Kälteeinwirkung zu einer Steigerung der Atmung der Lebermitochondrien bei gleichzeitig reduziertem ADP/O-Quotienten. Diese Werte sinken bei länger andauernden niedrigen Temperaturen wieder auf die Norm ab (BRUSTOVETSKY et al., 1985).

2.3.2 Beziehungen zu Leistungsparametern

Mehrere Autoren gehen davon aus, dass kausale Zusammenhänge zwischen der Aktivität und Effizienz der Energiebereitstellung der mitochondrialen Atmungskette und den Leistungsparametern bestehen. Dabei können unter anderem tierart-unabhängige Korrelationen zwischen Leistungsmerkmalen und dem Sauerstoff-verbrauch der Lebermitochondrien festgestellt werden. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 3a und 3b zusammengefasst.

Tab. 3a: Zusammenhänge zwischen der Aktivität und Effizienz der Energie-bereitstellung der mitochondrialen Atmungskette und Leistungsparametern bei verschiedenen landwirtschaftlichen Nutztieren (Zusammenfassung nach HIENDLEDER, 1989) (H = Herz, L = Leber, R = Rückenmuskel):

Tierart	Merkmal	korreliert mit
Huhn (SOMMER, 1986)	Eizahl	Cytochrom-c-Oxidase (L)
		NCR/CO (H, L)
		Sauerstoffverbrauch (L)
		ADP/O (L)
	Eimasse	Cytochrom-c-Oxidase (L)
		NCR/CO (H)
		Sauerstoffverbrauch (H, L)
		ADP/O (L)
	Verlustrate	NCR/CO (H, L)
		Sauerstoffverbrauch (L)
		ADP/O (L)
	Körpergewicht	Cytochrom-c-Oxidase (H, L)
		NADH-Cytochrom-c-Reduktase (H, L)
		NCR/CO (H,L)
		Sauerstoffverbrauch (L)
		ADP/O (L)
		RCR (H, L)
Schwein (DZAPO und WASSMUTH, 1979a, b)	Überlebensrate	Mitochondrienmenge (H, R)
		Cytochrom-c-Oxidase (H, R)
		NADH-Cytochrom-c-Reduktase (H)
		NCR/CO (H, R)
		CO/GPOx (R)
		CO/GAPDH (R)
		CO/PK (R)
	Fleischhelligkeit	Cytochrom-c-Oxidase (R)
		NADH-Cytochrom-c-Reduktase (H)

Die Untersuchungen wurden je nach landwirtschaftlichem Nutztier von verschiedenen Autoren durchgeführt und veröffentlicht: Huhn (SOMMER, 1986), Schwein (DZAPO und WASSMUTH, 1979a, b), Schaf (WOLANIS et al., 1980b; FIEBRAND, 1987; HIENDLEDER, 1989; KROGMEIER, 1989) und Rind (BROWN et al., 1988).

Tab. 3b: Fortsetzung: Zusammenhänge zwischen der Aktivität und Effizienz der Energiebereitstellung der mitochondrialen Atmungskette und Leistungsparametern bei verschiedenen landwirtschaftlichen Nutztieren (Zusammenstellung nach HIENDLEDER, 1989) (H = Herz, L = Leber, R = Rückenmuskel):

Tierart	Merkmal	korreliert mit
Schaf (WOLANIS et al., 1980b; FIEBRAND, 1987; HIENDLEDER, 1989; KROGMEIER, 1989)	Überlebensrate	SDH (Z)
		ADP/O (Z)
		Cytochrom-c-Oxidase/GPOx (Z)
		Gluth. Red./SDH (Z)
	Geburtsgewicht	SDH (Z)
	tägliche Zunahme	ATP-Synthetase (L)
		Sauerstoffverbrauch (H, L)
		ADP/O (L)
		RCR (L)
		SDH (N)
	Fleischzuwachs	Sauerstoffverbrauch (L)
		ADP/O (L),
		RCR (L)
	Fettzuwachs	Sauerstoffverbrauch (L, N)
		RCR (L, N)
	Fleischanteil	Mitochondrienausbeute (H, L)
		ATP-Synthetase (H)
		Sauerstoffverbrauch (H, L)
		ADP/O (H, L)
		RCR (H, L)
	Fettanteil	Mitochondrienausbeute (H)
		ATP-Synthetase (H)
		Sauerstoffverbrauch (H, L)
		ADP/O (H, L)
Rind (BROWN et al, 1988)	Absetzgew. in % des Muttergew.1)	ADP/O (L)
		ATP-Produktion (L)
	Jährlingsgew. in % des Muttergew.1)	ATP-Produktion (L)

[1)] Korreliert werden Lebermitochondrienparameter von Kühen mit Leistungsmerkmalen der Nachkommen bzw. paternaler und maternaler Halbgeschwister

2.4 Schilddrüsenhormone

2.4.1 Synthese, Speicherung und Abgabe im Organismus

Die Schilddrüsenhormone werden in den Epithelzellen der *Glandula thyreoidea* synthetisiert. Dazu werden Jodid-Ionen aus dem Blut aufgenommen und durch Oxidation zu freiem Jod umgewandelt. Die im Blut befindlichen Jodid-Ionen werden zum einen über das Futter aufgenommen und zum anderen bei Stoffwechselvorgängen freigesetzt. Das Jod kann eine organische Bindung mit Thyreoglobulin, einem speziellen Eiweiß der Schilddrüse, eingehen. Das Glykoproteid enthält 115 Thyrosinreste, bei deren Jodierung sich 3-Monojodthyrosin und 3,5-Dijodthyrosin bilden. Aus diesen Grundmolekülen entstehen anschließend durch Kondensationsprozesse Thyroxin (3,5,3',5'-Tetrajodthyronin = T_4), 3,5,3'-Trijodthyronin (= T_3), 3,3',5'-Trijodthyronin (= rT_3) und 3,3'-Dijodthyronin (= T_2). Das Mono- und das Dijodthyrosin werden dejodiert und das frei werdende Jod kann erneut zur Jodierung verwendet werden.

Das mengenmäßig wichtigste Hormon stellt das Thyroxin dar, das beim Säuger acht bis zehnmal häufiger als das Trijodthyronin synthetisiert wird (LARSEN, 1982). Im Vergleich dazu enthält die Schilddrüse des Geflügels anteilmäßig noch weniger 3,5,3'-Trijodthyronin (ASTIER, 1980).
Das veränderte Thyreoglobulin wird in den Follikeln der Schilddrüse als Kolloid gespeichert. Bei Bedarf kann es durch Endozytose wieder in die Epithelzellen der Schilddrüse aufgenommen werden. Dort kommt es dann auf Grund lysosomaler Proteasen zum proteolytischen Abbau des Thyreoglobulins und damit zu einer Freisetzung der Hormone und einer Abgabe an die Blutbahn (MENG, 1979; McDONALD, 1980; KARLSON, 1992).

Im Blut sind die Hormone größtenteils an Serumproteine gebunden. Die freie Hormonfraktion beträgt weniger als 1 % der gebundenen (MENG, 1979). Bei verschiedenen Tierarten kann thyroxinbindendes Präalbumin (TBPA) nachgewiesen werden, während thyroxinbindendes Globulin nur bei größeren Säugern, nicht aber beim Huhn vorhanden ist (LARSEN et al., 1985).

McNABB et al. (1984) finden heraus, dass Albumin das Hauptbindungsprotein für Thyroxin ist. Mehr als 60 % des Serumthyroxins sind daran gebunden. Für die Serum-3,5,3'-Trijodthyronin bindenden Proteine nehmen sie Speziesunterschiede an. Bei Wachteln ist nach Meinung der Autoren das meiste an alpha-Globulin und bei Tauben an Albumin gebunden. Ihre Untersuchungen stützen sich auch auf die Beobachtung von REFETOFF et al. (1970), wonach die *Columbiformen* (eine Ordnung der Familie der Tauben) als einzige Vertebraten 3,5,3'-Trijodthyronin an Präalbumin binden können.

Aus dem Blut heraus gelangen die Thyreoide in die Zellen der verschiedenen Gewebe. Dazu dient ein sättigungsfähiges, stereospezifisches und Na^{+-} unabhängiges Carriersystem, das eine höhere Affinität zu 3,5,3'-Trijodthyronin aufweist als zu Thyroxin (BLONDEAU et al., 1988). Die Thyroxinhormonkonzentrationen in den Geweben liegen deshalb weit unter denen des Plasmas. In der Leber werden die höchsten Organwerte erreicht (DOORN et al., 1985).

2.4.2 Metabolismus im Organismus

Die biologische Halbwertszeit des Thyroxins ist deutlich länger als die des 3,5,3'-Trijodthyronins. Sie beträgt sieben gegenüber einem Tag.
Der größte Teil des im Körper auftretenden 3,5,3'-Trijodthyronin wird durch die Dejodierung des Thyroxins in der Leber gewonnen. Beim Säuger sind drei Dejodinasen nachgewiesen worden. Davon dient eine der 5-Dejodierung (auch TYP III genannt) und die zwei anderen der 5'-Dejodierung (TYP I und II) (KAPLAN, 1984).
Beim Huhn existiert in der Leber nur die des TYP I (RUDAS, 1986). Die Abspaltung eines Jodatoms vom Thyroxinmolekül kann zur Bildung von 3,5,3'-Trijodthyronin und damit zu einer Aktivitätssteigerung führen. In vielen Untersuchungen kann gezeigt werden, dass das 3,5,3'-Trijodthyronin auch beim Huhn das eigentlich stoffwechselaktive Hormon ist (SCANES et al., 1982; MAY und MARKS, 1983; SCANES et al., 1983 und 1984).
BOBEK et al. (1977) weisen nach, dass der hohe Sauerstoffverbrauch von zwei bis drei Wochen alten Küken mit der Plasma-3,5,3'–Trijodthyronin-Konzentration, nicht aber der Thyroxinkonzentration korreliert ist.

Die periphere Dejodierung findet in der Leber des Huhns statt. ASTIER und NEWCOMER (1978) weisen an thyreodektomierten Enten nach, dass die Umwandlung von Thyroxin zu 3,5,3'-Trijodthyronin außerhalb der Schilddrüse stattfinden kann. Dabei treten in Bezug auf die Geschwindigkeit der Jodabspaltung Speziesunterschiede auf, Vögel sind schneller als Säuger (RUDAS und PETHES, 1984). PREMACHANDRA et al. (1977) nehmen ebenfalls an, dass sich die periphere Thyroxin-Dejodierung tierartabhängig unterscheidet. Die 3,5',3'–Trijodthyronin-Serumkonzentrationen der Säuger liegen in jedem Lebensalter deutlich über denen der Hühner.
Der Abbau der Schilddrüsenhormone erfolgt auf verschiedenen Wegen. Außer einer Desaminierung mit anschließender Glucuronidierung kann Thyroxin auch direkt in der Leber an Glucuronsäure gebunden werden. Durch eine spezielle Dejodase wird das Jod von den Metaboliten abgespalten und kommt als Jodid in die Schilddrüse zurück (KARLSON, 1992).

2.4.3 Wirkung der Schilddrüsenhormone auf Mitochondrien

Im euthyreoten Zustand kommt es durch Schilddrüsenhormone zur gesteigerten RNS-Synthese. Die Proteinbiosynthese von Enzymen des Pentosephosphatzyklus, der Glykolyse und der Atemkette wird stimuliert. Da es sich dabei um energieverbrauchende Prozesse handelt, muss vermehrt ATP bereitgestellt werden. Dies erklärt den durch zusätzlich vorhandene Schilddrüsenhormone erhöhten Sauerstoffverbrauch (BUDDECKE, 1989).
Das Hormon setzt an Rezeptoren an, die sich in den Zellen sowohl im Cytoplasma als auch in den Mitochondrien und im Zellkern befinden (STERLING, 1979). Sie haben eine höhere Affinität zu 3,5,3'-Trijodthyronin. Dieses gelangt über ein energieabhängiges Transportsystem vom Cytosol in den Zellkern, wo es an nukleare Rezeptoren ankoppelt (DOZIN et al., 1985). Durch diesen Hormon-Rezeptorkomplex kommt es zur Stimulierung der Synthese bestimmter m-RNS-Sequenzen, die ihrerseits die Polymeraseaktivität und anschließend die Synthese weiterer m-RNS und r-RNS induzieren (DE GROOT et al., 1977; BERNAL et al., 1978; DE GROOT, 1978; OPPENHEIMER, 1985; WONG und OPPENHEIMER, 1986).

Mitochondrien besitzen eine hohe Assoziationskonstante für Schilddrüsenhormone. Die Rezeptoren, die sowohl auf der inneren als auch auf der äußeren Mitochondrienmembran liegen können, weisen unterschiedliche Affinitäten auf (HASHIZUME und ICHIKAWA, 1986). Nach Untersuchungen von STERLING (1986) sind die mitochondrialen Rezeptoren auf der Adenintranslokase lokalisiert. Da dieses Enzym in die Kontrolle der oxidativen Phosphorylierung einbezogen ist, sieht es der Autor als wichtigen Steuerungsfaktor des Energiestoffwechsels an.
Am Mitochondrium kommt es durch Thyroxinzufuhr zu Veränderungen der Membranzusammensetzung (CHEN und HOCH, 1977; CLEJAN et al., 1980; ISMAILKHIDZAHAEVA et al., 1986) und die Dichte und Oberfläche der Cristae nehmen zu (JAKOVCIC et al., 1978). Sowohl die Synthese der kern- als auch mitochondrial codierten Substanzen der Mitochondrien werden stimuliert (NELSON et al., 1984).

Die Mitochondrienproteinsynthese wird durch die unter dem Einfluss von Schilddrüsenhormonen erfolgende Steigerung der Polymeraseaktivität und erhöhten Transkriptionsraten verstärkt (GADALETA et al., 1975; NELSON et al., 1980; COTE und BOULET, 1985). Auch die Biosynthese und die Aktivität der Succinatdehydrogenase (MADDAIAH et al., 1981; VERHOEVEN et al., 1985), des Ubichinons (HORRUM et al., 1986) und verschiedener Cytochrome (KADENBACH, 1966, NISHIKI et al., 1978; WILSON und MCMURRAY, 1983; KHAMIDOV et al., 1985) werden stimuliert. Durch die daraus resultierende Vermehrung von Bestandteilen der Atmungskette erhöhen sich der Protonenfluss und damit auch der elektrochemische Protonengradient ((PALACIOS-ROMERO und MOWBRAY, 1979; SHEARS und BRONK, 1979; CRESPO-ARMAS und MOWBRAY, 1987)).
Die mitochondrialen Transportsysteme wie die Adeninnukleotidtranslokase (BABIOR et al., 1973; HOCH, 1977; MAK et al., 1983) und der Malat-Aspartat-Shuttle (TYZBIR et al., 1981) werden ebenfalls zu höherer Aktivität angeregt.

Über den Einfluss auf den RCR-Wert gibt es unterschiedliche Ergebnisse. Verringerte Werte nach Gabe von 3,5,3'-Trijodthyronin/Thyroxin an Ratten fanden MARTINO et al. (1986). Keine signifikant verschiedenen Atmungskontrollquotienten zwischen hypothyreoten Ratten und Tieren, die nach Thyreodektomie mit Schilddrüsenhormonen behandelt bzw. hyperthyreot waren, finden PALACAIOS-

ROMERO und MOWBRAY (1979), SHEARS und BRONK (1979) und STERLING et al. (1984). Mit Succinat als Substrat liegen die RCR-Werte hypo- und hyperthyreoter Ratten unter dem euthyreoter, während es abweichend dazu mit alpha-Ketoglutarat bei hyperthyreoten zur Erhöhung dieses Wertes kommt (UNIGBAUR, 1987).
Die Atmungsgeschwindigkeiten im Status 3 und 4 werden ebenfalls durch Schilddrüsenhormone stimuliert (PALACIOS-ROMERO und MOWBRAY, 1979; STERLING et al., 1980; 1984). Eine verminderte Atmungsaktivität in diesem Status stellt lediglich TYZBIR et al. (1981) an Ratten, die auf Grund eines Eiweißmangels höhere 3,5,3'-Trijodthyronin-Werte aufweisen, fest. Sie führen dies auf die niedrigere Malat-Aspartat-Shuttle-Aktivität zurück.

Nicht nur die Atmungsgeschwindigkeit, sondern auch der Sauerstoffverbrauch an sich wird durch die Gabe von 3,5,3'–Trijodthyronin innerhalb weniger Minuten angeregt (STERLING, 1979; STERLING et al., 1980; HIGUTI und ROTTENBERG, 1986). Bei Verwendung von Rattenlebermitochondrien eu- und hyperthyreoter Tiere war diese Steigerung mit Glutamat/Malat als Substrat deutlich ausgeprägt. Die Autoren vermuten einen direkten Einfluss auf die Atmungskette, da nach Zugabe eines Entkopplers der Sauerstoffverbrauch am höchsten lag. Außerdem nehmen sie an, dass ein zellulärer Faktor nötig ist, um die Hormonwirkung zu erreichen (HIGUTI und ROTTENBERG, 1986). HORST et al. (1989) kommen nach ihren Untersuchungen an perfundierten Rattenlebern zu dem Schluss, dass die rasche Stimulierung der mitochondrialen Aktivität erst durch die Dejodierung des 3,5,3'-Trijodthyronin zu 3,5-Dijodothyronin möglich wird. Ihrer Meinung nach benötigt das Trijodthyronin die Bindung an den nuklearen Rezeptor, um seine Hormoneffekte auszulösen, während T_2 direkt am Mitochondrium wirken kann. Die Atmungsaktivität des mitochondrialen Energiestoffwechsels unterliegt somit der übergeordneten hormonellen Kontrolle vor allem auch der Schilddrüsenhormone. Außer diesen ist aber auch z. B. das Somatotropin involviert, so dass man davon ausgehen kann, dass die Mitochondrienatmung auf multifaktoriellen Stoffwechselwegen reguliert wird (LIAW et al., 1983).

2.4.4 Beeinflussung des Thyreoidhormonstatus und der peripheren Dejodierung

Grundsätzlich wird die Hormonsekretion der Thyreoidea über das Hypothalamus-Hypophysenvorderlappen-System gesteuert. Auf bestimmte Umweltreize hin kommt es im Hypothalamus zur Abgabe von Thyreotropin-Releasing-Hormon (TRH), welches im Hypophysenvorderlappen die Synthese und die Freisetzung von Thyreotropem Hormon (TSH) bewirkt. Dieses stimuliert innerhalb kurzer Zeit die verstärkte Aufnahme von Jod und die Ausschüttung von Hormonen aus der Schilddrüse. Über längere Zeit kommt es zu verstärkter Vaskularisierung, Hypertrophie und Hyperplasie der Drüse bei gleichzeitiger Abnahme gespeicherten Jods und Kolloids (NEUMANN und SCHENK, 1992).

Durch negative Rückkopplung mit Schilddrüsenhormonen werden die TSH- und vermutlich auch die TRH-Sezernierung kontrolliert (NEUMANN und SCHENK , 1992). Dabei bewirkt wahrscheinlich 3,5,3'-Trijodthyronin das negative Feedback (LEUNG et al., 1985). In vitro kommt es als Reaktion auf die Zugabe von TSH zum Inkubationsmedium von Schilddrüsen gesunder Hühner zu einer verstärkten Abgabe von Thyroxin und Trijodthyronin. Es besteht eine Korrelation zwischen der Menge an freigesetztem Hormon und dem eingesetzten TSH. Außerdem wird Thyroxin in tausendfach höherer Konzentration als 3,5,3'-Trijodthyronin abgegeben, womit nachgewiesen wird, dass die Hühnerschilddrüse hauptsächlich Thyroxin synthetisiert und sezerniert (ASTIER, 1980).

Am lebenden Tier werden durch die Injektion von TSH die Serumkonzentrationen der Schilddrüsenhormone deutlich angehoben, wobei die Erhöhung für Thyroxin signifikant stärker ausfällt. Auch die 3,5',3'-Trijodthyronin-Konzentration steigt an (WILLIAMSON und DAVISON, 1985).

Ein wichtiger Umwelteinfluss, der Auswirkungen auf die Schilddrüsenhormonkonzentrationen hat, ist die Umgebungstemperatur. Dass bei der Thermoregulation die periphere Dejodierung von Thyroxin eine große Rolle spielt, vermuten schon KÜHN und NOUWEN (1978) und DECUYPERE et al. (1980). Nach kurzfristiger Änderung der Umgebungstemperatur kann es zur Aktivierung der Umwandlung von

Thyroxin zu 3,5,3'-Trijodthyronin (Adaption an Kälte) oder zur Aktivierung der Umwandlung der 3,5',3'-Trijodthyronin-Bildung (Anpassung an Wärme) kommen. Zur längeren Anpassung an die Umgebungstemperatur schaltet sich dann das Hypothalamisch-Hypophysäre System ein (RUDAS und PETHES, 1984). Als Reaktion auf Kälteexposition wird eine höhere Umwandlungsrate von Thyroxin zu 3,5,3'-Trijodthyronin sowohl bei intakten als auch bei thyreodektomierten und hypophysektomierten Tieren beschrieben (RUDAS und PETHES, 1984 und 1986). Dabei wird die periphere Dejodierung von Thyroxin zu 3,5,3'-Trijodthyronin beim Vogel erstmals von ASTIER und NEWCOMER (1978) nachgewiesen.
Die Reaktion auf Wärme wurde oft untersucht. Während MOSS und BALNAVE (1978) eine Erhöhung des Serumthyroxins bei ansteigenden Umgebungstemperaturen beobachten, beschreiben andere Autoren übereinstimmend ein Absinken der Schilddrüsenhormonkonzentrationen unter ansteigenden Umgebungstemperaturen (HAHN et al., 1966; MAY, 1978; COGBURN und HARRISON, 1980; WILLIAMSON et al., 1985). Dabei kommt es auch zu einem Absinken der Futteraufnahme, die mit einem Absinken der Umwandlung von Thyroxin zu 3,5,3'-Trijodthyronin einhergeht, was von WILLIAMSON et al. (1985) als ursächlich für die Reduzierung der Serum-3,5,3'–Trijodthyronin-Konzentration ansehen. Sie schließen dies aus der engeren Korrelation von erniedrigter Futteraufnahme und der 3,5,3'–Trijodthyronin-Reduzierung. Außerdem beschreiben sie eine absinkende Wärmeproduktion unter Warmstallbedingungen (40°C), die sie auf die niedrigen 3,5,3'–Trijodthyronin-Werte zurückführen.

Bei japanischen Wachteln kommt es unter Hitzestress zur Senkung der Thyroxin-Konzentration bei gleichzeitiger Erhöhung des 3,5,3'-Trijodthyronin-Wertes. Der Sauerstoffverbrauch sinkt ebenfalls ab. Die Autoren nehmen Stressauswirkungen als Ursache an (BOBEK et al., 1980).
Zur Verlängerung der Überlebenszeit bei einer erhöhten Umgebungstemperatur (bis zu 50°C) kann die Thyreodektomie führen (sowohl chemisch als auch chirurgische oder radiologische). Verkürzt wird sie durch Injektion von Thyroxin bzw. 3,5,3'-Trijodthyronin zwölf bis vierundzwanzig Stunden vor dem Einsetzen des Hitzestresses (BOWEN und HUSTON, 1980; BOWEN et al., 1984) und durch orale Gabe von Thyreoiden, wobei 3,5,3'-Trijodthyronin größere Auswirkungen hat (MAY, 1982).

Über diurnale Schwankungen der Schilddrüsenhormonkonzentrationen beim Huhn berichten KLANDORF et al. (1978). Die Änderung der 3,5,3'-Trijodthyronin- und Thyroxin- Werte waren einander entgegengesetzt gerichtet und mit den täglichen Stoffwechselrhythmen korreliert. Durch die Erhöhung der Umgebungstemperatur auf 32°C zeigen sich größere Schwankungen des Tag-Nacht-Rhythmus der 3,5,3'-Trijodthyronin-Konzentration und insgesamt liegt der Trijodthyroningehalt niedriger als bei der Kontrollgruppe. Dazu invers verhält sich der Thyroxin-Wert. 3,5,3'-Trijodthyronin erreicht seinen Tiefpunkt am Ende der Dunkelperiode (Thyroxin zu Beginn der Dunkelphase) und seinen höchsten Stand am Ende der Lichtphase (Thyroxin zum Beginn der Lichtperiode). Die Wärmeabgabe wird im Warmstall gegenüber dem Normalstall (20 °C) verringert. Hier kommt es nur noch zu Beginn und am Ende des Lichttages zu einer peakartigen Steigerung der Wärmeabgabe, in der restlichen Zeit liegt sie im Bereich der Dunkelphasenwerte. Diese Spitzen erklären die Autoren mit der verstärkten Aktivität der Tiere zu diesen Tageszeitpunkten. Bei normalen Umgebungstemperaturen tritt in der Lichtphase ein deutlich höherer Wert auf. (KLANDORF et al., 1981).

Deutliche Alterseinflüsse auf diese Konversion konnten nachgewiesen werden. 13 Wochen alte und adulte Hähne haben eine höhere Umwandlungsrate als unreife Tiere. Durch Futterentzug kommt es ebenfalls zu einer reduzierten Konversion (KLANDORF und HARVEY, 1985). Bei der Umwandlung von Thyroxin zu Trijodthyronin scheint 3,5',3'-Trijodthyronin ein stoffwechselinaktives Ausweichhormon zu sein, mit dessen Hilfe der 3,5,3'-Trijodthyronin-Spiegel im Organismus geregelt wird (MAY, 1980; RUDAS und PETHES, 1984).

Bei Küken können PREMACHANDRA et al. (1977) in den ersten acht Lebenswochen kein 3,5',3'-Trijodthyronin nachweisen, erst adulte Tiere weisen einen nachweisbaren Level auf. Dabei stellen sie auch Abweichungen zwischen den Geschlechtern fest. Nur bei 9,3 % der männlichen im Gegensatz zu 46,4 % der weiblichen Tiere ist 3,5',3'-Trijodthyronin im Serum vorhanden. Während es durch die Gabe von 3,5,3'-Trijodthyronin bei Broilern zur Erhöhung der Serum-3,5,3'-Trijodthyronin-Konzentration und zur Erniedrigung der Thyroxin-Werte kommt, bewirkt die Gabe von Thyroxin lediglich ein Ansteigen der Thyroxin und 3,5',3'-Trijodthyronin-Werte. Die 3,5,3'-Trijodthyronin-Konzentration ändert sich nicht. MAY (1980) nimmt an, dass die 3,5,3'-Trijodthyroninkonzentration gut kontrolliert wird und dass das 3,5',3'-Trijodthyronin einen metabolisches Ausweichweg darstellt.

2.4.5 Die Wirkung der Schilddrüsenhormone Thyroxin und Trijodthyronin auf das Wachstum beim Geflügel

Als bedeutendste Hormone zur Kontrolle des Wachstums bei allen höheren Vertebraten sehen SCANES et al. (1984) das Wachstumshormon (STH) und die Schilddrüsenhormone an.
Die Steuerung des Wachstums wird anscheinend auch über einen Schilddrüsenhormonrezeptor mitreguliert. An Ratten kann nachgewiesen werden, dass es durch Bindung des Hormons in der 5'flankierenden Region des Wachstumshormon-Genes zur Stimulierung der Transkription dieses Hormons kommt (YAFFE und SAMUELS, 1984; CASANOVA et al., 1985; ROSSEAU et al., 1987; WOOD et al., 1987). Es induziert in der Leber die Produktion von Wachstumsbeeinflussenden Hormonen, den Somatomedinen, die einen anabolen Effekt auf das Zellwachstum ausüben (SPENCER, 1985). Durch Versuche an hypothyreotem Geflügel kann nachgewiesen werden, dass es bei niedrigen 3,5,3'-Trijodthyronin-Konzentrationen zu erhöhtem STH-Werten kommt, diese aber nicht zwangsläufig zu verstärktem Wachstum führen (SCANES et al., 1976; CHAISSON et al., 1979; HARVEY et al., 1983; SCANES et al., 1983).
Die Thyreoide haben einen dosisabhängigen Effekt auf das Wachstum. Sowohl im hyper- als auch im hypothyreoten Zustand kommt es zur Wachstumshemmung. Die katabole Wirkung der Schilddrüsenhormone in Muskel und Leber liegt an der Beeinflussung des lysosomalen Proteasespiegels und weiteren Hydrolasen (GOLDBERG et al., 1980). Im euthyreoten Zustand scheint allerdings ein größeres Muskelwachstum mit eher niedrigeren 3,5,3'-Trijodthyronin-Konzentrationen gekoppelt zu sein (STEWART und WASHBURN, 1984; MAY und MARKS, 1983).
Bei mit Thyreostatika behandelten Hühnern erweisen sich Thyroxin und Trijodthyronin als gleich wirksam, um das Wachstum wieder in Gang zu bringen. Dabei bewirkt 3,5,3'-Trijodthyronin als Futterzusatzstoff schon in Dosen von 0,1 bzw. 1 ppm einen Gewichtsrückgang und wirkt ab einer Konzentration von 10 ppm toxisch (LEUNG et al., 1985).

STEWART und WASHBURN (1984) führen Versuche mit auf unterschiedlich hohen Sauerstoffverbrauch selektierten Linien durch. Die Tiere mit niedrigem Verbrauch weisen in den ersten Lebenswochen eine höhere Gewichtszunahme auf als die

Gruppe mit hohem Sauerstoffbedarf. Während die Thyroxinkonzentration für alle Linien etwa gleich lag, war die 3,5,3'-Trijodthyroninkonzentration in den ersten beiden Lebenswochen niedriger für die Tiere mit höherem O_2-Verbrauch. MAY und MARKS (1983) kommen bei der Untersuchung einer kommerziellen Broilerlinie gegenüber einer normal wachsenden Kontrollgruppe zum gleichen Ergebnis.

Andere Effekte, die beim Geflügel durch Schilddrüsenhormone ausgelöst werden können, sind eine erhöhte Futteraufnahme, ein Anstieg des Blutglukosespiegels und eine Aufhebung der Melatoninwirkung bei gleichzeitiger Injektion von 3,5,3'-Trijodthyronin (BERMUDEZ et al., 1983).
In einer anderen Untersuchung (McNABB et al., 1984) werden die Schilddrüsenhormonkonzentrationen von Nestflüchtern (japanische Wachteln) und Nesthockern (Tauben) in der perinatalen Phase und dem anschließenden ersten Lebensmonat bis zum adulten Tier verglichen. Die Nestflüchter zeigen um den Schlupfzeitpunkt herum deutlich höhere Werte und einen Peak der Thyroxin- und 3,5,3'-Trijodthyroninkonzentration, der den Nesthockern fehlt. Während sich die freie 3,5,3'-Trijodthyronin- und die Gesamt-Thyroxin-Menge innerhalb der ersten Woche einander anglich, bleibt die fT_4-Konzentration der Wachtelküken deutlich über der der Tauben. Die Gesamt-3,5,3'-Trijodthyronin-Menge liegt niedriger.

Beim Geflügel bewirkt 3,5,3'-Trijodthyronin eine Verringerung der STH-Ausschüttung sowohl in vivo (HARVEY, 1983; SCANES et al. 1986) als auch in vitro (DONOGHUE et al., 1990; DONOGHUE und SCANES, 1991). Der intrazelluläre STH-Gehalt war reduziert (DONOGHUE und SCANES, 1991). Die Autoren führen dies darauf zurück, dass 3,5,3'-Trijodthyronin beim Geflügel über den Kernrezeptor zu einer Verringerung der STH-Proteinsynthese führt und es außerdem eine Entkopplung zwischen den Rezeptoren an der Außenseite der Zellen des Hypophysenvorderlappens und den Second-Messengern bewirkt. Diese Ergebnisse stehen im Einklang mit Versuchen an hypothyreotem Geflügel. Dort konnte nachgewiesen werden, dass niedrigere 3,5,3'-Trijodthyronin- Konzentrationen zu erhöhten STH-Werten führen. Diese induzieren aber nicht zwangsläufig ein verstärktes Wachstum (SCANES et al., 1976; CHAISSON et al., 1979; HARVEY et al., 1983; SCANES et al., 1983).

In der Vergangenheit wurden bereits vielfältige Einflüsse des Großgens Na auf die reproduktive und produktiv–somatische Konstitution beobachtet. In diesem Zusammenhang sollen aber zusätzlich auch zellphysiologische Unterschiede geklärt werden.

Daraus wurden die folgenden Fragestellungen entwickelt:

- Besteht ein Zusammenhang zwischen dem Gen für Befiederungsrestriktion und dem Adaptionsvermögen für hohe Umgebungstemperaturen?
- Wie wirkt sich das Gen für Befiederungsrestriktion auf die reproduktive und produktiv – somatische Konstitution aus?
- Besteht eine Beziehung zwischen dem Gen für Befiederungsrestriktion und dem embryonalen Sauerstoffverbrauch?
- Beeinflusst das Gen für Befiederungsrestriktion den mitochondrialen Energiestoffwechsel?
- Wie wirkt sich das Gen für Befiederungsrestriktion auf den Plasma-Thyroxin-Spiegel aus?

3 Material und Methode

Folgende Untersuchungen wurden an den jeweiligen Versuchsdurchgängen durchgeführt:

Tab. 4: Übersicht über den Zeitpunkt (Lebenswoche) der Erfassung der einzelnen Untersuchungsmerkmale

Merkmal	1. Versuch	2. Versuch
O_2 Verbrauch des Bruteis	7. und 14. Bruttag	12. Bruttag
Schlupferfolg	Schlupf	Schlupf
Klimaunterteilung	Schlupf	-
Lebendmassezuwachs	6., 12., 18., und 42. Lebenswoche	4., 8., 12., 16. und 20. Lebenswoche
Legeleistung	21. - 38. Lebenswoche	21. - 38. Lebenswoche
Haut- und Körpertemperatur	6.*, 12., 21. und 41. Lebenswoche	-
Mitochondriale Atmungsaktivität		
Herz	12.[1] + 38. - 41.[2] Lebenswoche	-
Leber	12.[1] + 38. - 41.[2] Lebenswoche	-
Brustmuskel	12.[1] + 38. - 41.[2] Lebenswoche	-
Enzymaktivität		
Cyt.-c-Oxidase	12.1 + 38. - 41.[2] Lebenswoche	-
NADH-C.-c-Reduktase	12.1 + 38. - 41.[2] Lebenswoche	-
Thyreoidhormone	12.1 + 38. - 41.[2] Lebenswoche	-

* = nur Tiere aus dem Warmstall

1 = nur männliche Tiere

2 = nur weibliche Tiere

Im ersten Versuch wurden in der 12. Woche nur Hähne geschlachtet, da diese für die Erfassung der Legeleistung nicht benötigt wurden. Die weiblichen Tiere wurden im Anschluss an die Legeleistung ebenfalls geschlachtet.

3.1 Tiere zur Untersuchung

Die in dieser Untersuchung verwendeten Tiere stammten aus dem Bestand der Lehr- und Forschungsstation „Oberer Hardthof“ des Instituts für Tierzucht und Haustiergenetik der Justus-Liebig-Universität Gießen.

Es wurden zwei Versuchsdurchgänge durchgeführt. Im ersten Versuch wurde eine Anpaarung von Leghorntieren an Nackthalsreinzuchtiere durchgeführt. Die Tiere der entstandenen F1 bildeten die Elterntiere für die im Versuch eingesetzten Probanden. Für den eigentlichen Versuch wurden 456 Eier bebrütet. Die Küken der F2 wurden in drei Befiederungstypen (homozygot restriktiv befiedert, heterozygot restriktiv befiedert, vollbefiedert) eingeteilt. Die Schlachtung erfolgte in der 12. Lebenswoche und zwischen der 38. und 41. Lebenswoche.
Sämtliche Anpaarungen erfolgten mittels künstlicher Besamung, so dass zu jeder Zeit ein eindeutiger Abstammungsnachweis geführt werden konnte. Die Elterntiere waren zum Zeitpunkt der Besamung 28-32 Wochen alt.

Für den zweiten Versuch wurde ebenfalls zuerst die Eltertiergeneration erstellt. Dazu wurden Hennen der Linie Lohmann Brown an Nackthalshähne aus zwei unterschiedlichen Linien angepaart. Die restriktiv befiederte F1- Generation bildete die Elterngeneration. Dabei wurden für die F2 insgesamt 2049 Eier in drei Durchgängen bebrütet. In diesem Versuch wurden die Hähne ab der 24. Woche geschlachtet. Von ausgewählten Hennen wurde die Legeleistung im 100-Tage-Test erfasst. Beginn des 100-Tage-Test war der Tag, an dem eine Legeleistung von 50% erreicht war. Dieser Versuch diente in erster Linie der Überprüfung der embryonalen Mortalität der unterschiedlichen Genotypen.

3.1.1 Die Brut

Um eine ausreichende Menge an Bruteiern zu erhalten, wurden die Bruteier jeweils über mehrere Tage gesammelt. Dabei wurde auch festgehalten, von welchen Eltern-

tieren das jeweilige Brutei stammt. Die Elterntiere waren zu diesem Zeitpunkt in verschiedenen Bodenhaltungsgruppen eingestallt, so dass die Bruteier der jeweiligen Gruppe zugeordnet werden konnten. Die Lagerung erfolgte bei ca. 8 °C über maximal neun Tage. Vor der Einlage in den Brutapparat wurden Länge, Breite und Gewicht der Eier erfasst. Es erfolgte eine Kennzeichnung der Eier, die ermöglichte, die Küken nach dem Schlupf ihrem Brutei zuzuordnen. Zur Untersuchung der embryonalen Mortalität wurden nach dem Schlupf alle Eier, aus denen keine Küken geschlüpft waren, geöffnet. Bei den befruchteten Eiern wurde festgehalten, zu welchem Zeitpunkt der Embryo abgestorben ist.

Die Brut erfolgte in den Brutapparaten der Lehr und Forschungsstation „Oberer Hardthof“. Dabei standen insgesamt vier verschiedene Brutapparate zur Verfügung, davon waren zwei von der Firma Lippische Kunstbrut (Bloomberg), einer von der Firma Schumacher und einer von der Firma Grumbach BSS 400. Die Brutbedingungen wurden permanent überprüft. Die rel. Luftfeuchtigkeit und die Bruttemperatur wurden auf Protokollen erfasst.

In der Vorbrut wurde eine Temperatur von 37,8 °C mit einer rel. Luftfeuchtigkeit von 55–60 % eingehalten, in der Schlupfbrut 37,2 °C mit einer rel. Luftfeuchtigkeit von mind. 80 %. Um die Auswirkungen höherer Temperaturen in der Vorbrut auf die Schlupffähigkeit zu untersuchen, wurden in einem Nebenversuch 101 Bruteier bei einer Vorbruttemperatur von 38,8 °C bebrütet. In der Vergleichsgruppe wurden ebenfalls 101 Bruteier bei einer Vorbruttemperatur von 37,8 °C bebrütet. Die rel. Luftfeuchtigkeit wurde bei beiden Gruppen zwischen 55 und 60 % gehalten. Die Wendung der Bruteier erfolgte für alle Bruten fünfmal täglich vollautomatisch. Am 18. Tag erfolgte die Umlage der Eier in die Stammschlupfhorden.

3.1.2 Einstufung des Nackthalsgenotyps

Die Zuordnung zum korrekten Genotyp war bei den Tieren mit Nackthalsgenanteil in den ersten Lebenstagen, wie in der Abbildung 6 zu sehen ist, meist nicht möglich. Erst mit Ausbildung der Federn konnten die Tiere durch Zählen der Anzahl der Federn im Tuff eingeordnet werden.

Deshalb erfolgte die Einstufung der Tiere in die einzelnen Genotypen in der 20. Lebenswoche in Anlehnung an die von BORDAS et al. (1978) benutze Methode durch Zählung der Federn im Tuff. Als Nackthals und damit als homozygot restriktive befiedert (NaNa) wurden nur Tiere eingestuft, die weniger als 20 Federn im Federtuff im ventralen Halsbereich proximal des Kropfes aufwiesen. Alle als heterozygot eingeordneten Tiere waren nackthalsig mit mehr als 35 Federn im Tuff.

Abb. 6: Eintagsküken aller Genotypen

Das erwachsene Tier konnte auch optisch zugeordnet werden. Die Gruppeneinteilung musste aber bereits im Junghennenstadium erfolgen.

Abb. 7: adulte Henne des homozygoten Genotyps

Die Abbildungen 7 und 8 zeigen adulte Hennen der beiden Genotypen mit Nackthalsgenanteil.

Abb.8: adulte Hennen des heterozygoten Genotyps

3.1.3 Die Aufzucht und Haltung der zu untersuchenden Tiere

In den ersten Lebenstagen wurden alle Küken in Kükenringen gehalten. Als Wärmequelle wurden Gasstrahler eingesetzt. So lag die Temperatur unter den Gasstrahlern bei 32 – 35 °C und am Rand des Kükenrings bei 25 °C. Der Kükenring war mit Hobelspänen eingestreut. Am 14. Tag erfolgte die Öffnung der Kükenringe. Die weitere Aufzucht erfolgte in Bodenhaltung.
Im ersten Versuch erfolgte die Aufteilung der Tiere in Ställe mit unterschiedlichen Temperaturbedingungen gleich nach dem Schlupf. Gleichzeitig fand die Verteilung auf die Käfige bzw. in die Bodenhaltungsgruppen statt. In den Bodenhaltungsgruppen standen den Tieren Sitzstangen zur Verfügung. Im Normalstall herrschte eine Durchschnittstemperatur von 18 °C. Die gesamte Käfiganlage des normal temperierten Stalls bestand aus 64 in zwei Etagen angebrachten Käfigen.
Als zweiter Stall wurde eine Klimakammer genutzt. Dort herrschten eine konstante Temperatur von 32 °C und eine Luftfeuchtigkeit von 60 %. In der Klimakammer standen 28 Käfige zur Verfügung, die ebenfalls in zwei Etagen angebracht waren. So konnte der Einfluss des Nackthalsgens unter warmen Klimabedingungen untersucht werden. Die Tiere des zweiten Versuches wurden nur unter Normalstallbedingungen gehalten.
Dabei wurden im ersten Versuch jeweils zwei Hennen pro Käfig mit einer Bodenfläche von 2000 cm² und zwei Hähne pro Käfig mit einer Bodenfläche von 4200 cm² gehalten.
Geimpft wurde gegen Marek, Infektiöse Bursitis (Versuch 1), Infektiöse Bronchitis, Newcastle Disease und gegen Salmonellen (Versuch 2).

3.1.3.1 Die Haltung während der Legeperiode

Im ersten Versuch wurden die Hennen im Alter von 18 Wochen in eine Legebatterie eingestallt. Sowohl in der Klimakammer als auch unter gemäßigten Umwelttemperaturen wurden zwei Hennen gemeinschaftlich in einem Käfig gehalten.
Im Versuch 2 wurden Einzel- und Gruppelegeleistungen erfasst. Für die Einzellegeleistung wurde pro Käfig nur eine Henne eingesetzt. Die Käfige hatten eine

Bodenfläche von 2000 cm². Zur Erfassung einer Gruppenlegeleistung wurden Hennen in verschiedene Abteile eingestallt. Dabei stand in der Bodenhaltung jedem Tier eine Fläche von 3730 cm² zur Verfügung.

Die Gruppeneinteilung der Hennen des zweiten Versuches erfolgte für einen Legeleistungstest nach Genotyp (nackthalsig, mischerbig, vollbefiedert) und embryonalem Sauerstoffverbrauch (niedrig (bis 156 ml/d), mittel (bis 180 ml/h), hoch (bis 296,4 ml/h)). So entstanden insgesamt 9 Gruppen à 15 Tiere. In einem zweiten Legeleistungstest erfolgte die Einteilung in die Gruppen nur nach Genotyp. Es wurden 30 Tiere je Gruppe eingestallt.

Das Lichtprogramm richtete sich nach den für Legehennen üblichen Kriterien. Das genaue Programm ist in der Tabelle 5 dargestellt.

Tab. 5: Lichtprogramm während der Aufzucht und der Legeperiode (Petersen, 1999)

Alter der Tiere	Beleuchtungsdauer in h
1. und 2. Tag	24
1. Woche	20
2. Woche	16
3. Woche	12
4.-16. Woche	8
17. Woche	8,5
18. Woche	9
19. Woche	9,5
20. Woche	12
21. Woche	12,5
22. Woche	13
23. Woche	13,5
24. Woche	14
25. Woche	15

Die Fütterung erfolgte zu jederzeit *ad libidum*. Die Inhaltsstoffe der Futtermittel richteten sich nach den für Legehennen und deren Aufzucht üblichen Empfehlungen. Die Futtermittel selbst wurden als Hofmischung erstellt.

1.-8. Woche: Kükenfutter mit 11,4 MJ/kg ME und 18,5 % XP; 1,0 % Ca

9.-18. Woche: Junghennenfutter mit 11,6 MJ/kg ME, 16,5 % XP, 1,61 % Ca

ab der 19. Woche: Legehennenfutter mit 11,1 MJ/kg ME, 15,8 % XP, 3,5 % Ca

3.1.4 Erfassung der Lebendmasseentwicklung

Die Küken des ersten Versuchs wurden am ersten Lebenstag und danach alle sechs Wochen bis zur 18. Lebenswoche gewogen. Im Versuch 2 wurden die Küken vom ersten Lebenstag an alle 4 Wochen bis zur 24. Lebenswoche gewogen. Außerdem wurde im ersten Versuch das Schlachtgewicht bestimmt.

3.1.5 Erfassung der Legeleistung

Zur Charakterisierung der Legeleistung wurden die Eizahl (täglich) und das Eigewicht (einmal pro Woche) in einem 100-Tage-Test erfasst.

3.1.6 Messung der Muskel- und Hauttemperatur

Die Messung der Muskel- und Hauttemperatur erfolgte mittels einer feinen Sonde, die mit Hilfe einer Kanüle für die Messung der Muskeltemperatur 1 cm tief in den kranialen Teil des *Musculus pectoralis* eingestochen und für die Messung der Hauttemperatur dicht unter der Haut des federlosen Bezirks unter dem Flügel gelegt wurde. Im Muskel verblieb sie etwa fünf bis acht Sekunden, unter der Haut etwa 30-45 Sekunden. Die Messungen fanden in der 12., 21. und 41. Lebenswoche statt.

3.1.7 Probenentnahme von Gewebe und Blut

Die Schlachtung und Probennahme der Tiere der Versuche 1 und 2 fand mit 41 Lebenswochen statt.
Unmittelbar nach Tötung der Tiere durch Dekapitation erfolgte die Entnahme der Organe Herz, Leber und *Musculus pectoralis profundus*. Um die Organe möglichst intakt und vollständig aus der Leibeshöhle herausnehmen zu können, wurden zwei

Schnitte lateral an der Brustwand parallel zum Brustbein gesetzt, die sich ventral im spitzen Winkel trafen. Auf diese Weise konnten das Brustbein kranial hochgeklappt und die Organe problemlos entfernt werden. Sie wurden sofort in ein isotonisches Medium eingelegt, welches folgende Zusammensetzug hatte: 0,25 M Saccharose, 10mM Tris-HCl bei einem pH von 7,4.
Die weitere Präparation erfolgte etwa 30 Minuten später in einem Kühlraum (2 – 4 °C) der Zentralen Biotechnischen Betriebseinheit (ZBB) der Justus – Liebig-Universität Gießen (Strahlenzentrum). Aus den Organen Herz und Leber sowie aus dem Brustmuskel wurden die Mitochondrien isoliert und für weitere Untersuchungen verwendet (siehe 3.2.2).
Das Blut wurde mit EDTA-Röhrchen bei der Schlachtung aufgefangen, später in der ZBB weiter aufgearbeitet und bis zur Bestimmung der Schilddrüsenhormone (TT_4, fT_4, TT_3, fT_3) eingefroren.

3.2 Biochemische Untersuchungsmethoden

3.2.1 Messung des embryonalen Sauerstoffverbrauches

Der Sauerstoffverbrauch der Hühnerembryonen wurde polarographisch bestimmt. Es handelte sich bei der Messapparatur um eine modifizierte Clark-Zelle, die mit atmosphärischer Luft gefüllt war (GAULY, 1991). Hierbei wurden die Eier einzeln in doppelt ummantelte, beheizbare Messkammern eingelegt. Die Beheizung der Messkammern erfolgte mittels Wasser aus einem Wasserbad, das permanent durch den Kammermantel floss. So wurde die Temperatur der Messgefäße an die Brut-temperatur angeglichen. Das Inkubationsgefäß wurde bei der Messung luftdicht verschlossen. Bevor die Messreihe beginnen konnte, musste die Elektrode geeicht werden. Dazu wurde die Elektrode mit N_2 begast und sämtlicher Sauerstoff aus der Messzelle verdrängt. Danach wurde der Nullpunkt eingestellt. Nach ca. 30 Minuten, wenn sich die Messküvette wieder mit atmosphärischer Luft gefüllt hatte und die Inkubationstemperatur erreicht war, konnte die Messung beginnen. Der Kompensationsschreiber zeigte jetzt den Startpunkt bei normaler Luftsättigung an.

Es existierten fünf Messzellen. Die eigentliche Messung erfolgte durch eine an die Zelle angeschlossene Platin-Silber-Elektrode. Diese Platin-Silber-Elektroden registrierten den Spannungsabfall, der durch den embryonalen Sauerstoffverbrauch entstand, und übertrugen diesen auf die an die jeweilige Elektrode angeschlossene Nanoamperemeter. Die Geräte stammten von der Firma Herrmann, Gladenbach und der Firma Knick, Berlin. Von dort aus wurde der gemessene Spannungsabfall auf die Kompensationsschreiber der Firma Linseis, Selb übertragen. Je eine bzw. zwei Elektroden waren über die Messinstrumente an die drei Kompensationsschreiber angeschlossen. Von jeder Elektrode wurde eine Messkurve aufgezeichnet.

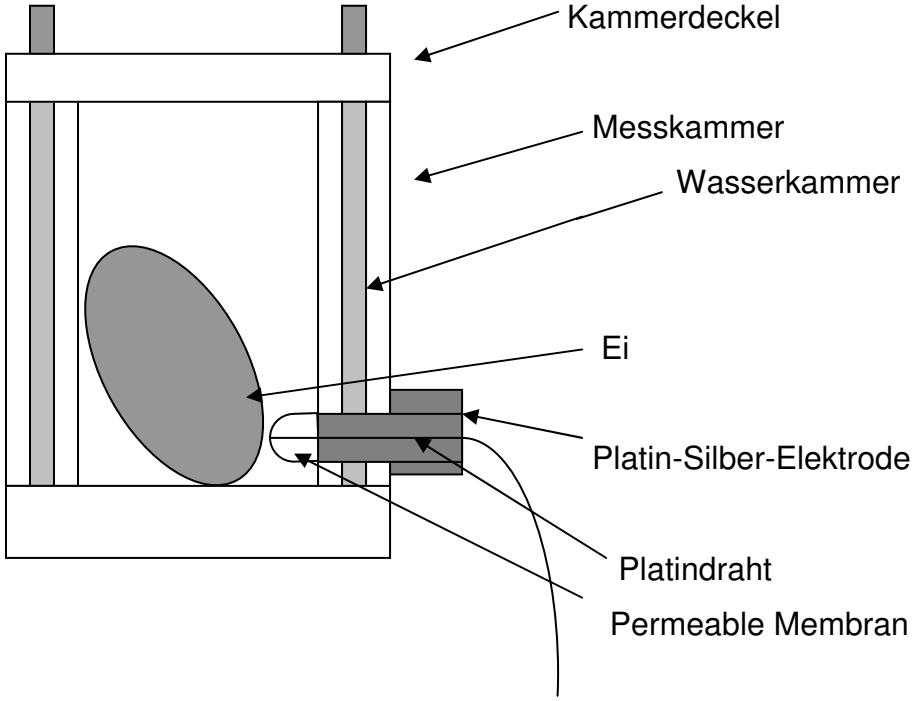

Abb. 9: Schematische Darstellung einer modifizierten Clark-Zelle zur Messung des embryonalen Sauerstoffverbrauches

Nach Ende der Messreihe wurde die Steigung der vom Kompensationsschreiber aufgezeichneten Verlaufskurven ausgewertet. Der Sauerstoffverbrauch wurde mittels folgender Formel berechnet:

O_2 in ml/h = [KaVo – EiGew/1,08] * c/100 * [(Δ SKT/h)/(SKT“Start“)]

wobei	KaVo	= Kammervolumen (185 ml)
	EiGew	= Eigewicht in g
	c	= % Sauerstoffgehalt der Luft (21%)
	Δ SKT/h	= Verbrauchte Skalenteile pro Stunde
	SKT“Start“	= Skalenteil zu Beginn der Messung

Die Werte wurden im Anschluss noch auf ein Eigewicht von 60 g korrigiert, da das Eigewicht einen Einfluss auf den embryonalen Sauerstoffverbrauch hat.

3.2.2 Messung der mitochondrialen Atmungsaktivität

Die bei der Schlachtung entnommenen Gewebeproben aus Herz, Leber und Brustmuskel wurden in der ZBB weiterverarbeitet. Die Organe wurden soweit wie möglich von Fett, Bindegewebe und Blut befreit. Anschließend wurden die Organe gewogen und von Leber und Brustmuskel 4 g, sowie vom Herz 2 g Gewebe in ein Becherglas mit Isolationsmedium (ca. 40 ml isotonische Saccharose) eingewogen. Die Proben wurden immer von der gleichen Stelle entnommen, bei der Leber war dies der rechte Leberlappen, beim Herz die linke Herzkammer und vom Brustmuskel die kaudale Spitze. So wurde sichergestellt, dass bei allen Tieren die Proben von möglichst identischen Stellen entnommen wurden.

Nach der Vorzerkleinerung im Becherglas mit der Präparationsschere wurden der Zellverband sowie die einzelnen Zellen durch den Einsatz eines Glas – Teflon-Homogenisators (Dounce-System) nach Potter-Elvehjem für ca. 40 Sekunden möglichst aufgelöst. Während der Zerkleinerung wurde darauf geachtet, dass sich der Glaskolben nicht zu sehr erhitzt, um eine irreversible Schädigung der Mitochondrien zu vermeiden. Anschließend konnten die Mitochondrien von anderen Zellbestandteilen durch zwei weitere Zentrifugationsschritte getrennt werden. Sie wurden in einer Sorvall-Superspeed-Kühlzentrifuge (Typ RC2-B) mit einem SS 34 Rotor bei etwa 2 – 4 °C durchgeführt. Im ersten Schritt wurden Kerne und größere Zell- und Gewebetrümmer durch eine zehnminütige Zentrifugation bei 1850 U/min (600 g) entfernt. Das entstandene Pellet wurde nur beim Brustmuskel ein zweites Mal aufgepottert, um die Mitochondrienausbeute zu erhöhen.

Im zweiten Schritt wurde der Überstand bei 8000 U/min (8000 g) einer ebenfalls 10 Minuten dauernden Zentrifugation unterzogen. Das sich dabei bildende Pellet enthielt die Mitochondrien. Sie wurden in 2 ml (Herz, Leber) bzw. 1,5 ml (*M. pect. prof.*) des oben beschriebenen Isolationsmediums (0,25 M Saccharose, 10 mM Tris-HCl, pH von 7,4), das zusätzlich noch 1 mM EDTA und 0,5 % Rinderserumalbumin (BSA) enthielt, suspendiert.

Das EDTA diente dem Schutz vor Metallionen, das BSA sollte die Mitochondrien sowohl vor den auftretenden mechanischen Kräften, als auch vor der Einwirkung von langkettigen ungesättigten Fettsäuren schützen, die als Entkoppler der Atmungskette wirken. Das Albumin kann diese Wirkung entfalten, weil es eine hohe Affinität zu den Fettsäuren aufweist und dadurch die inhibitorische Wirkung dieser Verbindungen abschwächt (HALLMANN, 1971). Nach WARSHAW und TERRY (1970) kann das ungünstige Fettsäure : Protein-Verhältnis, auf dem der hemmende Einfluss der Fettsäuren beruht, im Isolationsmedium durch die Zugabe des BSA's zugunsten des Proteins verschoben werden.

Gleich nach der Suspendierung wurde die Sauerstoffverbrauchsmessung der Mitochondrien polarographisch mit einer stationären Platinelektrode durchgeführt. Die eigentliche Messung erfolgte mittels einer Clark-Zelle der Firma Bachofer/Reutlingen.

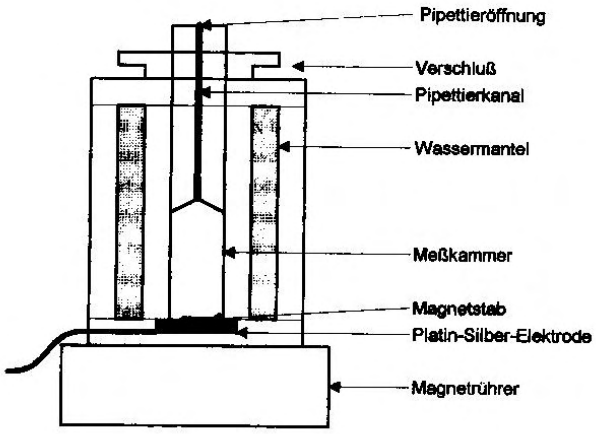

Abb. 10: Schematische Darstellung einer Clark-Zelle zur Bestimmung der mitochondrialen Atmungsaktivität (Fa. Bachofer/Reutlingen)

Die Temperatur des Innenraums beider Zelltypen kann durch einen von temperiertem Wasser durchflossenen Mantel konstant auf 25 °C gehalten werden. Während der Durchführung der Messung wurde mittels Magnetrührer eine homo-

gene Verteilung des Sauerstoffverbrauchs in der jeweiligen Probe erreicht, wodurch ein gleichmäßiger Ablauf der Reaktion gewährleistet werden konnte.

Als erstes wurde das eisgekühlte Inkubationsmedium einpipettiert und innerhalb von 3 – 4 Minuten der Manteltemperatur angeglichen und mit Sauerstoff abgesättigt. Anschließend wurde die Mitochondriensuspension dazugegeben und nochmals 4 – 5 Minuten inkubiert (Status 1). Nach diesem Vorlauf erfolgte die Zugabe des Substrats. Dabei handelte es sich in einem Durchgang um Glutamat / Malat (jeweils 5 mM zu Leber und Herz) und im anderen Durchgang Succinat (5mM zu Leber und Brustmuskel). Das Substrat löste eine Zunahme des Sauerstoffverbrauches aus (Status 2). Eine weitere Erhöhung wurde durch die Zugabe von ADP (0,34 mM) als Phosphatakzeptor bewirkt (Status 3). Die Umwandlung des vorhandenen ADP zu ATP war erkennbar am Rückgang der Atmungsaktivität (Status 4). Dieser Rückgang fiel umso deutlicher aus, je besser die ATP-Bildung und der Sauerstoffverbrauch gekoppelt waren.

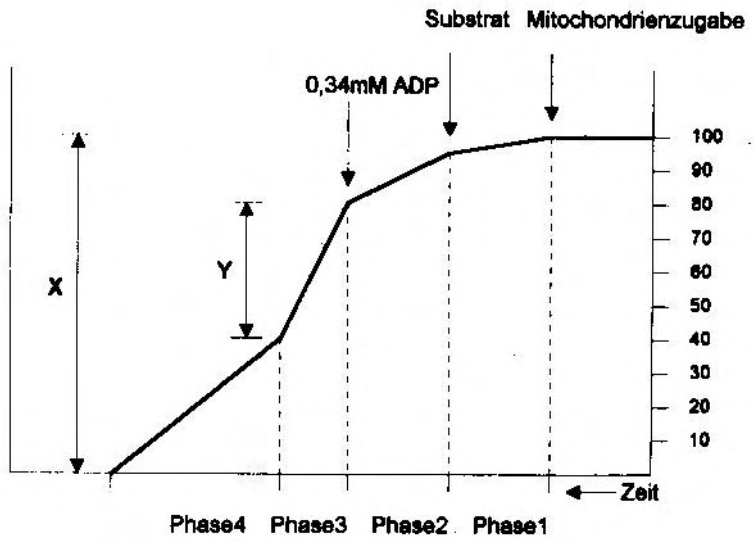

Abb. 11: Darstellung des mitochondrialen Sauerstoffverbrauches in den Status (= Phase) 1 – 4 (KESSLER, 1998)

Die einpipettierten Flüssigkeiten und das Inkubationsmedium sind in den Tabellen 6 und 7 dargestellt.

Tab. 6: Testansatz zur Bestimmung des mitochondrialen Sauerstoffverbrauches

Komponente	Gewebe		
	Brustmuskel	Herz	Leber
Inkubationsmedium	2,2 ml	1,1 ml	1,1 ml
Probensuspension	0,4 ml	0,1 ml	0,1 ml
Substrat	0,1 ml	0,05 ml	0,05 ml
ADP	0,1 ml	0,1 ml	0,1 ml

Tab. 7: Zusammensetzung des Inkubationsmediums zur Bestimmung des mitochondrialen Sauerstoffverbrauchs

Komponente	Konzentration
Saccharose	0,2 M
Triäthanolamin	5 mM
K-Phosphat	12 mM
MgCl2	5 mM
EDTA	1 mM
NaCl	10 mM
Rinderserumalbumin	0,50%
pH	7,4

Die Veränderung im Sauerstoffgehalt des Zellinhalts wurde durch einen an die Küvette angeschlossenen Kompensationsschreiber der Firma Linseis festgehalten. Anhand dieser Kurve konnte der Sauerstoffverbrauch der einzelnen Status (in µg O/g Protein und min), der ADP/O-Quotient und der Atmungskontrollquotient (RCR-Wert) berechnet werden.

Der Sauerstoffverbrauch wurde auf den Proteingehalt der Mitochondriensuspension bezogen. Dadurch wurde die Atmungsaktivität der verschiedenen Individuen und Gewebe vergleichbar. Der Proteingehalt wurde mit der Folin-Methode nach LOWRY et al. (1951) bestimmt.

Der ADP/O-Quotient als Maß für die Effizienz der oxidativen Phosphorylierung errechnet sich aus der Menge des eingesetzten ADP im Verhältnis zum absolut verbrauchten Sauerstoff.

Der RCR-Wert (Respiratory Control Ratio) stellt einen Quotienten aus dem Sauerstoffverbrauch des Status 3 und des Status 4 dar. Er lässt Schlüsse über die funktionelle Intaktheit der Mitochondrien zu. Je höher er ist, desto weniger entkoppelte Atmung findet statt.

Die Beschreibungen der einzelnen Funktionsstatus und die Berechnung der verschiedenen Parameter stützten sich auf die Arbeiten von CHANCE und WILLIAMS (1956) sowie ESTABROOK (1967).

3.2.3 Bestimmung der Aktivität der Enzyme Cytochrom – c – Oxidase (EC 1.9.3.1) und NADH – Cytochrom – c – Reduktase (EC 1.18.1.2 früher: EC 1.6.99.4)

Die Aktivität beider Enzyme wurde ebenfalls an den isolierten Herz-, Leber und Brustmuskelmitochondrien bestimmt. Dazu wurde ein Eppendorfphotometer mit thermokonstantem Küvettenhalter genutzt. Der Testansatz hatte in der Küvette eine Temperatur von 25 °C Die stattfindende Reaktion wurde durch einen an das Photometer angeschlossenen Kompensationsschreiber aufgezeichnet.
Von beiden Enzymen wurde die spezifische Aktivität (die auf den Proteingehalt umgerechnete Aktivität in µMol/g Protein/min) erfasst.
Die Messung erfolgte nach der von DZAPO u. WASSMUTH (1982) beschriebenen Methodik.

Die Aktivität der Cytochrom-c-Oxidase wurde in einer Küvette mit einer Schichtdicke von 0,5 cm und bei einer Wellenlänge von 546 nm bestimmt. Der Testansatz in der Küvette setzte sich zusammen aus:

1,1 ml K-Phosphatpuffer	30 mM, pH 7,4 und
0,1 ml Cytochrom-c	2,4 mM

Durch Zugabe von einigen Körnchen Natriumdithionit wurde das vorhandene Cytochrom reduziert.

Die Reaktion wurde durch Zugabe von 0,05 ml verdünnter Mitochondriensuspension gestartet. Die Verdünnung war je nach Gewebe unterschiedlich:

Brustmuskel	1:2
Herz	1:5
Leber	1:10

Die Bestimmung der NADH-Cytochrom – c – Reduktase wurde ebenfalls bei einer Schichtdichte von 0,5 cm durchgeführt. Die Wellenlänge betrug 366 nm, der Testansatz in der Küvette bestand aus:

1,0 ml K-Phosphatpuffer	30 mM pH 7,4,
0,1 ml NADH	2,1 mM und
0,1 ml Cytochrom-c	2,4 mM

Durch die Zugabe von 0,5 ml der verdünnten Mitochondriensuspension wurde die Reaktion gestartet. Die Verdünnungsstufen für die einzelnen Substrate:

Brustmuskel	1:2
Herz	1:5
Leber	1:10

3.2.4 Messung der Schilddrüsenhormonkonzentration

Zur Bestimmung der Schilddrüsenhormonkonzentration im Serum wurde Blut aus der *Vena cephalica antebrachii* oder Schlachtblut (venöses und arterielles Blut) verwendet. Das entnommene Blut wurde bei 700 g 10 Minuten zentrifugiert und das Serum bis zur Probenbestimmung bei -25 °C tiefgefroren.
Bestimmt wurde die Konzentration des TT_4 (Gesamtthyroxin), des fT_4 (freies Thyroxin), des TT_3 (Gesamttrijodthyronin) und des fT_4 (freies Trijodthyronin). Zur Bestimmung wurden Radioimmunessays (^{125}J) durchgeführt, die auf der Basis der kompetitiven Proteinbindungsanalyse arbeiten. Diese Arbeit erfolgte in der ZBB der Justus-Liebig-Universität Gießen nach Herstelleranweisung. Das Testbesteck stammte von der Firma Biedermann.

3.2.5 Statistische Auswertung

Die statistischen Auswertungen wurden am Institut für Tierzucht und Haustiergenetik der Justus Liebig Universität Gießen durchgeführt. Die erfassten Daten wurden mit dem Programmpaket SPSS 9.0 (Statistical package for social sciences, Vogelback

Computing Center, USA) erfasst und ausgewertet. Außerdem fand die Prozedur Anova Anwendung. Mittelwerte wurden um Versuchstags- und Messeinflüsse, wie z.B. Kammerwahl und Messzeitpunkt korrigiert und mit dem Students T-Test auf Signifikanz überprüft. Graphische Darstellungen wurden mit Hilfe des Programms Excel 2002 erstellt. Es wurden mehrere statistische Modelle zu Grunde gelegt, um fixe Effekte und deren Einfluss auf die untersuchten Parameter schätzen zu können. Folgende statistische Modelle wurden aufgestellt:

- Modell 1 für die embryonale Atmungsaktivität
  $Y_{i, j, k, l, m, n} = \mu + D_i + M_j + V_k + S_l + G_m + B_n + e_{i\,j\,k\,l\,m\,n}$
- Modell 2 für sämtliche Untersuchungen, die am ersten Versuch durchgeführt wurden, außer der Legeleistung
  $Y_{o, m, l} = \mu + K_o + G_m + S_l + e_{o\,m\,l}$
- Modell 3 für die Legeleistung des ersten Versuchs
  $Y_{o, m, l} = \mu + K_o + G_m + e_{o\,m\,l}$
- Modell 4 für die Legeleistung des zweiten Versuchs
  $Y_{i, m, p} = \mu + D_i + G_m + O_p + e_{i\,m\,p}$

mit

$Y_{i, j, k, l, m, n, o, p}$ = abhängige Variable

μ = Gesamtmittelwert

D_i = Einfluss des Brutdurchgangs (i = 1, 3)

M_j = Einfluss der Messammer (j = 1, 4)

V_k = Einfluss des Schlupferfolges (k = 1, 2)

S_l = Einfluss des Geschlechts (l = 1, 2)

G_m = Einfluss des Genotyps (m = 1, 3)

B_n = Einfluss des Brüters (n = 1, 4)

K_o = Einfluss der Umgebungstemperatur (o = 1, 2)

O_p = Einfluss des embryonalen Sauerstoffverbrauchs (p = 1, 3)

$e_{i\,j\,k\,l\,m\,n\,o\,p}$ = Restfehler

Im Laufe der Untersuchungen kam es zu einem virusbedingten Computerabsturz. Es konnten nicht alle Daten wieder hergestellt werden. Daher konnten vom ersten Versuch lediglich die bereits ausgewerteten Ergebnisse weiter verwendet werden.

4 Ergebnisse

4.1 Einteilung der homozygoten und heterozygoten Nackthals-genotypen nach Anzahl der Federn im Tuff

Die Einstufung der Nackthalsgenotypen erfolgte anhand der Anzahl der Federn des Tuffs an der linken Halsseite. Es zeigte sich, dass bei den Tieren, bei denen beide Tuffs bestimmt wurden, der rechte eine größere Anzahl an Federn enthielt. Jedoch wurde nur bei wenigen Tieren eine Doppelbestimmung durchgeführt, so dass diese Ergebnisse nicht statistisch abgesichert werden können. Mit zunehmendem Alter der Tiere waren durch die Entwicklung des Gefieders bei den homozygoten Nackthälsen die federfreien Fluren deutlicher erkennbar, wodurch eine Gruppeneinteilung nach Genotyp mit zunehmendem Lebensalter des Tieres einfacher wurde.

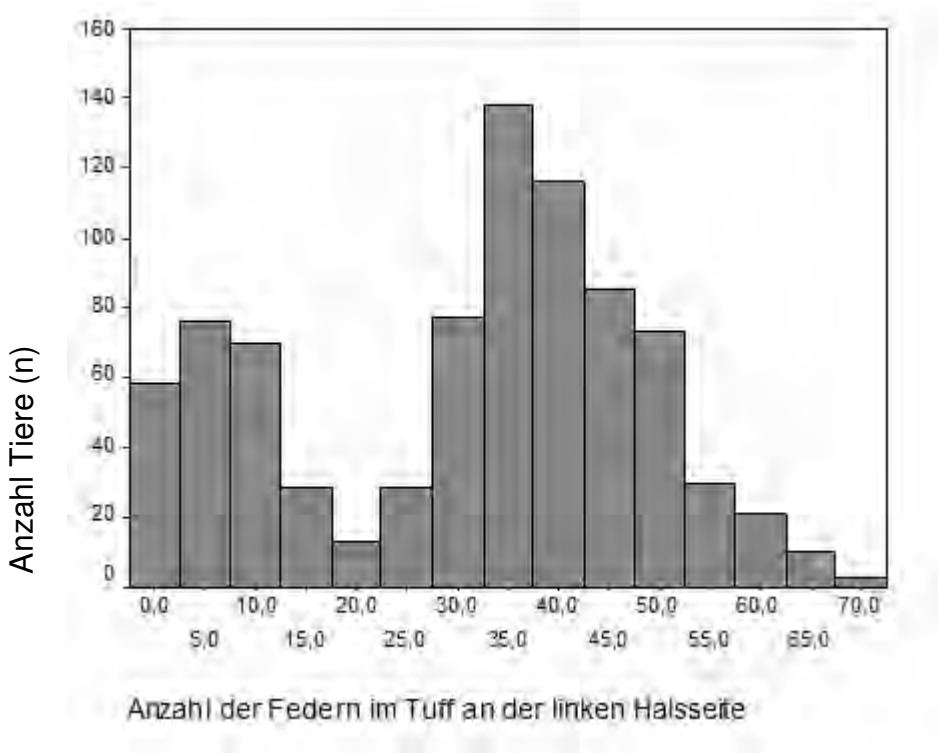

Abb. 12: Häufigkeitsverteilung der Anzahl der Federn im Tuff an der linken Halsseite (n=828)

4.2 Auswirkung des Gens für Befiederungsrestriktion auf die adaptive Konstitution

4.2.1 Der Einfluss der Bruttemperatur auf die embryonale Entwicklung und die Schlupffähigkeit

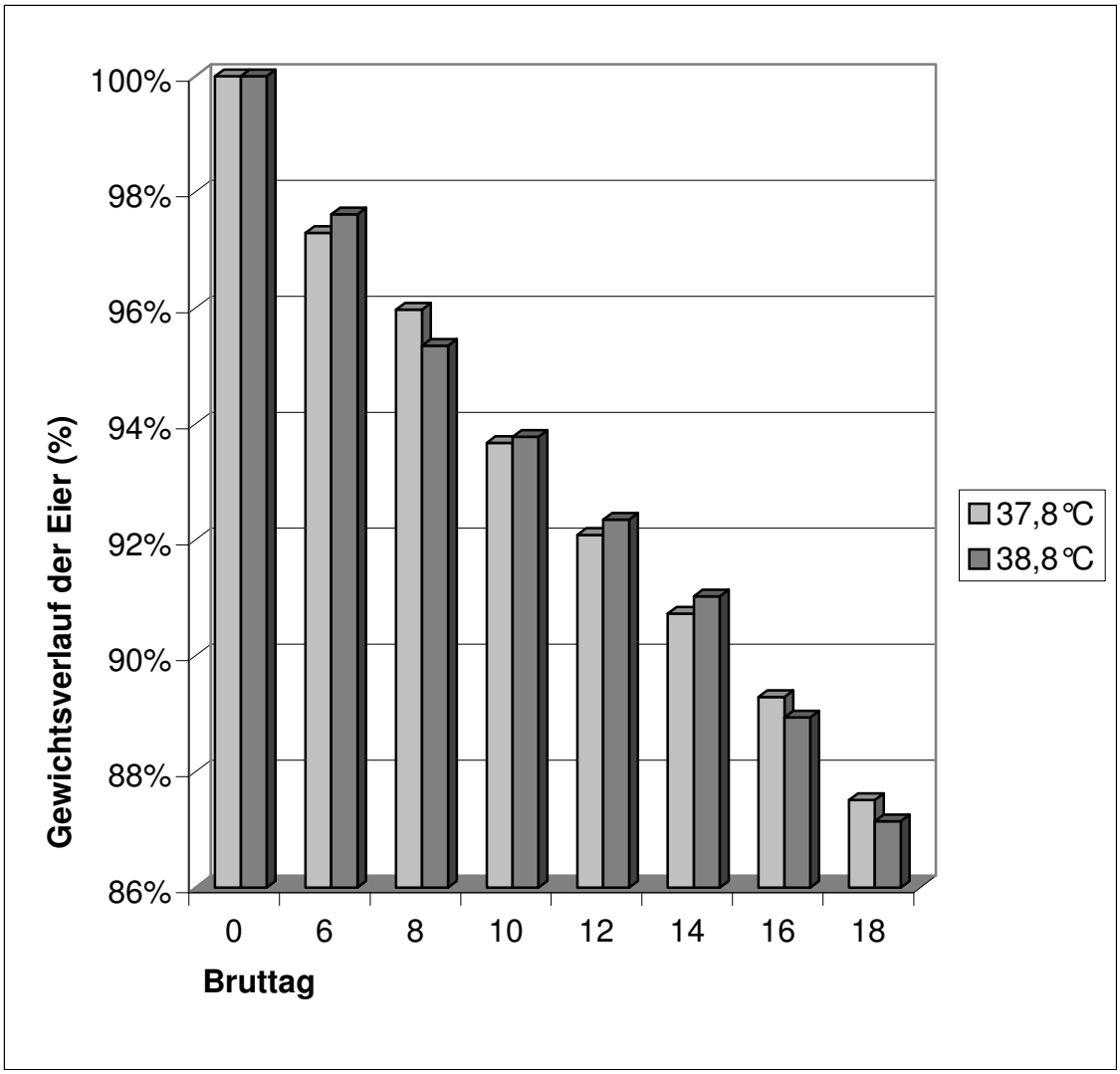

Abb. 13: Gewichtsentwicklung von Bruteiern bei unterschiedlichen Vorbruttemperaturen (n = 202)

Vom 6. bis zum 18. Bruttag wurde an jedem zweiten Inkubationstag der embryonale Sauerstoffverbrauch beider Gruppen gemessen. Dabei wurde auch das Gewicht der Eier am jeweiligen Bruttag erfasst. Der Verlauf des Gewichtsverlustes ist in der Abbildung 13 dargestellt.

Im Brutverlauf verloren die bei 37,8 °C bebrüteten Eier bis zum 18. Bruttag 12,49 % ihres Ausgangsgewichtes. Das entspricht einem Verlust von 0,69 % pro Bruttag. In der anderen Brutgruppe war der Gewichtsverlust höher. Die bei 38,8 °C bebrüteten Eier verloren bis zum 18. Bruttag 12,85 % ihres Ausgangsgewichtes, was einem täglichen Verlust von 0,71 % entspricht.
Insgesamt ist der Gewichtsverlust der bei 38,8 °C bebrüteten Eier größer als der bei 37,8 °C bebrüteten. Die Unterschiede sind jedoch mit $p>0,05$ nicht signifikant. Die genauen Schlupfergebnisse sind in der Tabelle 11 im Kapitel 4.2.2 dargestellt.

4.2.2 Der Einfluss Genotyps auf den Schlupferfolg

Die Tabelle 8 gibt einen Überblick über den Anteil geschlüpfter Küken pro Befiederungstyp und Geschlecht zusammengefasst für den ersten Versuch. Der Anteil homozygot nackthalsiger Küken lag mit 18,81 % (n = 60) deutlich unter dem erwarteten Wert von 25 %, während die heterozygot nackthalsigen nur leicht unter dem Anteil von 50 % lagen. Die vollbefiederten Tiere hatten mit 33,23 % (n = 106) einen deutlich höheren Anteil an den insgesamt geschlüpften Küken. Das Geschlechtsverhältnis stellte sich für beide homozygoten Genotypen sehr unterschiedlich dar. Bezogen auf die Anzahl der geschlüpften Tiere war der Anteil der weiblichen Küken bei den homozygot nackthalsigen 35 %, bei den heterozygot nackthalsigen 49 % und bei den vollbefiederten 60 %. Somit war bei den vollbefiederten Tieren ein Überhang an weiblichen Küken vorhanden, wohingegen bei den homozygot nackthalsigen Tieren ein Überhang an männlichen herrschte. Das Geschlechterverhältnis war insgesamt in etwa ausgeglichen.

Tab. 8: Genotypen- und Geschlechtsverteilung der geschlüpften Tiere des ersten Versuchs in Prozent (n = 319)

	Befiederungstyp			
Geschlecht	NaNa	Nana	nana	Gesamt
männl.	12,23 %	24,45 %	13,17 %	49,85 %
weibl.	6,58 %	23,51 %	20,06 %	50,15 %
gesamt	18,81 %	47,96 %	33,23 %	

Auf Grund des geringen Stichprobenumfangs der Bruteier im 1. Versuch (s. Tabelle 8) wurde im zweiten Versuch die embryonale Sterblichkeit erneut untersucht. In diesem Versuch war die Befruchtungsrate 94,30 %. Nach dem Schlupf wurden alle Eier geöffnet, aus denen kein Küken geschlüpft war. Die Befiederung war ab dem 18. Bruttag weit genug entwickelt, um den Genotyp zu bestimmen. Tatsächlich wurden am 18. Bruttag 88,1 % der erwarteten homozygot nackthalsigen, 87 % der erwarteten heterozygoten und 93 % der erwarteten vollbefiederten Küken festgestellt. Letztendlich schlüpften 68 % der am 18. Bruttag bestimmten homozygot nackthalsigen, 82 % der bestimmten heterozygoten und 83 % der bestimmten vollbefiederten Küken.

Tab. 9: Genotypenverteilung am 18. Bruttag (abgestorbene Embryonen und am Schlupftag lebende Küken)

Merkmal		n (absolut)	n (relativ)
Bruteier gesamt		2049	100,00%
befruchtete Bruteier		1933	94,30%
erwartete Anzahl je Genotyp am 18. Bruttag	NaNa	483	25,00%
	Nana	967	50,00%
	nana	483	25,00%
festgestellet Anzahl je Genotyp am 18. Bruttag	NaNa	426	24,80%
	Nana	843	49,07%
	nana	449	26,13%
erwartete Anzahl je Genotyp zum Zeitpunkt des Schlupfes	NaNa	430	25,00%
	Nana	859	50,00%
	nana	430	25,00%
Anzahl lebend geschlüpfte Küken je Genotyp	NaNa	289	21,28%
	Nana	692	50,96%
	nana	377	27,76%

Die Tabelle 10 spiegelt den Anteil geschlüpfter Küken pro Befiederungstyp und Geschlecht des 2. Versuches wieder. Der Anteil homozygot nackthalsiger Küken lag mit 21,28 % deutlich unter dem erwarteten Wert von 25 %.

Das Geschlechtsverhältnis war für die vollbefiederten und homozygot nackthalsigen Tiere in etwa ausgeglichen. Bei dem mischerbigen Genotyp schlüpften weniger Hennen. Insgesamt gab es einen leichten Überhang an männlichen Tieren.

Tab. 10: Geschlechts- und Genotypenverteilung der geschlüpften Tiere des zweiten Versuchs bei einer Bruttemperatur von 37,8 °C in Prozent (n=1358)

	Befiederungstyp			
Geschlecht	NaNa	Nana	nana	Gesamt
männl.	10,55%	27,41%	13,66%	51,62%
weibl.	10,73%	23,55%	14,10%	48,38%
gesamt	21,28%	50,96%	27,76%	

Im Nebenversuch, in dem es um den Einfluss der Vorbruttemperatur auf die Schlupffähigkeit ging, wurde für die beiden Brutgruppen ein höchst unterschiedliches Schlupfergebnis erzielt. Der Anteil der insgesamt geschlüpften Küken war bei der Vorbruttemperatur von 38,8 °C mit 37,75 % deutlich geringer als bei der Vorbrut-temperatur von 37,8 °C, wo 82,83 % der Küken schlüpften. Die Befruchtungsrate war mit 97,52 % in beiden Brutgruppen sehr gut.

Wie in der Tabelle 11 zu sehen ist, lag in der Brutgruppe 38,8 °C der Anteil homo-zygot nackthalsiger Küken mit 20,70 % deutlich unter dem erwarteten Wert von 25 %, während die heterozygot nackthalsigen nur leicht über dem Anteil von 50 % lagen. Die vollbefiederten Tiere hatten mit 27,55 % einen höheren Anteil an den insgesamt geschlüpften Küken als erwartet.
Das Geschlechtsverhältnis stellte sich vor allem in der bei 38,8 °C bebrüteten Gruppe für alle Genotypen sehr unterschiedlich dar. Insgesamt schlüpften etwa doppelt so viele Hähne wie Hennen. In der unter optimalen Brutbedingungen bebrüteten Gruppe war das Verhältnis in etwa ausgeglichen.

Tab. 11: Verteilung der geschlüpften Küken in Abhängigkeit von Befiederungstyp, Geschlecht und Bruttemperatur

		Befiederungstyp			
Bruttemp.	Geschlecht	NaNa	Nana	nana	Gesamt
37,8 °C	männl.	12,50 %	23,75 %	11,25 %	47,50 %
n = 80	weibl.	10,00 %	27,50 %	15,00 %	52,50 %
	gesamt	22,50 %	51,25 %	26,25 %	100,00 %
38,8 °C	männl.	13,80 %	34,50 %	17,25 %	65,55 %
n = 29	weibl.	6,90 %	17,25 %	10,30 %	34,45 %
	gesamt	20,70 %	51,75 %	27,55 %	100,00 %

4.3 Auswirkungen des Genes für Befiederungsrestriktion auf die produktiv-somatische und reproduktive Konstitution

4.3.1 Die Lebendmasseentwicklung in Abhängigkeit vom Genotyp

Wie in der Tabelle 12 zu sehen ist, waren zum Zeitpunkt des Schlupfes die Küken der drei Genotypen gleich schwer. Von der 4. Lebenswoche unterschieden sich die Gewichte hoch signifikant (p≤0,01) bis höchstsignifikant (p≤0,001). Dabei waren die homozygot nackthalsigen Tiere am leichtesten, was sich jedoch in der 20. Lebenswoche nicht statistisch absichern lässt.

Tab. 12: Lebendmasseentwicklung unter Normalstalltemperatur in Abhängigkeit vom Befiederungstyp

Zeitpunkt der Wiegung	Genotyp									p (Bef.)
	NaNa			Nana			nana			
	n	Gew. (g)	SD	n	Gew. (g)	SD	n	Gew. (g)	SD	
Schlupf	289	41,4	3,910	689	41,4	4,008	376	41,5	4,179	n.s.
4. L.-Wo.	232	210,2	51,018	594	223,3	50,885	307	224,1	50,139	**
8. L.-Wo.	228	625,2	125,480	580	668,9	130,079	301	657,3	136,074	***
12. L.-Wo.	216	1197,9	250,562	567	1275,0	251,774	297	1280,2	268,669	***
16. L.-Wo.	205	1616,2	348,159	548	1711,3	382,139	283	1736,3	389,469	***
20. L.-Wo.	161	1730,7	366,311	407	1832,7	386,918	218	1939,4	407,201	n.s.
24. L.-Wo.	132	1947,0	347,580	234	1994,8	330,294	123	1987,6	270,840	*

4.3.2 Die Lebendmasseentwicklung in Abhängigkeit von Stalltemperatur und Genotyp

Im ersten Versuch wurden die Auswirkungen des Nackthalsgens auf die produktiv-somatische und reproduktive Konstitution unter gemäßigten und erhöhten Umgebungstemperaturen untersucht.

Zum Schlupfzeitpunkt unterschied sich das Körpergewicht der später bei unterschiedlichen Temperaturen untergebrachten Küken nur bei den heterozygoten Tieren. In beiden Haltungsgruppen bestand ein signifikanter Befiederungseinfluss. Bei beiden Klimatypen war das Gewicht der homozygoten Nackthälse am höchsten.

Tab. 13: Lebendmasseentwicklung in Abhängigkeit von Befiederungstyp und Stalltemperatur (g)

Gewicht zum Zeitp.	Genotyp	Stalltemperatur							p (Befied.)	
		n	18 °C	SD	n	32 °C	SD	p	18°C	32°C
Schlupf	NaNa	33	40,0	3,3864	31	38,2	2,7774	*	n.s.	**
	Nana	130	39,3	3,8160	34	40,5	2,7329	n.s.		
	nana	76	39,0	3,2311	34	38,9	2,8598	n.s.		
6. Lebens-Woche	NaNa	32	434,1	59,3437	28	412,1	52,7297	n.s.	***	n.s.
	Nana	118	421,4	57,7190	30	426,7	50,0574	n.s.		
	nana	70	391,1	52,3310	33	402,4	47,1719	n.s.		
12. Lebens-Woche	NaNa	28	1292,5	194,9858	30	1074,0	162,6844	***	*	***
	Nana	120	1239,3	210,0449	33	1065,9	173,6801	***		
	nana	71	1180,7	205,5399	34	933,8	155,8168	***		
18. Lebens-Woche	NaNa	17	1683,5	350,4808	19	1508,9	313,1009	n.s.	n.s.	n.s.
	Nana	101	1687,7	445,0795	19	1478,4	357,8681	n.s.		
	nana	59	1604,4	335,5144	23	1324,8	188,4837	***		
42. Lebens-Woche	NaNa	14	2088,6	376,1926	17	1707,6	398,9287	**	n.s.	**
	Nana	18	1843,9	436,3773	14	1550,7	391,1219	n.s.		
	nana	18	1859,4	333,2985	16	1313,8	276,1853	***		

Der Wachstumsvorsprung der Na-Genträger zeigte sich im Normalstall schon ab der sechsten Lebenswoche. Ab der 12. Lebenswoche gilt: Je höher der Nackthalsgenanteil war, desto höher war das Gewicht (Ausnahme: in der 18. Lebenswoche war das Gewicht der heterozygot nackthalsigen Tiere im Normalstall höher als das der homozygoten). In der 12. Lebenswoche unterschied sich das Gewicht der Normalstall- und der Warmstalltiere signifikant ($p<0,05$). In der 18. Lebenswoche unterschied sich das Gewicht nur bei den vollbefiederten Tieren hochsignifikant ($p<0,01$).

Die Befiederung hatte bei den Normalstall- und den Warmstalltieren in der 18. Lebenswoche keinen signifikanten Einfluss auf die Lebendmasseentwicklung.

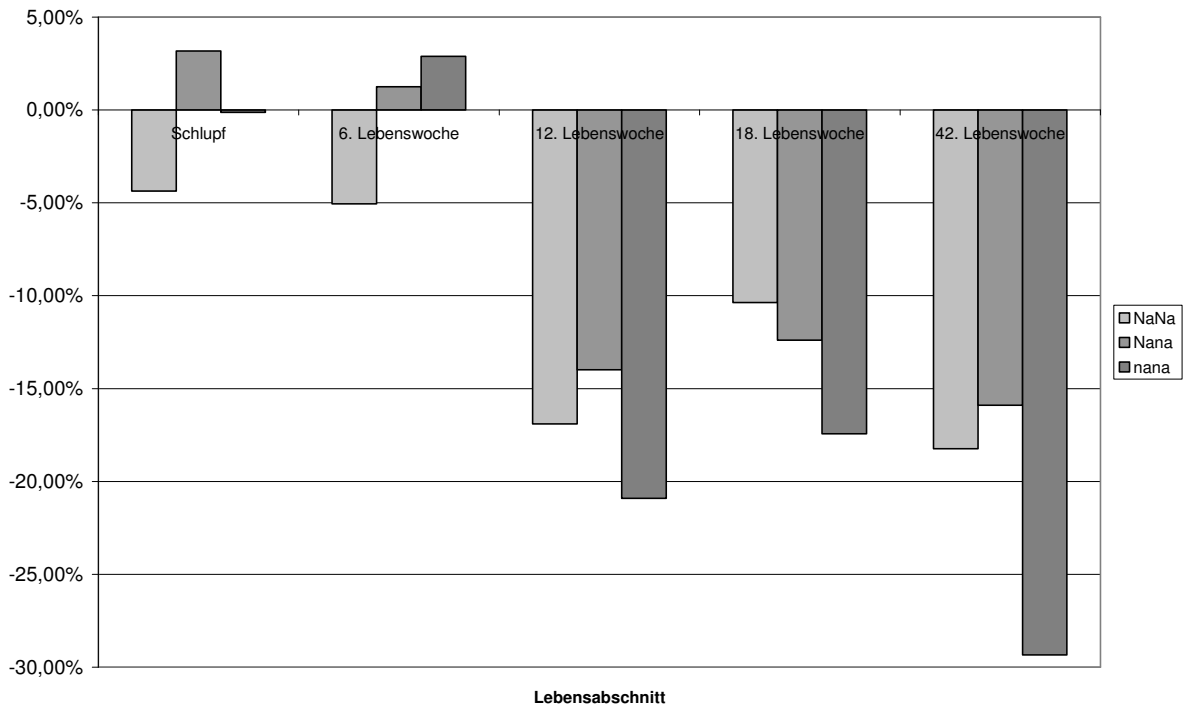

Abb. 14: Reduktion der Lebendmasseentwicklung unter hohen Umgebungstemperaturen (32°C) (die 0% Linie entspricht der Entwicklung bei 18°C)

Die vollbefiederten Tiere zeigen ab der 12. Lebenswoche die größte Reduktion der Gewichtsentwicklung.

4.3.3 Der Verlauf der Legeleistung unter Normalstallbedingungen in Abhängigkeit vom Genotyp

Der Verlauf der Legeleistung unter Normalstallbedingungen in Abhängigkeit vom Genotyp ist in der Tabelle 14 dargestellt. In der 21. Lebenswoche hatten die vollbefiederten Hennen bereits eine Legeleistung von 75,24 %. Die homozygoten Hennen zeigten mit 54,83 % von allen Genotypen die geringste Legeleistung. In der 24. Lebenswoche zeigen die homozygot nackthalsigen Hennen eine höhere Legeleistung als die heterozygoten. In der 28. Lebenswoche liegt die Legeleistung der homozygot nackthalsigen und der vollbefiederten Tiere auf gleichem Niveau. Von der 21. bis zur 29. Lebenswoche zeigten die vollbefiederten Hennen die höchste Legeleistung.

Tab. 14: Verlauf der Legeleistung der drei verschiedenen Genotypen unter Normalstalltemperaturen in Bodenhaltung

Lebens-woche	Genotyp	Anzahl Eier pro Woche	Lege-leistung in %	Eigewicht (g/Ei)	
				$\bar{x}$	SD
21.	NaNa (n = 74)	284	54,83%	51,26	2,5712
	Nana (n = 75)	358	68,19%	49,46	1,6529
	nana (n = 75)	395	75,24%	48,41	1,7751
22.	NaNa (n = 74)	342	66,02%	51,42	2,0746
	Nana (n = 75)	394	75,05%	52,58	2,6464
	nana (n = 75)	426	81,14%	49,83	1,1875
23.	NaNa (n = 74)	365	70,46%	52,95	1,6980
	Nana (n = 75)	407	77,52%	53,30	1,9218
	nana (n = 75)	436	83,05%	50,47	1,8911
24.	NaNa (n = 74)	393	75,87%	54,15	1,3964
	Nana (n = 75)	384	73,14%	55,18	1,1788
	nana (n = 75)	428	81,52%	52,53	2,4578
25.	NaNa (n = 74)	395	76,25%	56,94	0,7859
	Nana (n = 75)	392	74,67%	55,41	0,9166
	nana (n = 75)	426	81,14%	52,63	1,1207
26.	NaNa (n = 74)	359	69,31%	58,69	1,6187
	Nana (n = 75)	342	65,14%	56,27	1,0038
	nana (n = 75)	390	74,29%	54,70	0,8367
27.	NaNa (n = 74)	364	70,27%	58,17	1,1245
	Nana (n = 75)	360	68,57%	57,09	0,9349
	nana (n = 75)	387	73,71%	54,80	1,3213
28.	NaNa (n = 72)	404	80,16%	59,08	1,9261
	Nana (n = 73)	378	73,97%	58,00	1,7912
	nana (n = 74)	419	80,89%	54,89	1,0533
29.	NaNa (n = 72)	335	66,47%	59,82	1,6416
	Nana (n = 73)	337	65,95%	59,06	1,0049
	nana (n = 74)	358	69,11%	57,56	1,6545
30.	NaNa (n = 72)	322	63,89%	60,36	2,6212
	Nana (n = 73)	359	70,25%	58,75	1,9984
	nana (n = 73)	349	68,30%	56,59	0,7976
31.	NaNa (n = 69)	305	61,37%	60,05	1,7791
	Nana (n = 73)	319	62,43%	59,78	0,2630
	nana (n = 73)	352	68,88%	57,85	0,5828
32.	NaNa (n = 69)	277	57,35%	61,95	1,1446
	Nana (n = 72)	343	68,06%	60,02	2,3190
	nana (n = 72)	381	75,60%	57,95	0,5213
33.	NaNa (n = 68)	292	61,34%	59,43	3,9685
	Nana (n = 71)	338	68,01%	59,60	1,4491
	nana (n = 72)	361	71,63%	57,90	2,0166
34.	NaNa (n = 68)	300	63,03%	63,23	1,4796
	Nana (n = 71)	352	70,82%	61,18	1,9155
	nana (n = 72)	357	70,83%	59,33	0,8846

Am Ende der Legeleistung zeigten die heterozygoten Hennen und die vollbefiederten eine identische Legeleistung.

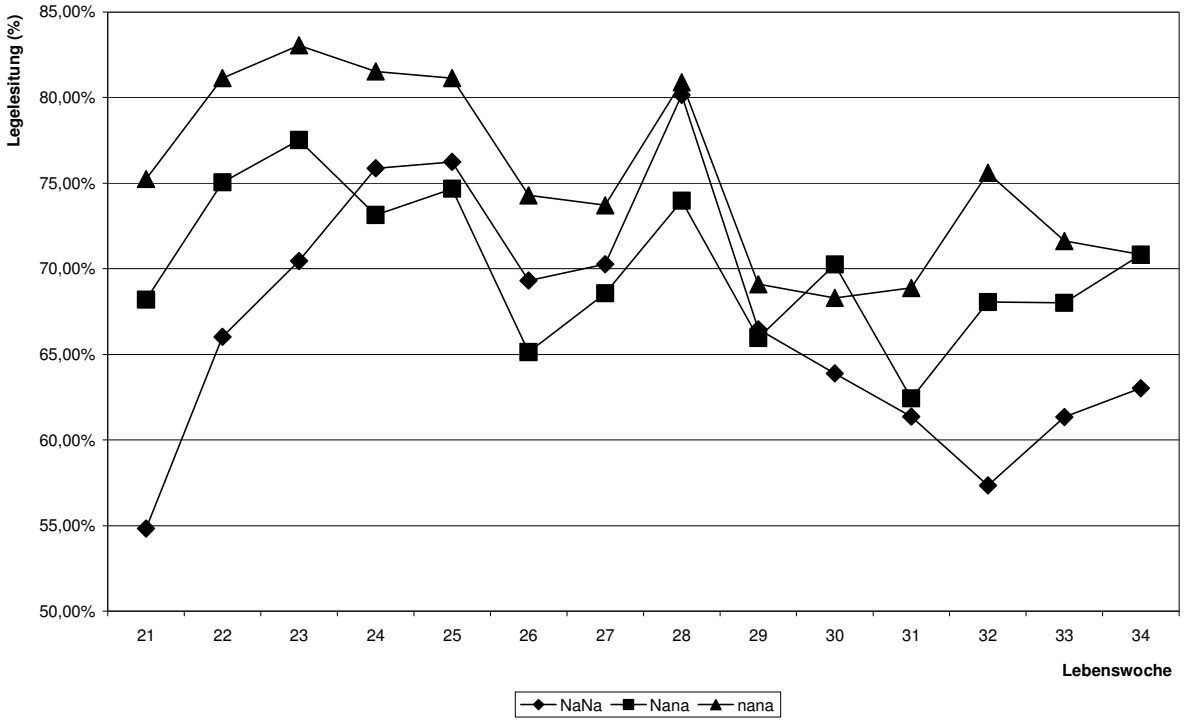

Abb. 15: Verlauf der Legeleistung (%) der drei Genotypen unter Normalstalltemperaturen in Bodenhaltung

Mit der 29. Legewoche trat in der Gruppenlegeleistung (Einteilung nur nach Genotyp) ein massiver Befall mit Vogelmilben auf. Der Befall mit Vogelmilben führte zu einer Reduzierung der Legeleistung, die in Abhängigkeit vom Genotyp unterschiedlich ausfiel. Der Abfall der Legeleistung ist in der Abbildung 16 dargestellt.

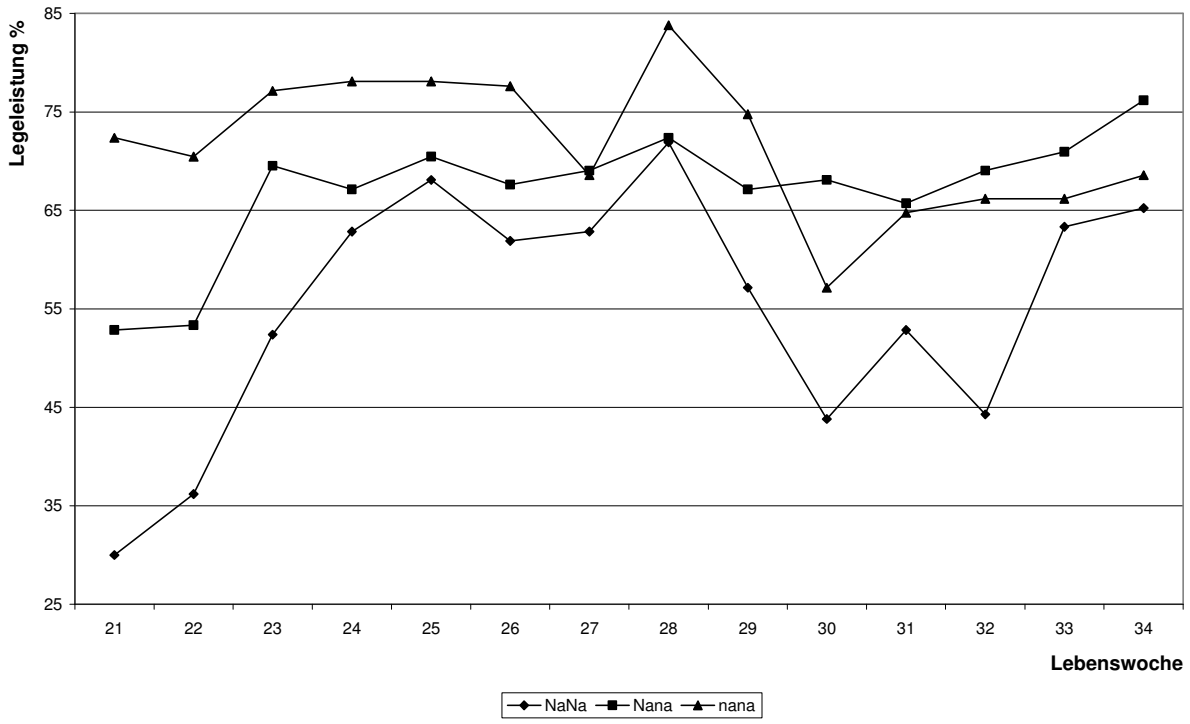

Abb. 16: Anstieg und durch Vogelmilbenbefall verursachter Rückgang der Legeleistung unter Normalstallbedingungen in Bodenhaltung (n_{NaNa} = 30, n_{Nana} = 30, n_{nana} = 30 (bzw. 29 ab der 30. Lebenswoche)

Die homozygot nackthalsigen Tiere zeigen die größten Leistungseinbußen. Die heterozygoten Tiere sinken zwar in der Leistung ab, erreichen aber schnell wieder ihr Ausgangsniveau. Die vollbefiederten Hennen zeigen einen größeren Leistungseinbruch als die heterozygoten Hennen. Sie können ihre Ausgangsleistung nicht wieder erreichen. Die genauen Werte sind in der Tabelle 15 dargestellt. Bevor der Befall mit Vogelmilben auftrat, nimmt mit zunehmendem Nackthalsgenanteil die Leistung ab. Während und nach dem Befall haben die mischerbigen Tiere die beste Legeleistung.

Die vollbefiederten Hühner konnten ihr Ausgangsniveau nicht wieder erreichen. Die beiden anderen Gruppen erreichten im Verhältnis zum Ausgangsniveau deutlich höhere Leistungen als die vollbefiederten. Während des Milbenbefalls stagnierte die Leistung der mischerbigen Tiere tendenziell, die homozygot nackthalsigen Tiere hatten deutlich geringere Einbußen als die vollbefiederten.

Tab. 15: Verlauf der Legeleistung der drei verschiedenen Genotypen (nur die durch den Vogelmilbenbefall betroffenen Tiere) unter Notmallstallbedinungen in Bodenhaltung

Lebenswoche	Genotyp	n (Tiere)	Anzahl Eier	Legeleistung in %	Eigewicht (g/Ei)
21.	NaNa	30	63	30,00%	48,33
	Nana	30	111	52,86%	48,12
	nana	30	152	72,38%	50,34
22.	NaNa	30	76	36,19%	50,67
	Nana	30	112	53,33%	50,63
	nana	30	148	70,48%	49,42
23.	NaNa	30	110	52,38%	53,00
	Nana	30	146	69,52%	52,80
	nana	30	162	77,14%	50,77
24.	NaNa	30	132	62,86%	53,60
	Nana	30	141	67,14%	55,22
	nana	30	164	78,10%	51,92
25.	NaNa	30	143	68,10%	56,96
	Nana	30	148	70,48%	54,96
	nana	30	164	78,10%	53,48
26.	NaNa	30	130	61,90%	58,10
	Nana	30	142	67,62%	55,40
	nana	30	163	77,62%	53,60
27.	NaNa	30	132	62,86%	58,00
	Nana	30	145	69,05%	57,10
	nana	30	144	68,57%	55,00
28.	NaNa	30	151	71,90%	59,60
	Nana	30	152	72,38%	57,60
	nana	30	176	83,81%	55,00
29.	NaNa	30	120	57,14%	61,36
	Nana	30	141	67,14%	58,62
	nana	30	157	74,76%	59,33
30.	NaNa	30	92	43,81%	63,60
	Nana	30	143	68,10%	55,85
	nana	29	120	59,11%	55,50
31.	NaNa	30	111	52,86%	61,10
	Nana	30	138	65,71%	59,60
	nana	29	136	67,00%	58,10
32.	NaNa	30	93	44,29%	61,50
	Nana	30	145	69,05%	60,70
	nana	29	139	68,47%	57,70
33.	NaNa	30	133	63,33%	63,60
	Nana	30	149	70,95%	61,70
	nana	29	139	68,47%	60,00
34.	NaNa	30	137	65,24%	64,80
	Nana	30	160	76,19%	63,80
	nana	29	144	70,94%	60,50

4.3.4 Die Einzeltierleistung in der Käfighaltung unter Normaltemperatur

Als Legeleistungsparameter wurden Eizahl und Eigewicht im 100-Tage-Test erfasst. Die heterozygoten Tiere zeigten die größte Anzahl der Eier. Bezogen auf die Eizahl, zeigten die homozygoten Nackthälse mit 57,42 g tendenziell höhere Eigewichte als die heterozygoten Hennen (56,27 g) und auch höher als die vollbefiederten (55,87 g).

Tab. 16: Legeleistung (100-Tage-Test) in Abhängigkeit von Befiederungstyp (Hauptversuch 2 inkl. Nebenversuch) unter Normallstallbedingungen in Käfighaltung

Legeleistung	Genotyp						p (Bef.)
	NaNa (n=27)		Nana (n=48)		nana (n=36)		
	$\overline{x}$	SD	$\overline{x}$	SD	$\overline{x}$	SD	
Gesamteizahl (n/Tier)	75,81	11,156	80,27	11,388	73,17	11,219	*
Gesamteimasse (g/Tier/100Tage)	4341,99	708,354	4509,72	667,201	4098,36	738,249	*
Gewicht pro Ei (g)	57,42	5,161	56,27	3,619	55,87	3,971	n.s.

4.3.5 Die Gruppenleistung in der Bodenhaltung unter Normaltemperatur

Die Legeleistung der drei Genotypen lag eng beieinander. Die vollbefiederten Tiere zeigten tendenziell die höchste Eizahl, die homozygot nackthalsigen Tiere zeigten die höchsten Eigewichte.

Tab. 17: Legeleistung (100-Tage-Test) in Abhängigkeit von Befiederungstyp unter Normalstallbedingungen in Bodenhaltung

Legeleistung	Genotyp						p (Bef.)
	NaNa (n=72)		Nana (n=73)		nana (n=73)		
	$\overline{x}$	SD	$\overline{x}$	SD	$\overline{x}$	SD	
Gesamteizahl (n/Tier)	69,82	9,85	70,97	4,53	75,84	4,42	n.s.
Gesamteimasse (g/Tier/100Tage)	4026,82	552,69	4030,99	251,87	4142,19	275,21	n.s.
Gewicht pro Ei (g)	57,72	1,35	56,80	0,53	54,60	0,83	**

4.3.6 Der Verlauf der Legeleistung in Abhängigkeit von der Stalltemperatur

Als Legeleistungsparameter wurden ebenfalls Eizahl und Eimasse in einem 100-Tage-Test erfasst. Unter normalen Umgebungstemperaturen und Käfigbedingungen unterschieden sich in diesem Versuch die Befiederungstypen in beiden Parametern nicht. Erst unter Hitzestress kam es zu einem Abfall der Legeleistung, der bei den vollbefiederten Tieren am höchsten ausfiel. Der Einfluss war hier nur für die Eizahl signifikant.

Der Leistungsabfall wirkte sich bei den Tieren mit Nackthalsgenanteil vor allem auf die die Gesamteimasse aus. Während die Eizahl um 8,9 % (NaNa) bzw. 27,36 % (Nana) bzw. 63,3 % (nana) absank, kam es zu einer Reduktion der Gesamteimasse um 34,0 % (NaNa) bzw. 39,5 % (Nana) bzw. 64,5 % (nana).

Für diese Untersuchungen stand nur eine begrenzte Anzahl von Tieren pro Gruppe zur Verfügung. Jedoch zeigt sich, wie unter Normaltemperaturbedingungen bestätigt, ein tendenziell höheres Eigewicht der homozygot nackthalsigen Hennen, wohingegen die vollbefiederten Hennen, unter Normalbedingungen höhere Eizahlen erreichen.

Tab. 18: Legeleistung (100-Tage-Test) in Abhängigkeit von Befiederungstyp und Stallklima

Merkmal		Genotyp / Stalltemperatur						p (Bef.)	
		NaNa		Nana		nana			
		18 °C (n=5)	32 °C (n=4)	18 °C (n=11)	32 °C (n=7)	18 °C (n=12)	32 °C (n=7)	18 °C	32 °C
Eizahl	$\overline{x}$	59,6	54,3	60,3	43,8	63,0	23,1	n.s.	*
	SD	7,6	21,9	8,6	8,9	9,8	12,4		
p (Temp.)		n.s.		**		***			
Eimasse (g/Henne/ 100 Tage)	$\overline{x}$	3476,7	2296,0	3284,4	1987,7	3475,9	1233,7	n.s.	n.s.
	SD	547,1	881,1	491,7	476,7	491,1	1097,9		
p (Temp.)		*		***		***			
Eigewicht (g/Ei)	$\overline{x}$	58,3	42,3	54,5	48,1	55,2	35,7	n.s.	n.s.
	SD	4,1	5,7	3,0	20,5	3,0	21,9		
p (Temp.)		**		n.s.		**			

4.4 Auswirkungen des Befiederungstyps auf die Thermoregulation

Unter Normalstallbedingungen kam es von der 12. zur 21. Lebenswoche zu einem Absinken der Muskeltemperatur. Bis zur 42. Lebenswoche stieg sie wieder leicht an. Die Differenz aus Muskel- und Hauttemperatur verhielt sich dazu entsprechend. Die Hauttemperaturen der zwei Befiederungstypen mit Nackthalsgenanteil fielen ab, während die der vollbefiederten Tiere weitgehend gleich blieben.

Unter Warmstallbedingungen fiel bei vollbefiederten und mischerbigen Hühnern die Muskeltemperatur kurz ab und stieg dann wieder, während sie bei den homozygoten Nackthälsen zunächst leicht abfiel und dann gleich blieb.

Die Differenz zwischen Muskel- und Hauttemperatur verringerte sich in der 21. Lebenswoche. In der 42. Woche kam es zu einem Anstieg dieses Wertes, der für die heterozygoten und vollbefiederten etwas niedriger ausfiel. Die Hauttemperatur blieb

in der 12. und 21. Lebenswoche bei allen Befiederungstypen nahezu gleich. In der 42. Woche wurde bei den homozygoten Nackthälsen ein Temperaturabfall und bei den heterozygoten eine Erhöhung unter Warmstallbedingung und ein Abfall unter Normalstallbedingungen gemessen, während sie bei den vollbefiederten gleich blieb. Auch der Befiederungstyp beeinflusste die gemessenen Temperaturen. Insbesondere die Hauttemperatur war davon betroffen.

Tab. 19: Temperatur von Haut und Muskel in Abhängigkeit von Klima und Befiederungstyp (in °C)

Alter / Meßpkt.		Genotyp/Stalltemperatur																
		NaNa					Nana					nana					p (Bef.)	
		n	18 °C	n	32 °C	p	n	18 °C	n	32 °C	p	n	18 °C	n	32 °C	p	18°C	32°C
6.Woche																		
Haut	x̄				40,45					41,22					40,93			
	SD			6	0,52				5	0,73				3	0,12			
Muskel	x̄				41,92					41,98					42,00			
	SD			6	0,25				5	0,44				3	0,27			
Diff.	x̄				1,47					0,76					1,07			
	SD			6	0,53				5	0,52				3	0,32			
12.Woche																		
Haut	x̄		39,67		40,68			40,73		40,36			40,64		41,05			
	SD	6	0,78	16	0,65	**	4	0,67	14	0,80	n.s.	11	0,78	15	0,75	n.s.	*	n.s.
Muskel	x̄		41,78		41,82			42,08		41,66			42,05		41,95			
	SD	6	0,15	16	0,45	n.s.	4	0,66	14	0,47	n.s.	11	0,55	15	0,41	n.s.	n.s.	n.s.
Diff.	x̄		2,12		1,14			1,35		1,30			1,42		0,90			
	SD	6	0,66	16	0,38	***	4	0,55	14	0,47	n.s.	11	0,63	15	0,44	*	n.s.	*
21.Woche																		
Haut	x̄		39,82		40,69			40,32		40,37			40,51		41,28			
	SD	9	0,56	14	0,51	***	10	0,31	7	0,29	n.s.	8	0,32	13	0,71	**	**	**
Muskel	x̄		41,04		41,54			41,21		41,24			41,30		42,01			
	SD	9	0,29	14	0,29	***	10	0,21	7	0,41	n.s.	8	0,18	13	0,58	**	n.s.	**
Diff.	x̄		1,22		0,85			0,89		0,87			0,79		0,73			
	SD	9	0,47	14	0,34	*	10	0,31	7	0,16	n.s.	8	0,22	13	0,34	n.s.	*	n.s.
42.Woche																		
Haut	x̄		39,23		40,31			39,95		40,86			40,45		41,24			
	SD	14	0,95	17	0,59	***	17	0,46	14	0,48	***	17	0,48	16	0,53	***	***	***
Muskel	x̄		41,12		41,49			41,27		41,81			41,59		41,94			
	SD	14	0,56	17	0,40	*	17	0,24	14	0,45	***	17	0,35	16	0,69	n.s.	**	**
Diff.	x̄		1,89		1,18			1,32		0,94			1,15		0,70			
	SD	14	0,59	17	0,34	***	17	0,38	14	0,36	**	17	0,48	16	0,30	**	***	**
Ø-Diff. abs.			1,7		1,1			1,2		1,0			1,1		0,8			
Ø-Diff. rel.			100%		61%			100%		87%			100%		70%			

Im Alter von 12 Wochen wiesen die heterozygoten Nackthälse bei einer Umgebungstemperatur von 18 °C die höchste Hauttemperatur auf, während sie bei 32 °C am niedrigsten lagen. Die homozygoten Nackthälse hatten zu diesem Zeitpunkt bei 18 °C die niedrigste Hauttemperatur, die vollbefiederten nahmen eine

Mittelstellung ein. Unter Warmstallbedingungen waren es die vollbefiederten Tiere, die die höchste Hauttemperatur aufwiesen, während die homozygoten Nackthälse eine Mittelstellung einnahmen.

Ab der 21. Lebenswoche stieg die Hauttemperatur unter Normalstallbedingungen von den homozygot nackthalsigen über die heterozygot nackthalsigen zu den vollbefiederten Hühnern an. Im gleichen Zeitraum sank dagegen die Differenz von Muskel- und Hauttemperatur von den NaNa-Tieren über die Nana-Tiere zu den nana-Tieren ab.

Befiederungseinflüsse auf die Temperatur im *Musculus pectoralis profundus* lassen sich in der 21. Lebenswoche für die unter Warmstallbedingungen gehaltenen und in der 42. Lebenswoche für beide Haltungsformen gesichert nachweisen.

Der Einfluss des Klimas wurde mit zunehmendem Lebensalter größer. Im Alter von 12 Wochen ließ sich lediglich für die NaNa- und die nana-Tiere ein Klimaeinfluss auf die Temperaturdifferenz absichern.

In der 21. Woche gab es signifikante Unterschiede zwischen den Haut- und Muskeltemperaturen bei homozygoten Nackthälsen und bei den vollbefiederten Tieren. Diese Temperaturen lagen bei Umgebungstemperaturen von 32 °C immer höher als bei 18 °C, wobei die Differenz bei der Haut 0,6 bzw. 0,7 °C und beim Muskel 0,3 bzw. 0,4 °C betrug.

In der 42. Woche hatten sich in allen Befiederungsgruppen signifikante Differenzen zwischen den beiden Klimagruppen entwickelt. Lediglich für die Hauttemperatur der homozygot nackthalsigen Tiere konnte kein signifikanter Einfluss des Klimas gemessen werden. An der Haut wurden mit + 0,9 °C (NaNa) bzw. + 1,0 °C (Nana) bzw. + 0,8 °C (nana) Differenz zwischen den bei 18 °C und den bei 32 °C gehaltenen Tieren die größten Unterschiede gemessen. Der Abstand der Muskeltemperaturen zwischen 18 °C und 32 °C betrug lediglich 0,4 °C (NaNa und Nana) bzw. 0,5 °C (nana).

Die Differenz aus Muskel- und Hauttemperatur lag bei den homozygoten Nackthälsen bei 18 °C um 0,40 ° höher als bei 32 °C, bei den heterozygoten lag sie um 0,32 °C und bei den vollbefiederten um 0,38 °C höher als bei 32 °C.

Betrachtet man die Gesamtdifferenz zwischen Haut und Körpertemperatur, so liegt bei den homozygot nackthalsigen Tieren unter Warmstallbedingungen die größte Differenz und bei den heterozygoten die niedrigste Differenz vor. Die homozygoten

Tiere haben eine weniger erhöhte Körpertemperatur als die beiden anderen Genotypen.

4.5 Auswirkungen des Befiederungstyps auf die zellphysiologische Konstitution

Der embryonale Sauerstoffverbrauch wurde an folgenden Tagen gemessen:

1. Versuch:		7. und 14. Bruttag
2. Versuch:	Nebenversuch:	6., 8., 10., 12., 14., 16. und 18. Bruttag
	Hauptversuche 1 und 2:	12. Bruttag

4.5.1 Einfluss der Bruttemperatur auf den embryonalen Sauerstoffverbrauch

Der Verlauf des embryonalen Sauerstoffverbrauches des Nebenversuches ist in der Abbildung 17 dargestellt.

Der embryonale Sauerstoffverbrauch der bei 38,8 °C bebrüteten Gruppe steigt bis zum 16. Bruttag steiler an als bei der unter optimalen Brutbedingungen bebrüteten Gruppe, der Anstieg flacht jedoch zum 18. Bruttag deutlich ab. Bis zum 16. Bruttag ist der embryonale Sauerstoffverbrauch der bei 38,8 °C bebrüteten Gruppe höher als der unter optimalen Bedingungen bebrüteten Gruppe.

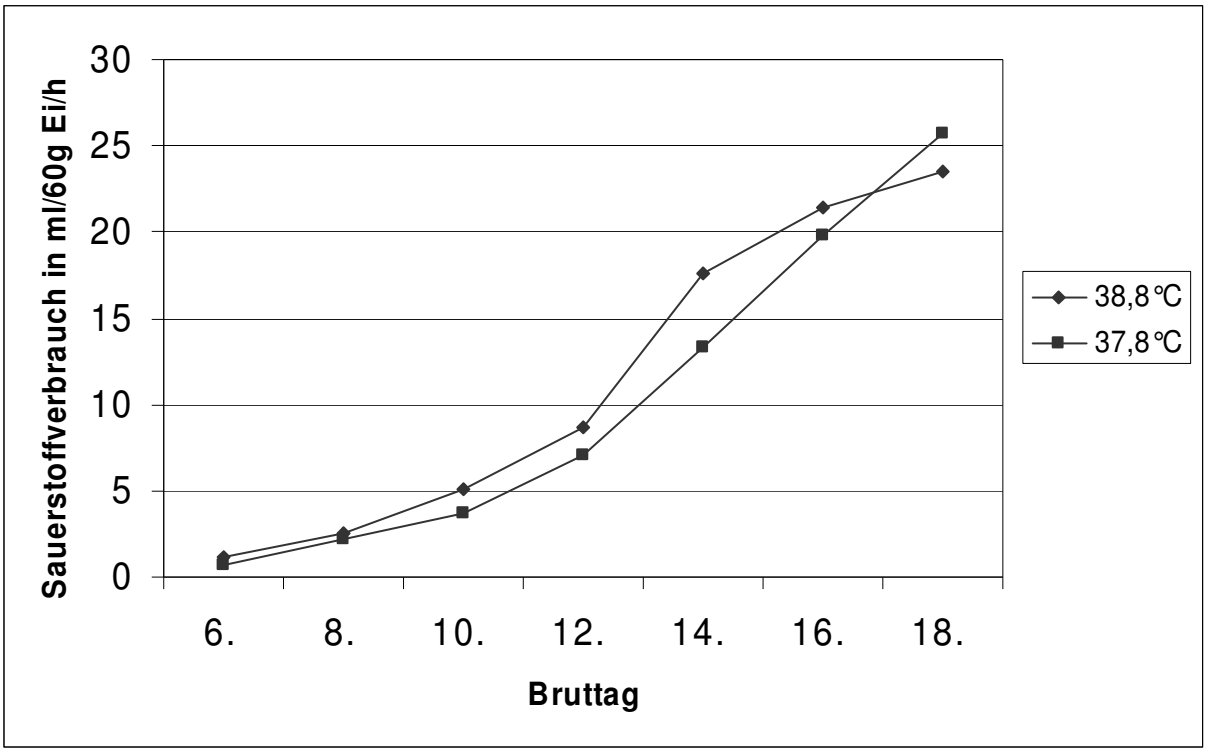

Abb. 17: Verlauf des embryonalen Sauerstoffverbrauches unter verschiedenen Vorbruttemperaturen

Im zweiten Versuch sollte die Messung des embryonalen Sauerstoffverbrauchs auf einen Messtag beschränkt werden. Um den möglichst optimalen Messtermin zu finden, wurde im Nebenversuch ab dem 6. Bruttag in zweitägigem Abstand der embryonale Sauerstoffverbrauch gemessen. Ab dem 10. Bruttag unterschied sich der embryonale Sauerstoffverbrauch der beiden Brutgruppen, wie in der Tabelle 20 zu sehen ist, höchst signifikant ($p < 0,001$).

Tab. 20: Verlauf des embryonalen Sauerstoffverbrauches bei verschiedenen Bruttemperaturen in ml O_2/d/60g Ei

	38,8 °C				37,8 °C				
Bruttag	n	$\bar{x}$	SD	V%	n	$\bar{x}$	SD	V%	p
6	50	17,68	14,88	84,12%	49	13,17	11,51	87,40%	n.s.
8	47	58,50	17,49	29,89%	48	54,10	14,76	27,28%	n.s.
10	65	120,72	31,82	26,36%	65	89,32	21,60	24,18%	***
12	92	209,46	40,21	19,20%	93	170,33	28,95	17,00%	***
14	88	421,93	164,42	38,97%	93	319,80	68,59	21,45%	***
16	87	515,01	78,51	15,24%	93	476,85	74,05	15,53%	***
18	87	564,50	81,59	14,45%	93	612,23	111,14	18,15%	***

Am 14. Bruttag kam es unter der erhöhten Bruttemperatur zu einer hohen Standardabweichung bei den Messwerten. Zwischen dem 12. und 14. Bruttag stieg der embryonale Sauerstoffverbrauch unter der erhöhten Bruttemperatur um 100% an. Die erhöhte Bruttemperatur geht einher mit einer beschleunigten embryonalen Entwicklung. Die Kombination dieser Faktoren führte vermutlich dazu, dass am 14. Bruttag eine hohe Standardabweichung für alle drei Genotypen dieser Brutgruppe gemessen werden konnte. Der 14. Bruttag wurde auf Grund der sehr hohen Standardabweichung als Messtag abgelehnt. Als Messtermin wurde der 12. Bruttag ausgewählt, da er dem 14. Bruttag am nächsten liegt und eine höhere Standardabweichung (bzw. einen höheren Variationskoeffizienten) zeigt als der 16. Bruttag.

4.5.2 Einfluss der Bruttemperatur und des Genotyps auf den embryonalen Sauerstoffverbrauch und die Schlupffähigkeit

Im ersten Versuch betrug der durchschnittliche Sauerstoffverbrauch des Embryos am 7. Bruttag 62,13 ml/d/60g Ei. Bis zum 14. Bruttag stieg dieser Wert auf 410,1 ml/d/60g Ei an. Dies bedeutete eine Steigerung um 560,1 %. Der embryonale Sauerstoffverbrauch der drei Genotypen ist in der Tabelle 21 dargestellt.

Tab. 21: Einfluss des Nackthalsgens auf den embryonalen Sauerstoffverbrauch im ersten Versuch (ml O_2/d/60g Ei) unter optimalen Brutbedingungen

Bruttag		Genotyp		
		NaNa	Nana	nana
		n = 5	n = 21	n = 18
Tag 7	$\bar{x}$	46,52	67,22	60,52
	SD	0,00	10,19	13,73
Tag 14	$\bar{x}$	374,90	414,10	425,21
	SD	43,11	46,14	40,00
Steigerung in %		705,90	516,03	586,07

Die Atmungsaktivitäten der Embryonen der einzelnen Befiederungstypen unterschieden sich deutlich voneinander. Während heterozygote Nackthälse und vollbefiederte Küken zu beiden Zeitpunkten auf etwa gleichem Verbrauchsniveau lagen, veratmeten die homozygoten Nackthälse tendenziell weniger Sauerstoff.

Tab. 22: embryonaler Sauerstoffverbrauch je Genotyp der geschlüpften Tiere des Nebenversuchs zum 2. Hauptversuch in ml O_2/60g Ei/d

	NaNa			Nana			nana			
38,8°C	n	$\overline{x}$	SD	n	$\overline{x}$	SD	n	$\overline{x}$	SD	p
6.Bruttag	7	30,36	7,82	12	23,14	4,91	10	32,83	9,04	**
8.Bruttag	12	60,29	11,19	16	61,30	20,90	14	60,21	12,66	n.s.
10.Bruttag	20	125,09	17,64	22	114,48	28,34	18	133,96	39,42	n.s.
12.Bruttag	24	218,74	35,31	36	201,94	41,70	27	217,48	36,69	n.s.
14.Bruttag	24	409,52	194,96	36	426,19	162,59	27	433,47	140,96	n.s.
16.Bruttag	24	503,79	100,89	36	504,25	76,04	27	539,35	52,03	n.s.
18.Bruttag	24	568,60	65,45	36	563,98	99,01	27	561,54	70,77	n.s.
	NaNa			Nana			nana			
37,8°C	n	$\overline{x}$	SD	n	$\overline{x}$	SD	n	$\overline{x}$	SD	p
6.Bruttag	13	19,83	13,77	17	15,96	9,09	8	13,91	5,91	n.s.
8.Bruttag	15	54,86	16,89	23	54,64	11,77	9	54,09	18,05	n.s.
10.Bruttag	18	85,83	18,89	31	92,44	23,28	15	88,38	21,73	n.s.
12.Bruttag	27	172,25	31,71	41	170,26	29,65	23	171,40	23,70	n.s.
14.Bruttag	27	311,54	60,51	41	322,63	71,21	23	331,39	72,34	n.s.
16.Bruttag	27	474,21	62,22	41	475,17	81,91	23	487,95	65,99	n.s.
18.Bruttag	27	619,14	68,39	41	615,89	65,58	23	643,49	105,99	n.s.
Faktor der Steigung vom 6. bis zum 18. Bruttag										
38,8°C		18,73			24,38			17,10		
37,8°C		31,23			38,60			46,26		

Im zweiten Versuch kann unter variierenden Brutbedingungen, außer am 6. Bruttag, in der Brutgruppe 38,8 °C kein signifikanter Einfluss des Genotyps auf den embryonalen Sauerstoffverbrauches der geschlüpften Tiere festgestellt werden. Unter Normalbruttemperaturen zeigen die homozygot nackthalsigen Embryonen die geringste Steigerung der embryonalen Atmungsaktivität vom 6. bis zum 12. Bruttag und die später vollbefiederten Tiere die größte Steigerung.

Die Tabelle 23 vergleicht den embryonalen Sauerstoffverbrauch der drei Genotypen unter variierenden Brutbedingungen. Dabei zeigt sich, dass die vollbefiederten Tiere tendenziell die größte Differenz zwischen den beiden Bruttemperaturen zeigen.

Tab. 23: Vergleich des embryonalen Sauerstoffverbrauchs der geschlüpften Küken je Genotyp (ml O_2/60g Ei/d) unter variierenden Bruttemperaturen in verschiedenen Brutabschnitten (n=150)

Brut-abschnitt	Bruttemperatur	NaNa		Nana		nana	
		absolut	relativ	absolut	relativ	absolut	relativ
6. - 18. Bruttag	38,8 °C	273,77	96,85%	270,75	95,79%	282,69	100,00%
	37,8 °C	248,24	97,15%	249,57	97,68%	255,50	100,00%
	Differenz	25,53	10,28%	21,18	8,49%	27,19	10,64%
10. - 12. Bruttag	38,8 °C	171,91	97,83%	158,21	90,04%	175,72	100,00%
	37,8 °C	129,04	99,35%	131,35	101,12%	129,89	100,00%
	Differenz	42,87	33,22%	26,86	20,45%	45,83	35,28%
12. - 14. Bruttag	38,8 °C	314,13	96,52%	314,07	96,50%	325,47	100,00%
	37,8 °C	241,89	96,22%	246,44	98,03%	251,39	100,00%
	Differenz	72,24	29,86%	67,63	27,44%	74,08	29,47%
14. - 16. Bruttag	38,8 °C	456,65	93,88%	465,22	95,64%	486,41	100,00%
	37,8 °C	392,88	95,90%	398,90	97,37%	409,67	100,00%
	Differenz	63,77	16,23%	66,32	16,63%	76,74	18,73%
16. - 18. Bruttag	38,8 °C	536,19	97,41%	534,11	97,03%	550,45	100,00%
	37,8 °C	546,67	96,63%	545,53	96,43%	565,72	100,00%
	Differenz	-10,48	-1,92%	-11,42	-2,09%	-15,27	-2,70%

Im ersten Versuch wurde nur am 14. Bruttag der embryonale Sauerstoffverbrauch bestimmt. Hier hatten die später nicht schlüpfenden Küken bei Nackthalsgenanteil einen reduzierten O_2-Verbrauch. Die Reduktion betrug bei homozygoten Embryonen 2,84 % und bei den heterozygoten 20,42 %. Bei vollbefiederten Tieren kam es dagegen im Falle des späteren embryonalen Absterbens zu einer um 31,3 % verstärkten Atmungsaktivität.

Es besteht ein hochsignifikanter ($p = 0,002$) Zusammenhang zwischen dem Genotyp und dem Schlupferfolg. So schlüpften vom homozygot nackthalsigen Genotyp nur 54,5 % der Küken, im Gegensatz zu den beiden anderen Genotypen (Nana 91,3 %, nana 90 %). Zwischen dem Sauerstoffverbrauch, dem Schlupferfolg und dem Genotyp kann nur für die homozygot nackthalsigen Tiere ein signifikanter Zusammenhang aufgezeigt werden.

Tab. 24: Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffverbrauch am 14. Bruttag (in ml O_2/d/60g Ei), dem Genotyp und dem Schlupferfolg unter optimalen Brutbedingungen

	Genotyp			
Schlupf	NaNa	Nana	nana	Signifikanz
ja	361,90 n = 6	420,61 n = 21	408,39 n = 18	Interaktion Schlupf/Genotyp p = 0,002
nein	351,61 n = 5 p = 0,05	334,73 n = 2 p = 0,28	536,18 n = 2 p = 0,075	

Auf Grund der geringen Stichprobengröße lässt sich im ersten Versuch lediglich eine Tendenz erkennen.

Der Unterschied in der Höhe des embryonalen Sauerstoffverbrauchs zwischen den geschlüpften und den nicht geschlüpften Tieren des zweiten Versuchs ist in der Tabelle 25 dargestellt. Bei den geschlüpften Küken lag der embryonale Sauerstoffverbrauch innerhalb der drei Genotypen auf in etwa gleichem Niveau. Er nahm von den homozygot nackthalsigen über die heterozygoten bis hin zu den vollbefiederten Küken tendenziell ab. Bei den beiden Genotypen mit Nackthalsgenanteil atmeten die nicht geschlüpften Tiere weniger als die Embryonen, die später schlüpften. Bei den vollbefiederten atmeten die Embryonen, die später nicht schlüpften, tendenziell mehr.

Tab. 25: Zusammenhang zwischen Sauerstoffverbrauch am 12. Bruttag (ml O_2/60g Ei/d), Genotyp und Schlupferfolg unter optimalen Brutbedingungen

		Genotyp			
Schlupfstatus	insgesamt	NaNa	Nana	nana	Signifikanz
geschlüpft	153,36 n=1341	154,69 n = 284	153,57 n = 684	152,07 n = 373	
nicht geschlüpft	145,32 n=429	148,28 n = 132	146,94 n = 147	156,29 n = 68	Interaktion Schlupf/Genotyp
p (O_2/Schlupfstatus)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	p = 0,000

Der Zusammenhang zwischen dem embryonalen Sauerstoffverbrauch, dem Genotyp und dem Schlupferfolg unter variierenden Bruttemperaturen ist in der Tabelle 26 dargestellt.

Alle Genotypen der optimal bebrüteten Gruppe hatten einen niedrigeren embryonalen Sauerstoffverbrauch als die Tiere des ersten Versuchs, wohingegen es bei der bei 38,8 °C inkubierten Gruppe einen höheren embryonalen Sauerstoff-verbrauch gab. Lediglich für die heterozygoten bei 38,8 °C inkubierten Tiere gab es einen signifikanten Zusammenhang zwischen dem embryonalen Sauerstoffverbrauch am 12. Bruttag und dem Schlupferfolg. Die nicht geschlüpften Küken hatten einen deutlich niedrigeren embryonalen Sauerstoffverbrauch als die geschlüpften. Bei den vollbefiederten war der Sauerstoffverbrauch zwischen Schlupf und nicht Schlupf in etwa gleich. Bei den homozygot nackthalsigen Tieren war der embryonale Sauerstoffverbrauch der nicht geschlüpften Tiere etwas höher als der der geschlüpften.
Am 14. Bruttag war in dieser Brutgruppe der embryonale Sauerstoffverbrauch der geschlüpften homozygot nackthalsigen Tiere niedriger als der der nicht geschlüpften Tiere. Bei den beiden anderen Genotypen war das Gegenteil der Fall.

In der bei 37,8 °C bebrüteten Gruppe schlüpften alle heterozygoten Tiere, bei denen der embryonale Sauerstoffverbrauch gemessen wurde. Am 12. Bruttag betrug in der Gruppe der vollbefiederten Tiere der embryonale Sauerstoffverbrauch der geschlüpften Tiere 153 % des Verbrauchs des nicht geschlüpften Tieres. Der Verbrauch der homozygot nackthalsigen Tiere war fast gleich.
Am 14. Bruttag atmete das nicht geschlüpfte vollbefiederte Tier deutlich schlechter als die geschlüpften. Bei den homozygot nackthalsigen Tieren veratmeten die nicht geschlüpften Tiere mehr als die geschlüpften.

Tab. 26: Zusammenhang zwischen Sauerstoffverbrauch (ml O_2/60g Ei/d), Genotyp und Schlupferfolg des Nebenversuchs

Merkmal	Brutgruppe	Schlupf	Genotyp NaNa	Nana [1)]	nana	Signifikanz
O_2-Verbrauch Tag 12	38,8 °C	ja	203,13 n = 9	219,63 n = 16	207,65 n = 12	Interaktion Schlup / Genotyp p = 0,778
		nein	210,31 n = 15 p = 0,301	188,59 n = 20 p = 0,027	206,68 n = 15 p = 0,485	
O_2-Verbrauch Tag 14	38,8 °C	ja	368,86 n = 9	468,85 n = 16	490,01 n = 12	
		nein	417,96 n = 15 p = 0,550	391,07 n = 20 p = 0,131	409,57 n = 15 p = 0,182	
O_2-Verbrauch Tag 12	37,8 °C	ja	176,10 n = 19	174,86 n = 41	163,71 n = 22	Interaktion Schlup / Genotyp p = 0,165
		nein	174,14 n = 8 p = 0,770		106,67 n = 1 p = 0,254	
O_2-Verbrauch Tag 14	37,8 °C	ja	304,38 n = 19	323,13 n = 41	336,14 n = 22	
		nein	318,46 n = 8 p = 0,599		284,39 n = 1 p = 0,483	

1) alle Nana der optimal bebrüteten Gruppe schlüpften

4.5.3 Zusammenhang zwischen dem embryonalen Sauerstoffverbrauch und der Legeleistung

Im 2. Versuch wurden zusätzlich zu den Einzeltierleistungen auch Gruppenleistungen in Bodenhaltung durchgeführt. Dabei wurden die Tiere des einen Hauptbrutdurchgangs in neun Gruppen (je Genotyp: Sauerstoffverbrauch hoch, mittel, niedrig) und die Tiere des anderen Brutdurchgangs in drei Gruppen (eine je Genotyp) eingeteilt.

Die Leistung der Sauerstoffverbrauchsgruppen unterschied sich signifikant ($p < 0,05$) im Kriterium Eimasse. Die Tiere der Sauerstoffverbrauchsgruppe „hoch“ zeigen tendenziell die höchsten Eizahlen. Mit abnehmendem embryonalem Sauerstoffverbrauch nimmt die Eizahl tendenziell ab.

Tab. 27: Legeleistung (100-Tage-Test) in Abhängigkeit von Befiederungstyp und embryonalem Sauerstoffverbrauch am 12. Bruttag unter Normallstallbedingungen in Bodenhaltung

Merkmal	Sauerstoffverbrauchseinstufung									p
	hoch[1)]			mittel[2)]			niedrig[3)]			
	NaNa n = 13	Nana n = 14	nana n = 15	NaNa n = 15	Nana n = 15	nana n = 15	NaNa n = 14	Nana n = 15	nana n = 14	
Ges.-Eiz.	78,0	77,7	80,0	72,4	69,0	79,3	73,4	69,5	71,4	n.s.
Ges.-Eim. (g/Henne/ 100Tage)	4591,1	4399,8	4437,5	4121,9	3873,3	4295,8	4127,4	3985,0	3829,4	*

1) Sauerstoffverbrauch zwischen 176 ml und 296 ml pro Tag

2) Sauerstoffverbrauch zwischen 152 ml und 175 ml pro Tag

3) Sauerstoffverbrauch zwischen 84 ml und 152 ml pro Tag

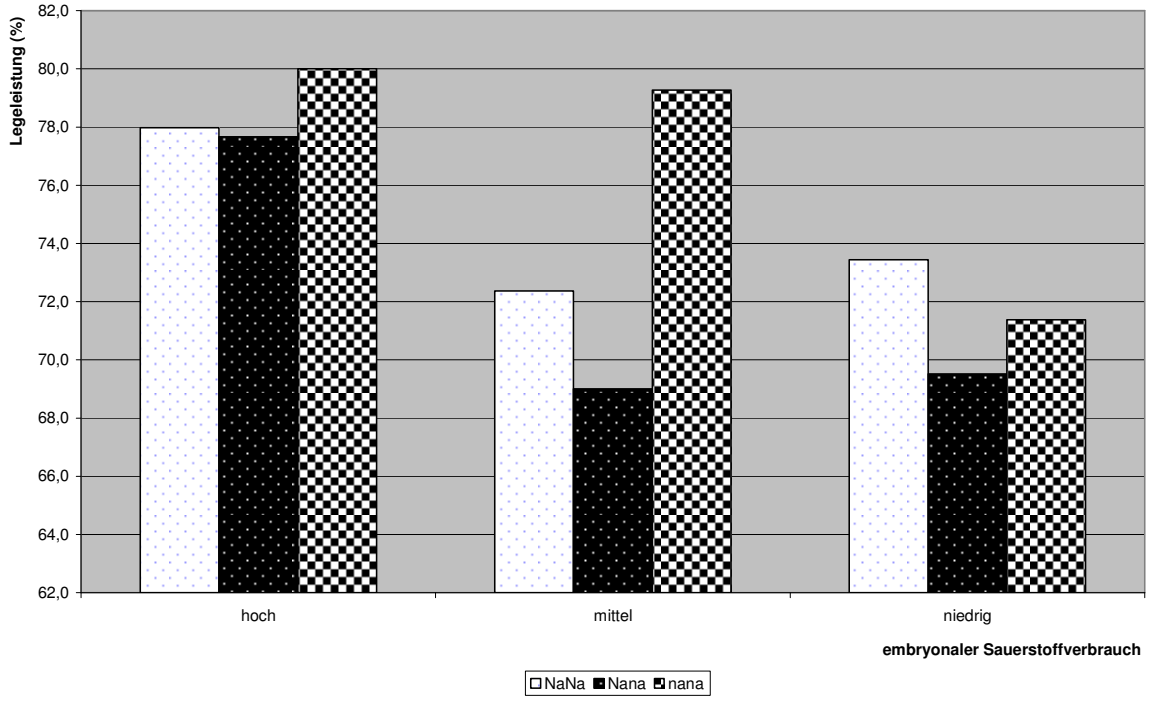

Abb. 18: Zusammenhang zwischen dem Genotyp, dem embryonalem Sauerstoffverbrauch und der Legeleistung unter Normallstallbedingungen in Bodenhaltung

4.6 Auswirkungen der Befiederungsrestriktion auf den endogenen Energiestoffwechsel

4.6.1 Die mitochondriale Atmung von Leber, Herz und *Musculus pectoralis profundus*

Wie in der Tabelle 28 abzulesen ist, liegt der Proteingehalt der Lebermitochondrien bei den unter 18 °C gehaltenen Hühnern über den Werten der bei 32 °C gehaltenen Tiere, wobei sich dieser Unterschied nur für die heterozygoten Nackthälse absichern lässt.

Leber mit Glutamat/ Malat als Substrat

Die Atmungsaktivität der Mitochondrien im Status 3 war bei den vollbefiederten und bei den homozygoten Nackthälsen bei den Organen höher, die von Tieren stammen, die unter normalen Umweltbedingungen gehalten wurden, als bei Tieren, die unter Warmtemperaturbedingungen gehalten wurden. Dieser Klimaeinfluss lässt sich nicht statistisch absichern. Der ADP/O-Quotient und der RCR-Wert erhöhten sich beide unter Hitzestress, ohne dass diese Unterschiede statistisch gesichert sind.

Leber mit Succinat als Substrat

Auf den Sauerstoffverbrauch der Mitochondrien im Status 3 lässt sich weder ein Befiederungstyp- noch ein Klimaeinfluss nachweisen. Ähnlich wie mit dem Substrat Glutamat/Malat kam es auch mit dem Substrat Succinat zu einem Anstieg des ADP/O-Quotienten unter Warmstallbedingungen. Der RCR-Wert stieg nur bei den vollbefiederten Tieren unter Warmstallbedingungen an.

Tab. 28: Atmungsaktivität der Mitochondrien (in µg Atom O/min/g Prot.), Proteingehalt (in mg/ml) ADP/o-Quotient und RCR-Wert von Herz-, Leber- und Muskelmitochondrien in Abhängigkeit von Befiederungstyp und Stallklima (Substrate: Glutamat-Malat, Succinat)

Gewebe u. Substrat	Genotyp / Stalltemperatur																
	NaNa					NaNa					nana					p Befiederung	
	18 °C		32 °C			18 °C		32 °C			18 °C		32 °C				
Leber G/M	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	p	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	p	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	p	18 °C	32 °C
Protein	23	24,52	27	23,65	n.s.	27	25,31	24	21,23	*	28	24,33	26	22,64	n.s.	n.s.	n.s.
Atm.akt. Status 3	23	27,66	27	26,65	n.s.	27	25,88	22	25,92	n.s.	28	26,68	24	25,95	n.s.	n.s.	n.s.
ADP/O-Qu.	16	1,08	19	1,20	n.s.	17	1,16	20	1,43	n.s.	19	1,37	22	1,49	n.s.	n.s.	n.s.
RCR-Wert	23	1,14	27	1,20	n.s.	27	1,12	22	1,20	*	28	1,15	24	1,31	**	n.s.	n.s.
Leber Suc.																	
Protein	23	24,52	27	23,65	n.s.	27	25,39	24	21,23	*	28	24,33	26	22,64	n.s.	n.s.	n.s.
Atm.akt. Status 3	23	36,32	27	39,11	n.s.	26	35,19	22	35,45	n.s.	28	37,39	25	36,82	n.s.	n.s.	n.s.
ADP/O-Qu.	13	1,12	14	1,20	n.s.	15	1,14	17	1,35	n.s.	17	1,16	18	1,36	n.s.	n.s.	n.s.
RCR-Wert	23	1,18	27	1,31	n.s.	26	1,14	22	1,32	*	28	1,23	25	1,35	n.s.	n.s.	n.s.
Herz G/M																	
Protein	24	5,87	27	6,01	n.s.	27	7,33	23	6,18	n.s.	27	7,00	26	5,98	n.s.	n.s.	n.s.
Atm.akt. Status 3	24	77,65	26	79,50	n.s.	27	65,48	23	84,02	n.s.	26	74,47	24	81,26	n.s.	n.s.	n.s.
ADP/O-Qu.	14	1,66	11	2,30	n.s.	14	1,75	12	1,99	n.s.	17	1,82	17	1,76	n.s.	n.s.	n.s.
RCR-Wert	24	1,30	26	1,35	n.s.	27	1,25	22	1,43	n.s.	27	1,26	25	1,45	n.s.	n.s.	n.s.
Musk. Suc																	
Protein	13	2,57	16	2,72	n.s.	16	2,76	13	2,46	n.s.	16	2,85	14	2,70	n.s.	n.s.	n.s.
Atm.akt. Status 3	12	11,26	16	11,76	n.s.	16	12,97	11	10,50	n.s.	16	11,47	14	10,78	n.s.	n.s.	n.s.
ADP/O-Qu.	3	0,52	5	0,59	n.s.	7	0,44	5	0,42	n.s.	6	0,36	6	0,39	n.s.	n.s.	n.s.
RCR-Wert	12	1,13	16	1,11	n.s.	16	1,15	11	1,21	n.s.	16	1,23	14	1,22	n.s.	n.s.	n.s.
Durchschnitt zwischen den Geweben																	
(gesamt)-ADP/O-Qu.		1,09		1,32			1,12		1,30			1,18		1,25			
(gesamt)-ADP/O-Qu. relativ		100%		121%			100%		116%			100%		106%			
Ø (Herz und *M. p. p.*)-ADP/O-Qu.		1,09		1,45			1,09		1,21			1,09		1,07			
Ø (Herz und *M. p. p.*)-ADP/O-Qu. relativ		100%		133%			100%		110%			100%		99%			

Herz mit Glutamat/Malat als Substrat

Außer bei den homozygoten Nackthälsen sank der Proteingehalt der Mitochondrien, wenn die Tiere vor dem Schlachten in Ställen mit einer Umgebungstemperatur von 32 °C gehalten worden waren. Die Atmungsaktivität der Mitochondrien im Status 3 war bei Warmstalltieren im Vergleich zu den Normalstalltieren erhöht. er ADP/O-Quotient und der RCR-Wert stiegen ebenfalls an bzw. blieben auf in etwa gleichem Niveau. Eine Ausnahme bildete dabei der ADP/O-Quotient der vollbefiederten Tiere. Er sank im Gegensatz zu dem der beiden Genotypen.

Musculus pectoralis profundus

Der Proteingehalt von Normal- und Warmstalltieren unterscheidet sich nur wenig. Die Atmungsaktivität der Mitochondrien im Status 3 stieg bei allen drei Genotypen zwischen Normalstall und Warmstall an. ADP/O-Quotient war bei den homozygot nackthalsigen Tieren am größten und fiel über die heterozygoten zu den vollbefiederten ab. Die RCR-Werte sind zwischen den beiden Klimagruppen nahezu gleich.

Auf Grund der geringen Strichprobenzahl kann letztendlich auch hier nur eine Tendenz aufgezeigt werden.

4.6.2 Die Enzymaktivität in Leber-, Herz- und *Musculus pectoralis profundus*-Mitochondrien

Die Aktivität der Cytochrom-c-Oxidase war in der Leber für die Normalstalltiere der drei Befiederungsgruppen nahezu identisch. Unter Warmstallbedingungen kam es zu einer Zunahme der Aktivität von den homozygot nackthalsigen über die heterozygot nackthalsigen zu den vollbefiederten Tieren.

Die Cytochrom-c-NADH-Reduktaseaktivität der Leber stieg sowohl von den homozygoten Nackthälsen über die heterozygot nackthalsigen zu den vollbefiederten Tieren an, als auch von 18 °C Umgebungstemperatur zu 32 °C. Hier war der Klimaeinfluss signifikant und der Befiederungseinfluss unter beiden Umgebungstemperaturen hochsignifikant.

Bei den vollbefiederten Hühnern lag die Aktivität der Cytochrom-c – Oxidase im Herzgewebe bei den unter 32 °C gehaltenen Tieren über der Aktivität der Normalstalltiere. Im Gegensatz dazu kam es unter Warmstallbedingungen zu einer Reduktion der Enzymaktivität bei den nackthalsigen Tieren. Dieser Klimaeinfluss ist nur für die homozygoten Nackthälse absicherbar. Die Aktivität der Cytochrom-c-NADH-Reduktase lag bei allen Befiederungstypen auf etwa gleichem Niveau.

Tab. 29: Enzymaktivitäten (in µMol/g Protein/min) in Abhängigkeit von Befiederungstyp und Stallklima

Gewebe / Enzym	Genotyp / Stalltemperatur																
	NaNa					Nana					nana					p (Bef.)	
	18 °C		32 °C			18 °C		32 °C			18 °C		32 °C				
Leber	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	p	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	p	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	p	18°C	32°C
Cyt.-c-ox.	22	274,7	25	272,1	n.s.	24	275,8	22	296,9	n.s.	25	279,7	24	302,7	n.s.	n.s.	n.s.
NADH-Red.	17	746,9	20	956,2	**	20	918,3	15	1080,9	n.s.	22	1045,3	18	1290,3	*	**	**
Herz																	
Cyt.-c-ox.	20	917,6	21	890,9	n.s.	25	892,0	20	829,5	n.s.	25	855,6	23	870,3	n.s.	n.s.	n.s.
NADH-Red.	16	382,8	18	451,2	n.s.	18	459,7	15	422,8	n.s.	20	434,8	18	419,0	n.s.	n.s.	n.s.
Muskel																	
Cyt.-c-ox.	12	1826,4	15	1671,9	n.s.	15	2256,9	10	1652,4	*	13	1810,0	13	1401,3	*	n.s.	n.s.
NADH-Red.	7	199,1	9	166,7	n.s.	9	177,6	6	166,0	n.s.	11	183,6	8	199,7	n.s.	n.s.	n.s.
Ø (Gesamt) -Aktivität Cyt.-c-ox.																	
absolut		1006,2		944,9			1141,6		926,3			981,8		858,1			
relativ		100%		94%			100%		81%			100%		87%			
Ø (gesamt)-Aktivität NADH-Red. absolut																	
absolut		443,0		524,7			518,5		556,6			554,6		636,3			
relativ		100%		118%			100%		107%			100%		115%			
Ø (Herz und Muskel) -Aktivität Cyt.-c-ox.																	
absolut		1372,0		1281,4			1574,4		1241,0			1332,8		1135,8			
relativ		100%		93%			100%		79%			100%		85%			
Ø (Herz und Muskel) -Aktivität NADH-Red. absolut																	
absolut		291,0		308,9			318,6		294,4			309,2		309,4			
relativ		100%		106%			100%		92%			100%		100%			

Unter Normalstallbedingungen war die Aktivität der Cytochrom-c-Oxidase im Muskel der homozygoten Nackthälse und der vollbefiederten Tiere nahezu gleich, während die heterozygoten Hühner deutlich höhere Werte aufwiesen. Unter Hitzestress kam

es vor allem bei den heterozygoten Nackthälsen und den vollbefiederten Tieren zu einer signifikanten Reduktion der Enzymaktivität. Die Aktivität der Cytochrom-c-NADH-Reduktase im Muskel lag bei den Nackthalstieren unter Warmstallbedingungen unter der Aktivität bei normalen Umgebungstemperaturen. Die Aktivität der Cytochrom-c-NADH-Reduktase sank bei den vollbefiederten Tieren ebenfalls im Verlauf ab. Sie sank jedoch weniger stark als bei den beiden anderen Genotypen.
Insgesamt betrachtet sank die Aktivität der Cytochrom-c-Oxidase unter Warmstallbedingungen ab, während die Aktivität der Cytochrom-c-NADH-Reduktase anstieg.

4.7 Auswirkungen der Befiederungsrestriktion auf den Thyroxinstatus

Für die Serumkonzentrationen des gesamten und des freien Thyroxins kann kein Befiederungstypeinfluss festgestellt werden ($p > 0,05$). Beide Hormonkonzentrationen stiegen im Normalstall vom homozygoten Nackthals zum vollbefiederten Tier an. Die heterozygoten Tiere zeigten bei beiden Hormonen niedrigere Konzentrationen. Unter Warmstallbedingungen lagen die homozygoten und heterozygoten Nackthälse auf nahezu gleichem Niveau, die vollbefiederten Tiere zeigten eine deutlich niedrigere Konzentration als die beiden anderen Genotypen.
Die Konzentrationen des freien Trijodthyronin unterscheiden sich zwischen den einzelnen Befiederungsgruppen ebenfalls nicht signifikant. Bei diesem Hormon kam es unter Normalstallbedingungen zu einem Anstieg der Serumkonzentration vom homozygoten über den heterozygoten Nackthals zum vollbefiederten Tier. Unter Warmstallbedingungen stieg die Konzentration vom homozygoten zum heterozygoten Tier an, die vollbefiederten Tiere hatten eine deutlich niedrigere Konzentration. So konnte für die vollbefiederten Tiere ein höchstsignifikanter Temperatureinfluss auf die Konzentration des freien Trijodthyronins festgestellt werden.

Tab. 30: Serumkonzentration der Schilddrüsenhormone (freies Thyroxin, Gesamtthyroxin und freies Trijodthyronin in µg/dl, Gesamttrijodthyronin in ng/dl) in Abhängigkeit von Befiederungstyp und Stallklima

Merkmal		Genotyp																
		NaNa					Nana					nana					p (Bef.)	
		18 °C		32 °C			18 °C		32 °C			18 °C		32 °C				
		n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	p	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	p	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	p	18°C	32°C
freies T_4	abs.	19	0,288	22	0,313	n.s.	22	0,263	24	0,333	*	19	0,339	23	0,254	*	n.s.	n.s.
	rel.		100%		109%			100%		127%			100%		75%			
Ges.-T_4	abs.	18	0,843	22	1,021	n.s.	22	0,753	24	1,025	*	21	0,928	26	0,905	n.s.	n.s.	n.s.
	rel.		100%		121%			100%		136%			100%		97%			
freies T_3	abs.	20	0,891	19	0,811	n.s.	18	0,885	22	0,692	n.s.	18	0,920	23	0,542	**	n.s.	n.s.
	rel.		100%		91%			100%		78%			100%		59%			
Ges.-T_3	abs.	21	131,8	21	135,9	n.s.	21	105,4	23	98,0	n.s.	21	107,4	26	132,7	n.s.	n.s.	n.s.
	rel.		100%		103%			100%		93%			100%		124%			

Zwischen den Tieren der beiden Temperaturgruppen bestand bei den Nackthälsen ein gesicherter Unterschied der Gesamttrijodthyroninkonzentrationen. Die Warmstalltiere wiesen einen niedrigeren Wert auf als die Normalstalltiere. Die Konzentration des freien Trijodthyronins war bei den bei 32 °C gehaltenen Tieren deutlich niedriger als bei den unter 18 °C lebenden. Dabei sank der Wert von den homozygot nackthalsigen Tieren über die heterozygoten bis hin zu den vollbefiederten ab.

5 Diskussion

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, den korrelierten Einfluss des primär auf die Befiederungsrestriktion wirkenden Genes zum einen auf zellphysiologischer Ebene und zum anderen im Hinblick auf die reproduktive, adaptive und produktive Konstitution aufzuzeigen. Dabei waren auf der zellphysiologischen Ebene vor allem solche Parameter von Interesse, die zum einen für die Leistungsfähigkeit von Bedeutung sind und zum anderen an der Thermoregulation beteiligt sind. Es sollte geprüft werden, ob die Arbeitshypothese zutrifft, dass das Gen für Befiederungsrestriktion unter warmen Umgebungstemperaturen Vorteile in Hinblick auf die reproduktive und produktiv-somatische Konstitution liefert, aber gleichzeitig zu einer erhöhten embryonalen Mortalität führt. Um dieser Fragestellung experimentell nachgehen zu können, wurden Tiere unter Normalstall- und unter Warmstallbedingungen gehalten. So konnte die Reaktion der Tiere mit unterschiedlichen Allelkonstitutionen des Genes für Befiederungsrestriktion auf die gemessenen konstitutionellen Merkmale direkt verglichen werden.

Das Adaptionsvermögen

Allen Hühnern steht zunächst die gleiche Möglichkeit zur Temperaturregelung zur Verfügung. So können alle Hühner gleichermaßen das Wärmehecheln durchführen. Das Wärmehecheln an sich ist nicht an bestimmte Genotypen gebunden. Dabei wird die Atemfrequenz erhöht und das Atemzugvolumen erniedrigt. Jedoch bringt die Gefiederreduzierung Vorteile bei Konvektion, Konduktion, Radiation und der sensiblen Wärmeabgabe. Die Wirkung des Gefieders als Isolationsschicht ist mit zunehmendem Nackthalsgenanteil in immer stärkerem Maße herabgesetzt. Die Haut dieser Hühner kann leichter abkühlen und über den Wärmeaustausch zwischen Körperkern und –schale durch ateriovenöse Anastomosen die Kernkörpertemperatur konstant gehalten werden. Eine verbesserte Thermoregulation vermindert den Hitzestress der betroffenen Tiere. Der verminderte Hitzestress führt zu einer erhöhten Futteraufnahme im Vergleich zu den Tieren, die bzgl. der Thermoregulation benachteiligt sind. Die bessere Futteraufnahme wiederum geht einher mit der

Möglichkeit, höhere Leistungen im Hinblick auf Lebendmasseentwicklung und Legeleistung zu erreichen.

Im Falle des Nackthalshuhns treffen hier mehrere vorteilhafte Gegebenheiten zusammen. Hier tritt nicht nur eine Gefiederreduktion am Körper, sondern eine nahezu vollständige Federlosigkeit des Halses, verbunden mit vergrößerten Körperanhängen (Kamm und Kehllappen), auf. Die Vermutung, dass das Nackthalshuhn unter hohen Umgebungstemperaturen auf Grund seiner thermoregulatorischen Vorteile auch bessere Konstitutions- und Leistungsparameter aufweisen muss (MERAT et al., 1974, BORDAS et al., 1980; MONNET et al., 1980; BORDAS und MERAT, 1984; RAUEN, 1985; HAMMADE et al., 1987; EBERHARD und WASHBURN, 1993a; DEEB und CAHANER, 2001; SINGH et al., 2001; SHARIFI, 2004), konnte in dieser Arbeit wie auch in Untersuchungen vorher, bestätigt werden.

Unter Warmstallbedingungen haben Tiere mit Nackthalsgenanteil niedrigere Haut- und Körpertemperaturen als vollbefiederte Tiere. Der Einfluss des Klimas wird mit zunehmendem Lebensalter - und somit auch mit zunehmendem Gewicht – größer.

Durch die besseren Möglichkeiten der Wärmeabgabe zeigen homozygote nackthalsige Tiere nach lang andauerndem Hitzestress eine größere Differenz zwischen der Haut- und der Muskeltemperatur als vollbefiederte Tiere, da ihre Muskeltemperatur niedriger ist.

Die homozygot nackthalsigen Tiere haben unter Normaltemperaturbedingungen genau wie unter Warmstallbedingungen die höchsten Differenzen zwischen Haut und Körpertemperatur. Dabei ist die Differenz unter Warmstallbedingungen deutlich geringer als unter Normaltemperaturbedingungen. Bei den beiden anderen Genotypen sind die Differenzen geringer. Die Tiere geben weniger Wärme an die Umgebung ab als die homozygot nackthalsigen Tiere. Das Vermögen, Wärme an die Umgebung abzugeben, steigt mit zunehmendem Nackthalsgenanteil. Somit steigt letztendlich auch mit zunehmendem Nackthalsgenanteil die Fähigkeit zur Thermoregulation.

Im zweiten Versuch wurde für die Hauptbrutdurchgänge die Genotypenverteilung je Brutabschnitt genauer festgehalten. Die spätembryonale Mortalität ist bei den homozygot nackthalsigen Tieren erhöht, was dazu führte, dass, obwohl vor dem Schlupf in etwa die erwartete Anzahl von homozygoten Nackthälsen vorhanden war, weniger als erwartet schlüpften. Die mischerbigen Tiere schlüpften wie erwartet.

Die von CRAWFORD (1975) und von RAUEN (1985) gefundene signifikant niedrigere Schlupfrate von heterozygot befiederten weiblichen Küken kann im 2. Versuch bestätigt werden. Im ersten Versuch ist die verminderte Schlupfleistung auf Grund der niedrigeren Tierzahlen nur tendenziell ersichtlich.
Die Ergebnisse von ZEIN-EL-DEIN et al. (1981a) und SHARIFI (2004) in Hinblick auf die Schlupffähigkeit der homozygot nackthalsigen Tiere können bestätigt werden. Die homozygot nackthalsigen Tiere schlüpfen im ungünstigsten Fall 6,2 % schlechter als erwartet. In einem Teil der Versuche konnte sogar ein Geschlechtseffekt aufgezeigt werden, der dazu führte, dass mehr männliche als weibliche Tiere schlüpften.

Die produktiv-somatische und reproduktive Konstitution

Der Einfluss des Gens für Befiederungsrestriktion unter Normal- und unter Warmstallbedingungen wurde bereits in der Vergangenheit umfassend untersucht. Dabei konnte ein positiver Einfluss des Nackthalsgens auf die Gewichtsentwicklung unter Warmstallbedingungen festgestellt werden. Unter Warmstallbedingungen entwickeln sich, wie auch bei anderen Autoren (MERAT et al. (1974), BORDAS et al. (1980), MONNET et al. (1980), BORDAS und MERAT (1984), RAUEN (1985), HAMMADE et al. (1987) und SINGH et al. (2001)) festgestellt, die Tiere, die das Na-Gen tragen, deutlich besser als vollbefiederte Tiere. Zwar zeigen alle drei Genotypen im Vergleich zu Normaltemperaturbedingungen erniedrigte Körpergewichte, jedoch kompensieren die Tiere mit Nackthalsgenanteil die ungünstigen Haltungsbedigungen deutlich besser als die vollbefiederten Tiere.
Durch die verbesserte Thermoregulation wird bei den Tieren mit Nackthalsgenanteil die Futteraufnahme weniger stark herabgesetzt als bei den vollbefiederten Tieren, was zu einer besseren Lebendmasseentwicklung führt.
Dieser Vorteil bei der Thermoregulation unter Warmstallbedingungen führt jedoch nicht zu einer Leistungsverbesserung unter Normaltemperaturbedingungen. Unter Normaltemperaturen wird von den Tieren mit Nackthalsgenanteil mehr Energie für die Wärmeproduktion benötigt als von vollbefiederten Tieren. Die Gewichtsentwicklung der drei Genotypen, die unter Normaltemperaturbedingungen gemessen wurde, deckt sich somit den Ergebnissen anderer Autoren. So konnten die Ergebnisse von BORDAS et al. (1978), MERAT (1979), MONNET et al. (1980),

BORDAS und MERAT (1984), HANZL und SOMES (1983a,b), MERAT (1986) und HAMMADE et al. (1987) bestätigt werden. Das Gen für Befiederungsrestriktion führt zu einer verbesserten Gewichtsentwicklung unter Warmstallbedingungen, verschlechtert die Gewichtsentwicklung jedoch unter Normaltemperaturbedingungen.

Neben der Gewichtsentwicklung wurde auch die Legeleistung unter Normalstall- und unter Warmstallbedingungen untersucht. In der Vergangenheit wurden unter Normalstallbedingungen nur wenige Unterschiede zwischen den drei Genotypen gefunden. Dabei handelte es sich bei den wenigen gefundenen Unterschieden vor allem um Unterschiede im Eigewicht, nicht jedoch in der Eizahl. Meist waren diese Unterschiede nicht signifikant. Die Ergebnisse der Untersuchungen weichen voneinander ab. Daneben gibt es auch Arbeiten, die keinerlei signifikante Unterschiede feststellen können. In der vorliegenden Arbeit konnte im ersten Versuch unter Normalstallbedingungen kein Genotypeinfluss festgestellt werden. Jedoch zeigen die nackthalsigen Tiere tendenziell die geringste Eizahl, dabei aber höhere Eigewichte.
Im Versuch 2 zeigen sich Genotypunterschiede. Diese sind jedoch nicht in allen Teilversuchen identisch. So differiert die Leistung unter Bodenhaltunsgbedingungen von der unter Käfighaltungsbedingungen. In der Gruppenleistung (Bodenhaltung) ist die Legeleistung generell niedriger als in der Einzelkäfighaltung.
Zum Zeitpunkt der 29. Lebenswoche trat im zweiten Brutdurchgang des zweiten Versuches ein starker Befall mit Vogelmilben aus. Dabei fällt auf, dass, nachdem gegen die Vogelmilben behandelt wurde, die vollbefiederten Hennen im Vergleich zum Ausgangsniveau die niedrigsten Leistungen zeigen. Die heterozygoten Hennen können ihre Leistungen noch steigern. Bei den homozygot nackthalsigen Tieren fällt die Leistung am stärksten ab. Sie reagieren unter Normaltemperaturbedingungen am sensibelsten auf den Parasitenbefall.
Anders stellt sich das Ergenbis unter Warmstallbedingungen dar. Hier zeigen sich vor allem bei den heterozygoten und den vollbefiederten Tieren große Temperatureinflüsse auf die Legeleistung. Die homozygoten Tiere halten unter Warmstallbedingungen ihre Leistung deutlich besser aufrecht als die beiden anderen Genotypen. So kommt es unter Warmstallbedingungen zu einer deutlichen Überlegenheit der homozygot nackthalsigen Tiere. Unter Warmstallbedingungen wurde auch von anderen Autoren eine mindestens tendenzielle, wenn nicht sogar deutliche Überlegenheit der Nackthalsgenotypen gefunden (SHARIFI, 2004; MERAT

et al., 1974; BORDAS et al, 1980; BORDAS und MERAT, 1984; RAUEN, 1985; von HAAREN-KISO, 1991; HORST, 1980). HORST (1980) schloss aus seinen Versuchen, die er an verschiedenen tropischen Standorten durchführte, dass das Nackthalsgen einen umso größeren positiven Einfluss auf die Leistung nimmt, je schwerer die Hennen und auch je ungünstiger die Haltungs- und Umweltbedingungen sind. Wie auch schon im Hinblick auf die Gewichtsentwicklung festgestellt, ist für Tiere mit Nackthalsgenanteil durch die verbesserte Thermoregulation der Hitzestress niedriger als für vollbefiederte Tiere, was zu einer verbesserten Leitung führt.

Die embryonale Stoffwechselaktivität

Das Ei ist ein semipermeables biologisches System, dass über die Poren der Eischale mit der Umwelt in Kontakt steht. Während der Brut findet der Gasaustausch durch diese Poren statt (KALTOFEN, 1987). Alle für die Erhaltung und die Entwicklung des Embryos notwendigen Stoffe sind, im Gegensatz zum Säugetier, bei dem die Versorgung über die Plazenta stattfindet, bereits im Ei vorhanden.

Die Messtermine der Atmungsaktivität lagen in den verschiedenen Versuchen an unterschiedlichen Tagen. Im ersten Versuch wurde am 7. und am 14. Bruttag der embryonale Sauerstoffverbrauch bestimmt. So konnte die Steigerung der Stoffwechselaktivität innerhalb der Genotypen aufgezeigt werden. Der zweite Versuch diente in erster Linie der Überprüfung der Schlupffähigkeit der unterschiedlichen Genotypen. Deshalb wurde hier nur an einem Bruttag der embryonale Sauerstoffverbrauch gemessen. Der Messtag wurde nach der Brut des Nebenversuchs festgelegt, wo an jedem zweiten Bruttag der Sauerstoffverbrauch bestimmt wurde. Dabei zeigten die vollbefiederten Tiere fast durchgängig die höchste Atmungsaktivität. Die Differenz der Atmungsaktivität zwischen den beiden Brutgruppen am jeweiligen Bruttag nahm zum Ende der Brut hin ab.

Der embryonale Sauerstoffverbrauch lag in Versuch 1 am 7. Bruttag für alle Genotypen über und am 14. Bruttag unter den von ROMIJN (1954) gefunden Werten. Die vollbefiederten Tiere zeigten am 14. Bruttag die höchste Stoffwechselaktivität, die homozygoten Tiere die niedrigste.

Dabei war die Steigerung der Atmungsaktivität für die homozygot nackthalsigen Tiere am größten. Die heterozygoten Tiere zeigten die geringste Steigerung. Es liegt ein signifikanter Einfluss des Gens für Befiederungsrestriktion auf den embryonalen Sauerstoffverbrauch vor. Das lässt vermuten, dass die homozygot nackthalsigen Tiere zu Beginn der Brut eine geringere Gewichtsentwicklung durchlaufen als die beiden anderen Genotypen und dadurch eine niedrigere Stoffwechselaktivität aufweisen.

Der zweite Versuch wurde anhand von Tieren durchgeführt, deren Eltern sich von denen des ersten Versuches unterschieden. Auch im Nebenversuch lag die Stoffwechselaktivität der Embryonen am 12. Bruttag und am 14. Bruttag unter den von ROMIJN (1954) gefundenen Werten. Die homozygot nackthalsigen Tiere zeigten am 12. Bruttag die höchste Atmungsaktivität, dicht gefolgt von den vollbefiederten Tieren. Am 14. Bruttag hatte sich das Gegenteil eingestellt. Die vollbefiederten Tiere zeigten die größte Stoffwechselaktivität, die nackthalsigen Tiere die geringste. Unter suboptimalen Brutbedingungen war die Steigerung der Atmungsaktivität der homozygot nackthalsigen Tiere höher als die der vollbefiederten Tiere. Die größte Steigerung zeigten jedoch die heterozygot nackthalsigen Embryonen, wobei jedoch weniger heterozygote Tiere und mehr vollbefiederte Tiere als erwartet schlüpften. Eine hohe Steigerung war unter erhöhten Brutbedingungen nicht gleichzusetzen mit einem verbesserten Schlupfergebnis.

Im zweiten Versuch bewegten sich die Werte innerhalb der Brutgruppen auf etwa gleichem Niveau. Es konnte in zweiten Versuch ein Zusammenhang zwischen der Legeleistung und dem embryonalen Sauerstoffverbrauch aufgezeigt werden. Dieses Ergebnis deckt sich mit den von HILLER (1994) gefundenen Ergebnissen. Er fand ebenfalls einen Zusammenhang zwischen der Legeleistung und dem embryonalen Sauerstoffverbrauch. Die Gruppeneinteilung der Tiere zur Legeleistung erfolgte im zweiten Versuch nach Genotyp und nach embryonalem Sauerstoffverbrauch. Dabei unterschied sich die Leistung der Sauerstoffverbrauchsgruppen signifikant im Kriterium Eimasse. Innerhalb der Sauerstoffverbrauchsgruppen lagen die Leistungen der einzelnen Genotypen auf in etwa gleichem Niveau. Die Legeleistung war in den Gruppen mit hohem embryonalem Sauerstoffverbrauch höher als bei niedrigem embryonalem Sauerstoffverbrauch.

Die mitochondriale Atmungsaktivität und die Enzymaktivität in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur

In einigen Untersuchungen wurden bereits kausale Zusammenhänge zwischen der Aktivität und der Effizienz der Energiebereitstellung der mitochondrialen Atmungskette und Leistungsparametern gefunden. Dabei wurden bereits mehrfach genetische Einflüsse auf die Parameter der Atmungskette und der oxidativen Phosphorylierung beobachtet. So fanden DZIEWIECKI und KOLATAJ (1980) gesicherte Unterschiede zwischen mehreren Ausgangsrassen (White Rock, Leghorn und Grünbein) in der Atmungskette der Lebermitochondrien mit sieben verschiedenen Substraten.

In der vorliegenden Untersuchung kann für Tiere mit Nackthalsgenanteil ein höherer ADP/O-Quotient und eine höhere Atmungsgeschwindigkeit unter Warmstallbedingungen als unter Normalstallbedingungen gefunden werden. Die Steigerung zwischen dem ADP/O-Quotienten unter Normal- und unter Warmstallbedingungen ist bei den homozygot nackthalsigen Tieren am größten; der Quotient ist 21 % größer als unter Normalstallbedingungen. Bei den vollbefiederten Tieren liegt lediglich eine Steigerung von 6 % vor. Die homozygot nackthalsigen Tiere zeigen somit die größte Steigerung der Energiebereitstellung.

Unter Normaltemperaturbedingungen wird von den homozygot nackthalsigen Tieren mehr Energie für Wärme benötigt als von den beiden anderen Genotypen. Daher nimmt der durchschnittliche ADP/O-Quotient mit zunehmendem Nackthalsgenanteil ab. Unter Warmstallbedingungen führt die verbesserte Thermoregulation der Tiere mit Nackthalsgenanteil dazu, dass der durchschnittliche ADP/O-Quotient mit zunehmendem Nackthalsgenanteil ebenfalls zunimmt. Beim Durchschnitt zwischen der Aktivität des Herzgewebes und des Brustmuskels zeigt sich der Unterschied – vor allem für die homozygot nackthalsigen und die vollbefiederten Tiere - noch deutlicher.

Die Enzymaktivitäten der Cytochrom-c-Oxidase und der Cytochrom-c-NADH-Reduktase der drei Genotypen unterscheiden sich unter Warmstallbedingungen von den Enzymaktivitäten unter Normaltemperaturbedingungen. Der im Gegensatz zu den homozygot nackthalsigen Tieren erniedrigte ADP/O-Quotient spiegelt sich in der Aktivität der Cytochrom-c-Oxidase wieder. Die Aktivität ist bei den homozygot nackt-

halsigen Tieren unter Warmstallbedingungen zwar niedriger als die Aktivität der Vergleichsgruppe unter Normaltemperaturbedingungen, aber höher als die Aktivität der vollbefiederten Tiere unter Warmstallbedingungen. Das bessere Adaptionsvermögen an die Temperatur wird auch an dieser Stelle deutlich. Dieser Effekt wird durch die Cytochrom-c-NADH-Reduktase-Aktivität unterstützt.

Der Thyroxinstatus in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur

Viele Autoren haben eine stimulierende Wirkung der Schilddrüsenhormone auf die Synthese von Stoffen beobachtet, die an der oxidativen Phosphorylierung beteiligt sind. Die stimulierende Wirkung führt zu einer Vermehrung von Stoffen der Atmungskette und dadurch zu einem erhöhten Protonenfluss und elektrochemischem Protonengradienten (PALACAIOS-ROMERO und MOWBRAY, 1979; SHEARS und BRONK, 1979; CRESPO-ARMAS und MOWBRAY, 1987). Die Atmungsgeschwindigkeiten im Status 3 werden ebenfalls durch Schilddrüsenhormone stimuliert (PALACAIOS-ROMERO und MOWBRAY, 1979; STERLING et al., 1980; 1984).

Der Einfluss der Umgebungstemperatur auf den Thyroxinstatus wurde schon in einigen anderen Untersuchungen erforscht. Dabei zeigte sich in einigen Untersuchungen ein Anstieg der Serumthyroxinkonzentration (MOSS u. BALNAVE, 1978) und in anderen Untersuchungen ein Absinken (HAHN et al., 1966; MAY, 1978; COGBURN und HARRISON, 1980; WILLIAMSON et al., 1985). In der vorliegenden Untersuchung kann ebenfalls eine, wenn auch zum Teil nur tendenzielle, Beeinflussung der Gesamtthyroxinkonzentration und der Konzentration an freiem Thyroxin durch die Umgebungstemperatur gefunden werden. Die unter Warmstallbedingungen gehaltenen Tiere mit Nackthalsgenanteil zeigen eine höhere Konzentration als die unter Normaltemperatur gehaltenen Vergleichsgruppen und als die unter Warmtenmperaturbedingungen gehaltene vollbefiederte Vergleichsgruppe. Diese erhöhte Konzentration an Thyroxin geht mit einer erhöhten mitochondrialen Atmungsaktivität unter Warmstallbedingungen einher. Es kann mehr Energie für die mitochondriale Atmungsaktivität bereitgestellt werden als bei den vollbefiederten Tieren. Hier zeigt sich der positive Einfluss des Gens für Befiederungsrestriktion.

6 Zusammenfassung

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, den Einfluss des Gens für Befiederungsrestriktion auf zellphysiologischer Ebene sowie auf der Ebene der Leistungsfähigkeit zu untersuchen. Dazu wurden zum einen der Energiestoffwechsel und Thyroxinstatus in der embryonalen und adulten Phase betrachtet und zum anderen die reproduktive Konstitution überprüft. Auf zellphysiologischer Ebene wurden der embryonale sowie der mitochondriale Sauerstoffverbrauch und die Serumschilddrüsenhormonkonzentration gemessen. Außerdem wurden die Haut- und Körpertemperatur, die Gewichtsentwicklung sowie die Legeleistung im 100 – Tage – Test bestimmt. Zusätzlich erfolgte eine Modifikation der Brutbedingungen, um zu klären, ob das Gen für Befiederungsrestriktion unter erhöhter Bruttemperatur zu einem verbesserten Schlupferfolg führt.

Zu diesem Zweck wurden zwei Versuchsreihen durchgeführt.
Im ersten Versuch wurde die F2 – Generation (456 Bruteier) aus einer Anpaarung von Leghorntieren an Nackthalsreinzuchtiere untersucht. Die Brut erfolgte unter optimalen Brutbedingungen. Die Küken wurden in drei Befiederungstypen (homozygot restriktiv befiedert, heterozygot restriktiv befiedert, vollbefiedert) eingeteilt. Die Schlachtung erfolgte in der 12. Lebenswoche und zwischen der 38. und 41. Lebenswoche.
Die Tiere des ersten Versuchs wurden nach dem Schlupf direkt in die verschiedenen Temperaturgruppen (18°C bzw. 30°C) eingeteilt. Die weitere Aufzucht und weitere Haltung erfolgte im normaltemperierten Stall zum Teil in Käfigen und zum Teil in Bodenhaltung, unter Warmstallbedingungen nur in Käfigen.
Im zweiten Versuch wurde die F2 – Generation (2049 Brutteier bei drei Brutdurchgängen) aus einer Kreuzung von Hennen der Linie Lohmann Brown an Nackthalshähne aus zwei unterschiedlichen Linien untersucht. Die Brut erfolgte unter 37,8 bzw. 38,8°C (Schlupfbrut jeweils 37,2°C). In diesem Versuch wurden die Hähne ab der 24. Woche geschlachtet. Von ausgewählten Hennen wurde die Legeleistung im 100 – Tage – Test erfasst. Dieser Versuch diente in erster Linie der Überprüfung der embryonalen Mortalität der unterschiedlichen Genotypen. Die Aufzucht des zweiten Versuches erfolgte in Bodenhaltung unter Normaltemperaturbedingungen.

Zur Erfassung der Legeleistung wurden die Tiere später zum Teil in Käfigen gehalten.

Folgende Ergebnisse konnten erzielt werden:
Die Zuordnung der Tiere zum jeweiligen Genotyp (NaNa bzw. Nana) kann während der Aufzucht nur durch Zählen der Federn des Tuffs erfolgen. Mit zunehmendem Alter der Tiere kann der Genotyp in den meisten Fällen auch ohne Zählen des Tuffs bestimmt werden, da die reduzierte Gefiedermenge am Brustbein ebenfalls deutlich wird.
Insbesondere bei Betrachtung der Thermoregulation zeigt sich unter Warmtemperaturbedingungen der Vorteil der Gefiederreduktion. Die homozygot nackthalsigen Tiere zeigen eine größere Temperaturdifferenz zwischen Körperkern und Körperschale als die vollbefiederten Tiere. Ihre Fähigkeit zur Thermoregulation ist gegenüber den vollbefiederten Tieren erhöht.
Unter Warmstallbedingungen zeigen Hühner mit und ohne Gen für Befiederungsrestriktion schlechtere Leistungen als unter gemäßigten Temperaturen. Es führt bei seinem Träger unter Warmstallbedingung zu einer gesteigerten Lebendmasseentwicklung und zu einer gesteigerten Legeleistung im Vergleich zu vollbefiederten Tieren. Dabei zeigen homozygot nackthalsige Tiere höhere Eigewichte als vollbefiederte Tiere.
Die Gewichtsentwicklung unter Warmstallbedingungen wird beim Trägertier ebenfalls positiv beeinflusst. So ist die Reduktion der Lebendmasseenwticklung unter Warmstallbedingungen bei vollbefiederten Tieren ca. 10 % größer als bei homozygot nackthalsigen Tieren.
Der mitochondriale Sauerstoffverbrauch unterscheidet sich für die drei Genotypen nicht signifikant. Jedoch zeigt die Erhöhung der Aktivität innerhalb der Genotypgruppen einen positiven Einfluss des Gens für Befiederungsrestriktion.
Die embryonale Mortalität wurde im zweiten Versuch an einer größeren Stichprobe untersucht. Dabei konnte festgestellt werden, dass die embryonale Mortalität von homozygot nackthalsigen Tieren am Ende der Brut erhöht ist. Das bedeutet, dass kurz vor dem Schlupf ein vermehrtes Absterben von homozygot nackthalsigen Embryonen beobachtet werden kann.
Der Thyroxinstatus der unterschiedlichen Genotypen unterscheidet sich nicht signifikant. Jedoch zeigen die homozygot nackthalsigen Tiere tendenziell unter

Warmstallbedingungen die höchsten Werte, was mit der verbesserten Leistung unter Warmstallbedingungen einhergeht.

Die Steigerung des ADP/O-Quotienten von den Normal- und auf die Warmstallbedingungen ist bei den homozygot nackthalsigen Tieren am größten; der Quotient ist 21 % größer als unter Normalstallbedingungen. Bei den vollbefiederten Tieren liegt lediglich eine Steigerung von 6 % vor. Die homozygot nackthalsigen Tiere zeigen somit die größte Steigerung der Energiebereitstellung. Unter Normaltemperaturbedingungen wird von den homozygot nackthalsigen Tieren mehr Energie für Wärme benötigt als von den beiden anderen Genotypen. Daher nimmt der durchschnittliche ADP/O-Quotient mit zunehmendem Nackthalsgenanteil ab. Unter Warmstallbedingungen führt die verbesserte Thermoregulation der Tiere mit Nackthalsgenanteil dazu, dass der durchschnittliche ADP/O-Quotient mit zunehmendem Nackthalsgenanteil ebenfalls zunimmt.

Die präsentierten Untersuchungsergebnisse unterstützen die aufgestellten Arbeitshypothesen, wonach das Na-Gen beim Huhn phänotypische Wirkungen entfaltet, die deutlich über die Befiederungsrestriktion hinausgehen.

Im Sinne einer Gen-Umwelt-Interaktion lassen sich diese Wirkungen in der reproduktiven (Legeleistung), der adaptiven (embryonale Mortalität und Thermoregulation) und in der zellphysiologischen (oxidative Phosphorylierung) Konstitution identifizieren.

7 Summary

The objective of this assignment was to examine the influence of the naked neck gene on the cell physiologically as well as on the efficiency level. This not only entailed the observation of energy metabolism and thyroxin status during the embryonic and adult phases but also a review on the reproductive constitution. The embryonic, as well as the mitochondrial oxygen consumption and the serum thyroid hormone concentration, were measured on cell physiological level. Furthermore, skin and body temperature, weight development and laying performance in a 100 – day test were determined, whereby the animals were kept under warm stable conditions (32 °C) as well as under normal stable conditions (18 °C). Additionally a modification of the breeding conditions took place, in order to clarify whether the naked neck gene under increased breeding temperature leads to an improved eclosion.

The examination was divided into two trials:
For the first trial the F2 – generation (456 breeding eggs) of a cross breeding of white Leghorn and Naked Necks was examined. The brood took place on optimal breeding conditions. The chicks were divided in three genotypes (NaNa, Nana, nana). The slaughtering took place in the 12th and 38th to 41st week of living.
The chickens of the first attempt were divided according to the eclosion directly into the different groups of temperatures (18 °C and 30 °C). The further raising and further attitude took place in the stable normalkept at a moderate temperature partially in cages and partially in ground-attitude, under warm stable conditions only in cages.
For the second trial the F2 – generation (2049 breeding eggs with three breeding passages) of a cross breeding of Lohmann Brown hens and Naked Necks cocks from two lines was examined. The brood took place under 37,8 or 38,8 °C (eclosion brood in each case 37,2 °C). In this case, the slaughtering of the cocks took place in the 24th week of living. This attempt served the examination of the embryonalen mortality of the different genotypes primarily.
The raising of the second attempt took place in groung-attidude on standard temperature conditions. For the collection of the laying performance later the animals were kept partially in cages.

This gave rise to the following conclusions:

The allocation of the animals to the respective genotype (NaNa or Nana) can take place during the raising only via counting the feathers of the tuffs. With increasing age of the animals the genotyp is shown in most cases also without counting the tuffs, since the reduced plumage quantity of the breastbone becomes likewise clear.

In particular with view of the thermal regularization the advantage of the plumage reduction shows up under warm temperature conditions. Chicken with homozygote feather restrictive gene shows a larger temperature difference between body and skin than the non restrictive feathered chickens. Their ability for thermal regularization is increased opposite the normal chickens.

Chicken with or without the feather restrictive gene demonstrated an inferior performance under warm stable conditions when compared to those under moderate temperatures. Under warm stable conditions, the gene leads to increased live weight development and increased laying performance in comparison to fully feathered animals, whereby animals with the homozygote naked neck gene demonstrate a higher egg mass than fully feathered animals.

The body mass development on warm stable conditions is affected likewise positively with the carrier animal. So the reduction of the body mass development on warm stable conditions 10 % more largely for the fully feathered chickens than with homozygote naked necks.

Mitochondrial oxygen consumption in the three genotypes is not significantly different. However, the increase of activity within the genotypic groups demonstrates the feather restrictive gene's positive influence.

The embryonale mortality was examined on the basis a larger sample in the second attempt. Embryonic mortality of homozygote naked neck animals is increased towards the end of the brood. That means that briefly before the eclosion there is an increased dying of homozygot naked necks.

The thyroxin status of the various genotypes does not differ significantly. However, the homozygote animals with naked necks tend to demonstrate the highest values, associated with the improved performance under warm stable conditions.

The increase of the ADP/O quotient from normal to warm stable conditions is for the homozygote nacked neck animals most largely; the quotient is 21 % more largely than on normal stable conditions. With the fully feathered animals an increase of 6 % is only present. The homozygote nacked necks show the largest increase of the

energy supply. On standard temperature conditions the homozygote Nacked necks need more energy for warmth than of the two other genotypes. Therefore the average ADP/O quotient decreases with increasing naked neck gene portion. On warm stable conditions the improved thermal regularization of the animals with naked neck gene portion leads to the fact that the average ADP/O quotient with increasing naked neck gene portion likewise increases.

The presented results support the set up working hypotheses, according to which the naked neck gen leads to phaenotypic effects, which go clearly beyond the defeathering of the chicken.

In the sense of a gene-environmental-interaction these effects leave themselves identify in the reproduktiven (putting achievement), the adaptive (embryonical mortality and thermoregulation) and in the cellphysiological (oxidative phosphorylation) constitution.

8 Literaturverzeichnis

ALBERTS, B.; BRAY, D.; LEWIS, J.; RAFF, N.; ROBERTS, K.; WATSON, J.D. (2004): Molekularbiologie der Zelle.
VCH-Verlagsgesellschaft, Weinheim; 4. Auflage

ASTIER, H.S. (1980): Thyroid gland in birds: Structure and Function.
In: Avian Endocrinology; Epple, A. und M.H. Stetson, Academic Press, London/ New York, 167-189; 1. Auflage

ASTIER, H.S.; NEWCOMER, W.S. (1978): Extra thyroidal conversion of Thyroxine to Trijodthyronine in a bird: The Peking Duck.
General and Comparative Endocrinology 35, 496-499

BABIOR, B.M.; CREAGAN, S.; INGBAR, S.H.; KIPNES, R.S. (1973): Stimulation of mitochondrial adenosine diphosphate uptake by thyroid hormones.
Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 70, 98-102

BARUA, A.; HOWLIDER, M.A.R.; YOSHIMURA, Y. (1998): Volailles à cou nu indigènes au Bangladesh.
World's Poultry Science 54, 279-286

BEAUMONT, C.; MILLET, N.; LE BIHAN-DUVAL, E.; KIPI, A.; DUPUY, V. (1997): Genetic parameters of survival to the different stages of embryonic death in laying hens.
World's Poultry Science 76, 1193-1196

BERMUDEZ, F.F.; Forbes, J.M.; INJIDI, M.H. (1983): Involvement of melatonin and thyreoid hormones in the control of sleep, food intake and energy metabolism in the domestic fowl.
Journal of Physiology 347, 19-27

BERNAL, J.; COLEONI, A.H.; DE GROOT, L.J. (1978): Trijodothyronine stimulation of nuclear protein synthesis.
Endocrinology 102, 452-459

BITGOOD, J.J.; DOCHNAHL, J.; SCHLAFKY, P. (1984): A study of linkage relationships of blood group P with naked neck, silkie feathering, and recessive white chicken.
World's Poultry Science 63, 592-594

BLONDEAU, J.P.; OSTY, J.; FRANCON, J. (1988): Characterization of the thyreoid hormone transport system of isolated hepatocytes.
Journal of Biological Chemistry 263, 2685-2692

BOBEK, S.; JASTRZEBSKI, M.; PIETRAS, M. (1977): Age-related changes in oxygen consumption and plasma thyroid hormone concentration in the young chicken.
General and Comparative Endocrinology 31, 169-174

BOBEK, S.; NIEZGODA, J. PIETRAS, M.; KACZINSKA, M.; EWY, Z. (1980): Thyreoid hormones concentration in blood plasma, blood supply of the thyroid gland and oxygen consumption in Japanese quail following acute cold and warm exposure.
General and Comparative Endocrinology 40, 201-210

BORDAS, A.; MERAT, P. (1984): Effects of the naked neck gene on trait associated with egg laying in a dwarf stock at two temperatures.
British Poultry Science 25, 195-207

BORDAS, A.; MERAT, P.; SERGENT, D.; RICARD, F.H. (1978): Influence du gène Na (cou nu) sur la croissance, la consommation alimentaire et la composition corporelle du poulet selon la température ambiante.
Annales de Génétique et de Sélection Animale 10, 209-231

BORDAS, A.; MONNET, L.E.; MERAT, P. (1980): Gène cou nu, performance de ponte, et éffacité alimentaire selon la température.
Annales de Génétique et de Sélection Animale 12, 343-361

BOWEN, S.J.; HUSTON, T.M. (1980): The effect of L-thyronine or radio-thyroidectomy on the ability of the young chicken to withstand heat stress.
World's Poultry Science 59, 1585

BOWEN, S.J.; WASHBURN, K.W.; HUSTON, T.M. (1984): Involvement of the Thyreoid gland in the response of young chickens to heat stress.
World's Poultry Science 63, 66-69

BROWN, D.R.; De NISE, S.K.; McDANIEL, R.G. (1988): Hepatic mitochondria in two breeds of chickens.
World's Poultry Science 65, 613-615

BROWN, D.R.; DENISE, S.K.; McDaniel, R.G. (1986): Hepatic mitochondria in two breeds of chicken.
Poultry Science 65, 513-615

BRUSTOVETSKY, N.N.; MAEVSKY, E .L.; KOLAEVA, S.G.; DANILOVA, L.S.; SOLOMONOV, N.G. (1985): Role of the Ca2+ cycle of oxidative phosphorylation in liver mitochondria of cold acclimated rats.
Comparative Biochemistry and Physiology-Parts B 82, 545-547

BUDDECKE, E. (1989): Grundriss der Biochemie
Walter de Gruyter, Berlin / New York, 8. Auflage

BUND DEUTSCHER RASSEGEFLÜGELZÜCHTER E.V. (1999): Deutscher Rassegeflügel-Standard
Howa Druck und Satz GmbH, Nürnberg

CAHANER, A.; DEEB, N.; GUTMAN, M. (1993): Effects of the plumage-reducing naked neck (Na) gene on the performance of fast-growing broilers at normal and high ambient temperatures.
World's Poultry Science, 72, 767-775

CAPALDI, R.A. (1988): Mitochondrial myopathies and respiratory chain proteins.
Trends in biochemical sciences 13, 114-148

CASANOVA, J.; COPP, R.P.; JANOCKO, L.; SAMUELS, H.H. (1985): 5'-flanking DNA of the rat growth hormone gene mediates regulated expression by thyroid hormone.
Journal of Biological Chemistry 260, 11740-11748

CHAISSON, R.B.; SHARP, P.J.; KLANDORF, H.; SCANES, C.G.; HARVEY, S. (1979): Effect of rapeseed meal and methimazole on levels of plasma hormones in growing broiler cockerels.
World's Poultry Science 58, 1575-1583

CHANCE, B.; WILLIAMS, G.R. (1956): The respiratory chain and oxidative phosphorylation.
Advances in Enzymology and Related Subjects of Biochemistry 17, 65-134

CHEN, C.F.; TIXIER-BOICHARD, M. (2003): Correlated responses to longterm selection for clutch length in dwarf brown-egg layers carrying or not carrying the naked neck gene.
World's Poultry Science 82, 709-720

CHEN, Y.D.I.; HOCH, F.L. (1977): Thyroid control over biomembranes.
Archives of Biochemistry and Biophysics 181, 470-483

CLASSEN, H.L.; SMYTH, Jr.; J.R (1977): The influence of pea comb and naked neck on apteria width in domestic fowl.
World's Poultry Science 56, 1683-1685

CLEJAN, S.; COLLIN, P.J.; MADDAIAH, V.T. (1980): Hormones and liver mitochondria: influence of growth hormone, thyroxine, testosteron and insulin on thermotropic effects of respiration and fatty acid composition of membranes.
Archives of Biochemistry and Biophysics 203, 744-752

COGBURN, L.A.; HARRISON, P.C. (1980): Adrenal, thyroid and rectal temperature responses of pinealectomized cockerels to different ambient temperatures.
World's Poultry Science 59, 1132-1141

COTE, C.; BOULET, D. (1985): The translation system of rat heart muscle mitochondria is stimulated following treatment with L-Trijodothyronine.
Biochemical and Biophysical Research Communications 128, 1425-1433

CRAWFORD, R.D. (1975): Abnormal segregation of the naked neck gene in domestic fowl.
World's Poultry Science 54, 1751 (Abstract)

CRAWFORD, R.D. (1976): Incomplete dominance of the gene for naked neck in domestic fowl.
World's Poultry Science 55, 820-822

CRESPO-ARMAS, A.; MOWBRAY, J. (1987): The rapid alteration by Trijodo-L-thyronine in vivi of both the ADP/O ration and the apparent H^+/O- ration in hypothyroid rat-liver mitochondria.
Biochemical Journal 214, 657-661

DAVENPORT, C.B. (1914): The bare necks.
Journal of Heredity 5, 374

DAWSON, W.R.; WHITTOW, G.C. (2000): Thermoregulation
In: Whittow, G.C. (ed.): Strukie's Avian Physiologie
Academic Press, San Diego, London, Boston, New York, Sydney, Tokyo, Toronto, 343-390; 5. Auflage

DECUYPERE, E.; HERMANS, C.; MICXHELS, H.; KÜHN, E.R.; VERHEYEN, J. (1980): Thermoregulatory response and thyroid hormone concentration after cold exposure of young chicks treated with iopanoic acid or saline.
In: Recent Advances of Avian Endocrinology, 291-298

DEEB, N.; CAHANER, A. (1999): The effects of naked neck genotypes, ambient temperature, and feeding status and their interactions on body temperature and performance of broilers.
World's Poultry Science 78, 1341-1346

DEEB, N.; CAHANER, A. (2001): Genotype-by-environment interaction with broiler genotypes differing in growth rate. 1. The effects of high ambient temperature and naked-neck genotype on lines differing in genetic background.
World's Poultry Science 80, 695-702

DENIS, M. (1986): Structure and function of Cytochrome-c-Oxidase.
Biochemie 68, 459-470

DONOGHUE, D.J.; PEREZ, F.M.; DIAMANTE, B.S.; MALAMED, S.; SCANES, C.G. (1990): Influence of catecholamines, prostaglandins and thyroid hormones on growth hormone secretion by chicken pituitary cells in vitro.
Domestic Animal Endocrinology 7, 35-42

DONOGHUE, D.J.; SCANES, C.G. (1991): Trijodothyronine (T3) inhibition of growth hormone secretion by chicken pituitary cells in vitro.
General and Comparative Endocrinology 84, 344-354

DOORN, van J.; ROELFSEMA, F.; HEIDE, van der D. (1985): Concentrations of thyroxine and 3, 5, 3' -Trijodothyronine at 34 different sites in euthyroid rats as determined by an isotopic equilibrium technique.
Endocrinology 117, 1201-1208

DOZIN, B.; CAHNMANN, H.J.; NIKODEM, V.M. (1985): Identification of thyroid hormone receptors in rat liver nuclei by photo affinity labeling with L-thyroxine and Trijodo-L-thyronine.
Biochemistry 24, 5197-5202

DZAPO, V.; REUTER, H.; WASSMUTH, R. (1973): Heterosis und mitochondriale Komplementation.
Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie 90, 169-179

DZAPO, V.; WASSMUTH, R. (1979a): Untersuchungen über die Enzymsysteme des energieliefernden Stoffwechsels im Rückenmuskel und die Konstitution des Schweins. III. Beziehungen der Vitalität und der Schlachtkörperzusammensetzung zu den Enzymmustern der Fettsäureoxidation, des Glykolyse-Seitenweges, der Atmungskette und der Mitochondrienmenge sowie zu der Systemrelation Zitratzyklus/Glykolyse bzw. Atmungskette/Glykolyse.
Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie 96, 72-85

DZAPO, V.; WASSMUTH, R. (1979b): Vergleichende enzymatische Untersuchungen der energieliefernden Stoffwechselsysteme beim Schwein. 4. Mitteilung: Zur Abhängigkeit der Vitalität und der Schlachtkörperzusammensetzung vom Enzymmuster der Fettsäureoxidation, des Glykolyse-Seitenweges, der Atmungskette sowie der Mitochondrienmenge im Herzgewebe bei Schweinen unterschiedlicher genetischer Herkunft.
Züchtungskunde 51, 33-47

DZAPO, V.; WASSMUTH, R. (1982): Mitochondriale Komplementation und reproduktive Kombinationseignung beim Schwein.
Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie 99, 123-138

DZAPO, V.; WASSMUTH, R (1983): Mitochondrialer Stoffwechsel und heterotische Effekte beim Schwein. II. Atmungsaktivität und oxidative Phosphorylierung in Herz-, Leber- und Hodenmitochondrien.
Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie 100, 112-130

DZAPO, V.; WASSMUTH, R. (1984): Mitochondrialer Stoffwechsel und heterotische Effekte beim Schwein. III. Die Aktivitäten der Enzyme der Atmungskette in Herz-, Leber- und Hodenmitochondrien.
Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie 101, 112-130

DZIEWIECKI, C.; KOLATAJ, A. (1980): Atmung von Lebermitochondrien in Anwesenheit von verschiedenen Substraten bei reinrassigen Hühnern und ihren beiderseitigen Kreuzungen.
Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie 97, 50-57

EBERHART, D.E.; WASHBURN, K.W. (1993a): Assessing the effects of the naked neck gene on chronic heat stress resistance in two genetic populations.
World's Poultry Science 72, 1391-1399

EBERHART, D.E.; WASHBURN, K.W. (1993b): Variation in body temperature response of naked neck and normally feathered chickens to heat stress.
World's Poultry Science 72, 1385-1390

ESTABROOK, R.W. (1967): Mitochondrial respiratory control and the polarographic measurement of ADP:O ratios.
Methods in Enzymology 10, 41-44

FIEBRAND, G. (1987): Biochemische Untersuchungen über Merkmalsantagonismen beim Wachstum von Lämmern.
Diss. Agr., FB Agrarwissenschaften, Giessen

FREEMANN, B.M. (1966): Physiological responses of adult fowl to environmental temperature.
World's Poultry Science 22, 140-145

FUNK, E.M.; BILLIER, H.V. (1944): The minimum temperature for embryonic development in the domestic fowl (*Gallus Domesticus*).
Poultry Science 33, 763-772

FUNK, E.M.; IRWIN, M.R. (1955): Hatchery operation and management
Verlag Chapman and Hall, Lim.; 1. Auflage

GADALETA, M.N.; DI REDA, N.; BOVE, G.; SACCONE, C. (1975): Effects of Trijodo-thyronine on ratliver mitochondrial transcription process.
European Journal of Biochemistry 51, 495-501

GAULY, M. (1991): Vergleichende Untersuchungen verschiedener Einflussfaktoren auf den Erfolg der Kunst- und Naturbrut des Fasans (*Phasanius colchicus L.*) sowie zu Fragen der Aufzucht und Mast.
Inaugural Dissertation der JLU-Gießen

GOLDBERG, A.; TISCHLER, M.; DE MARTINO, G.; GRIFFIN, G. (1980): Hormonal regulation of protein degradation and synthesis in skeletal muscle.
Federation Proceedings 39, 31-36

GOLL, R.; NICHELMANN, M.; TZSCHENTKE, B. (1986): Thermoregulatorische Wärmeproduktion bei Legehybriden – Einfluss der effektiven Umgebungs-temperatur
Archiv für experimentelle Veterinärmedizin 40, 576-585

GROOT, DE L.J. (1978): Mechanism of action of thyroid hormone.
In: Intern. Symposium on Free Thyroid Hormones, Venice, 28-44

GROOT, DE L.J.; RUE, P.; ROBERTSON, M.; BERNAL, J.; SCHERBERG, N. (1977): Trijodothyronine stimulates nuclear RNA synthesis.
Endocrinology 101, 1690-1700,

HAHN, D.W.; ISHIBASHI, T.; TURNER, C.W. (1966): Alteration of thyroid secretion rate in fowls changed from a cold to a warm environment.
World's Poultry Science 45, 31-33

HALLMANN, M. (1971): Changes in mitochondrial respiratory chain proteins during perinatal development. Evidence of the importance of environmental tension.
Biochimica et Biophysica Acta 253, 360-372

HAMMADE, H.; PETITJEAN, M.; DOURAIRE, M.; MALLARD, J.; MERAT, P. (1987): Effet du gène Na (cou nu) chez des coqs élevés à deux températures; I. Croissance, consommation alimentaire et caractéristiques physiologiques.
Genetics, selection, evolution 19; 249-266

HANZL, C.J.; SOMES, R.G. (1983a): The effect of the naked neck gene Na on growth and carcass composition of broilers raised in two temperatures.
World's Poultry Science 62, 934-941

HANZL, C.J.; SOMES, R.G. (1983b): Organoleptic and cooked meat characteristics of naked neck broilers raised in two temperatures.
World's Poultry Science 62, 942-946

HARVEY, S. (1983): Thyroid hormones inhibit growth hormone segregation in domestic fowl.
Journal of Endocrinology 96, 329-334

HARVEY, S.; STERLING, R.J.; KLANDORF, H. (1983): Concentrations of Trijodothyronine, growth hormone, and luteinizing hormone in the plasma of thyroidectomized fowl (*Gallus domesticus*).
General and Comparative Endocrinology 50, 275-281

HASHIZUME, K.; ICHIKAWA, K (1986): Localisation of 3,3',5-Trijodothyronine-receptor in rat kidney mitochondrial membranes.
Biochemical and Biophysical Research Communications 106, 920-926

HELDT, H.W. (1972): Energiestoffwechsel in Mitochondrien.
Angewandte Chemie 84, 792-798

HENSEL, H. (1974): Thermoreceptors
Annual Review of Physiology 36, 233-249

HENSON, M.M. (1973): Oxidative phosphorylation in mitochondria during embryonic development.
The Journal of Experimental Zoology 183, 11-20

HIENDLEDER, S. (1989): Analyse der ovinen mtDNA-Struktur in Hinblick auf den mitochondrialen Energiestoffwechsel und dessen Beziehungen zum Thyreoidhormonstatus im Wachstumsverlauf.
Diss. Agr., FB Agrarwissenschaften, Gießen

HIGUTI, T.; ROTTENBERG, H. (1986): Trijodothyronine rapidly stimulates mitochondrial respiration in isolated hepatocytes.
Chemical and pharmaceutical bulletin 34, 4331-4334

HILLER, P. (1994): Untersuchungen über den embryonalen und mitochondrialen Energiestoffwechsel beim Legehuhn im Hinblick auf die Zuchtwertschätzung der Reproduktionsleistung.
Diss. Agr., FB Agrarwissenschaften, Gießen

HOCH, F.L. (1977): Adenine nucleotide translocation in liver mitochondria of hypothyroid rats.
Archives of Biochemistry and Biophysics 178, 535-545

HORRUM, M.A.; TOBIN, R.B.; ECKLUND, R.E. (1986): Thyroxine-induced changes in rat liver mitochondrial ubiquinone.
Biochemical and Biophysical Research Communications 138, 381-386

HORST, C.; HUMMERICH, H.; SOBOLL, S.; SEITZ, H.J. (1989): Rapid effect of thyroid hormones on hepatic energy metabolism; Hormones, Thermogenesis, and Obesity.
In: Lardy, H.; Stratman, F.: Elsevier Science Publishing Co., Inc.; 311-324

HORST, P.; PETERSEN, J. (1979): Der Effekt des Dwarf-Gens auf das Aklimatisationsvermögen von Legehennen an hohe Umwelttemperaturen.
Archiv für Geflügelkunde 43, 242-245

HORST, P. (1980): Genetical perspective for poultry breeding on improved productive ability to tropical conditions
2th World congress of genetics applied to animal production 8, 887-892

HOYT, D.F.; RAHN, H. (1980): Respiration of avian embryos; a comparative analysis.
Respiration physiology Physiol. 39, 255-288

HÜTHER, F.J.; KADENBACH, B. (1987): ADP increases the affinity for Cytochrome-c by interaction with the matrix aide of bovine heart Cytochrome-c-Oxidase.
Biochemical and Biophysical Research Communications 147, 1268-1275

HUGHES, B.O. (1980): Feather damage in hens caged individually.
British Poultry Science 21

HUTT, F.B. (1929): Studies in embryonic mortality in the fowl, I. The frequencies of various of malpositions of the chick embryo and their significance.
Proceedings of the Royal Society of Edinburgh 49, 118-130

HUTT, F.B. (1949): Genetics of the fowl.
McGraw-Hill Book Comp.; 1. Auflage

ISMAILKHIDZHAEVA, G.; BORNIKOV, V.T.; GAGELANS, A.I.; SAATOV, T.S. (1986): Effect of different levels of thyroid hormones on the fatty acid composition of lipids from rat liver mitochondria.
Biokhimiia 51, 80-83

IUPS THERMAL COMMISSION (2001): Glossary of thermal physiology
Japanese Journal of Physiology 51, 245-280

JAKOVCIC, S.; SWIFT, H.H.; GROSS, N.J.; RABINOWITZ, M. (1978): Biochemical and Sterological analysis of rat liver mitochondria in different thyroid states.
The Journal of Cell Biology 77, 887-889

JONES, J.E.; HUGHES, B.L.; BARNETT, B.D. (1976): Effect of changing dietary energy level and environmental temperature on feed consumption and egg production of single comb White Leghorns.
World's Poultry Science 55, 272-274

KADENBACH, B. (1966): Der Einfluss von Thyreoidhormonen in vivo auf die oxidative Phosphorylierung und Enzymaktivitäten in Mitochondrien.
The Biochemical Journal 344, 49-75

KADENBACH, B. (1972): Die Biogenese der Mitochondrien.
Universitätsverlag GmbH, Konstanz

KAPLAN, M.M. (1984): The role of thyroid hormone deiodination in the regulation of hypothalamo-pituitary function.
Neuroendocrinology 38, 254-260

KARLSON, P. (1992): Kurzes Lehrbuch der Biochemie
Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York; 14., neu bearbeitete Auflage,

KASSIM, M.; HORST, P.; MONREAL, G. (1982): Immunologische Reaktionsanlage und Gesundheitsstatus von Legehennen unter Wärmebelastung.
Archiv für Geflügelkunde 46, 111-116

KESSLER, P. (1998): Untersuchungen über die Auswirkungen unterschiedlicher Bruttemperaturen auf den embryonalen und mitochondrialen Energiestoffwechsel im Hinblick auf Wachstum, Legeleistung und Selektion beim Huhn.
Inaugural-Dissertation der JLU-Gießen

KHAMIDOV, D.K.; ABLYAEVAQ, N.K.; KOVAL, T.Y. (1985): Differences in the action of thyroxine on the content of cytochromes in brain and liver mitochondria during postnatal development of rats.
Bulletin of experimental biology and medicine 99, 696-697

KHEYHANI, E.; KHEYHANI, K. (1977): An Inductor-Repressor-Model coordinating the expression of mitochondrial and nuclear genes that specify mitochondrial proteins in yeast (Candida utilis).
In: Mitochondria 1977, Verlag Walter de Gruyter, Berlin, New York, 523-532

KLANDORF, H.; HARVEY, S. (1985): Maturational changes in T4 to T3 conversion in domestic fowl.
Comparative Biochemistry and Physiology 81, 865-868

KLANDORF, H.; SHARP, P.J.; DUNCAN, I.J.H. (1978): Variations in levels of plasma thyroxine and Trijodothyronine in juvenile female chickens during 24- and 16 hr lighting cycles.
General and Comparative Endocrinology 36, 238-243

KLANDORF, H.; SHARP, P.J.; MACLEOD, M.G. (1981): The relationship between heat production and concentrations of plasma Thyroid hormones in the domestic hen.
General and Comparative Endocrinology 45, 513-520

KROGMEIER, D. (1989): Heterosis und Merkmalsantagonismus beim Schaf. Auswirkung auf die Mastleistung und Schlachtkörperqualität sowie auf verschiedene Bereiche des Stoffwechsels.
Giessener Schriftenreihe Tierzucht und Haustiergenet., 53, Paul Parey, Hamburg und Berlin

KÜHN, E.R.; NOUWEN, E.J. (1978): Serum levels of Trijodothyronine and thyroxine in the domestic fowl following mild cold exposure and injection of synthetic thyrotropin releasing hormone.
General and Comparative Endocrinology 34, 336-342

LADJALI, K.; TIXIER-BOICHARD, M.; BORDAS, A.; MERAT, P. (1995): Cytogenetic study of early chicken embryos: effect of naked neck gene and high ambient temperature.
World's Poultry Science 74, 903-909

LARSEN, P.R. (1982): Thyroid-pituitary interaction. Feedback regulation of thyrotropin secretion by thyroid hormones.
The New England Journal of Medicine 306, 23-32

LARSEN, P.R.; PETTERSON, T.; CARLSTRÖM. A. (1985): Thyroid hormone binding in serum of 15 vertebrates species: Isolation of thyroxine-binding globulin and prealbumin analogues.
General and Comparative Endocrinology 58, 360-375

LEAN, M.E.J.; JAMES, W.P.T.; JENNINGS, G.; TRAYHURN, P. (1986): Brown adipositas tissue uncoupling protein content in human infants, children and adults.
Science 71, 291-297

LEESON, S.; MORRISON, W.D. (1978): Effect of feather cover on feed efficiency in laying birds.
World's Poultry Science 57, 1094-1096

LEHNINGER, A.L. (2001): Prinzipien der Biochemie
Verlag Walter der Gruyter, Berlin/New York, 3.Auflage

LEHNINGER, A.L. (1972): Biochemistry: The molecular basis of cell structure und function,
New York: Worth; 6. Auflage

LEITNER, L.M.; ROUMY, M. (1974): Thermosensitive units in the tounge and in the skin of the duck's bill
Pflügers Archiv: European journal of physiology 346, 151-155

LEUNG, F.C.; TAYLOR, J.E.; van IDERSTINE, A. (1985): Effects of dietary thyroid hormones on growth, plasma T3 and T4, and growth hormone in normal and hypothyroid chickens.
General and Comparative Endocrinology 59, 91-99

LIAW, C.; SEELIG, S.; MARIASH, C.N.; OPPENHEIMER, J.H.; TOWLE, H.C. (1983): Interactions of thyroid hormone, growth hormone, and high carbohydrate, fat-free diet in regulating several rat liver messenger ribonucleic acid species.
Biochemistry 22; 213-221

LOHMANN TIERUZCHT GmbH (2005): Poultry Management: Hatching Eggs, Handling and Incubation
Poultry News

LOWRY, O.H.; ROSEBROUGH, V.J.; FAHR, A.L.; RANDALR.J. (1951): Protein measurement with the folin phenol reagent.
Journal of Biological Chemistry 193, 165-275

MADDAIAH, V.T.; CLEJAN, S.; PALEKAR, A.G.; COLLIPP, P.J. (1981): Hormones and liver mitochondria: Effects of growth hormone and thyroxin on respiration, flurescence of 1-Anilino-8-Naphtalene sulfonate and enzyme activities of complex I and II of submitochondrial particles.
Archives of Biochemistry and Biophysics 210, 666-677

MAFENSI, M.J. (1995): Studies of productivity, immunocompetence and genetic diversity of naked neck and normal feathered Indigenous Cameroon and German Dahlem Red fowl and their crosses.
ITMA-Ph. D. Thesis 4, Berlin

MAK, I.T.; SHRAGO, E.; ELSON, C.E. (1983): Effects of thyroidectomy on the kinetics of ADP-ATP translocation in liver mitochondria.
Archives of Biochemistry and Biophysics 226, 317-323

MARTINO, G.; COVELLO, C.; DE GOIVANNI, R.; FILIPPELLI, R.; PITRELLI, G. (1986): Direct in vitro action of thyroid hormones on mitochondrial RNA-polymerase
Molecular biology reports 11, 205-211

MAY, J.D. (1978): A radioimmunoassay for 3, 5, 3'-Trijodothyronine in chicken serum.
World's Poultry Science 57, 1740-1745

MAY, J.D. (1980): Effect of dietary thyroid hormone on growth and feed efficiency of broilers.
World's Poultry Science 59, 888-892

MAY, J.D. (1982): Effect of dietary thyroid hormone on Survival time during heat stress.
World's Poultry Science 61, 706-709

MAY, J.D.; MARKS, H.L. (1983): Thyroid activity of selected, nonselected, and dwarf broiler lines.
World's Poultry Science 62, 1721-1724

McDONALD, L.E. (1980): The thyroid gland.
In: Veterinary Endocrinology and Reproduction (42-59)
L. Felbiger Philadephia, 3. Auflage

McNABB, F.M.A.; LYONS, L.J.; HUGHES, T.E. (1984): Free thyroid hormones in altricicial (Ring Doves) versus pricocial (Japanese Quail) development.
Endocrinology 115, 2133-2136

MENG, W. (1979): Schilddrüsenerkrankungen.
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart / New York, 2. Auflage

MERAT, P.; BORDAS, A. (1974): Consommation alimentaire d'animaux à plumage réduit (gène Na) ou normal en présence au en absence du gène de nanisme (dw).
Annales de Génétique et de Sélection Animale 6, 1728

MERAT, P.; BORDAS, A.; LEFEBRE, J. (1974): Effets associés aux gènes dw (nanisme) et Na (cou nu) chez la poule sur la production d'oeufs et la consommation alimentaire à deux températures.
Annales de Génétique et de Sélection Animale 6, 331-343

MERAT, P. (1979): Effects associated with the Na-gene on body weight and egg weight in normal sized and dwarf hens.
Annales de Génétique et de Sélection Animale 11, 127-133

MERAT, P. (1986): Potential usefulness of the Na (naked Neck) gene in poultry production.
Worlds World's Poultry Science 42, 124-142

MITCHEL, P. (1979): David Keilins Konzept der Atmungskette und dessen chemiosmotische Konsequenzen (Nobel-Vortrag).
Angewandte Chemie 91, 718-733

MONNET, L.E.; BORDAS, A.; MERAT, P. (1979): Gène Cou nu et performance selon la température chez le poulet.
Annales de Génétique et de Sélection Animale 11, 397-412

MONNET, L.E.; BORDAS, A.; MERAT, P. (1980): Gène cou nu poids corporal et paramètres anatomiques et physiologiques des poulettes et poules adultes selon la température.
Annales de Génétique et de Sélection Animale 12, 241-254

MOSS, B.; BALNAVE, D. (1978): The influence of elevated environmental temperature and nutrient intake on thyroid status and hepatic enzyme activity in immature chicks.
Comparative Biochemistry and Physiology-Parts B 60, 157-161

NECKER, R. (1973): Temperature sensitivity of Thermoreceptors and mechano-receptors on the beak of pigeons.
Journal of Comparative Physiology 87, 378-391

NELSON, B.D.; MUTVEL, A.; JOSTE, V. (1984): Regulation of biosynthesis of the rat liver inner mitochondrial membrane by thyroid hormone.
Archives of Biochemistry and Biophysics 228, 41-48

NELSON, B.D.; JOSTE, V.; WIELBURSKI, A.; ROSENQUIST, U. (1980): The effect of Trijodothyronine on the synthesis of mitochondrial proteins in isolated rat hepatocytes.
Biochimica et Biophysica Acta 608, 422-426

NEUMANN, F.; SCHENK, B. (1992): Endokrinopharmakologie.
In Allgemeine und Spezielle Pharmakologie und Toxikologie, W. Forth, D. Henschler, W. Rummel (Hrsg.), B.I. Wissenschaftsverlag, Mannheim/ Wien/ Zürich; 6. Auflage

NICHELMANN, M. (1986): Thermoregulatorische Reaktionen beim Geflügel – Eine Übersicht
Biologische Rundschau 24, 267-277

NICKEL, R.; SUMMER, A.; SEIFERLE, E. (1992): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, Band V
Verlag Paul Parey; 2. neu bearbeitete Auflage

NISHIKI, K.; ERECINSKA, M.; WILSON, D.F.; COOPER, S. (1978): Evaluation of oxidative phosphorylation in hearts from euthyroid, hypothyroid, and hyper-thyroid rats.
American Journal of Physiology 235 C, 212-219

NIVIKOFF, A.B.; HOLZMANN, E. (1973): Zellen und Organellen.
BLV-Verlagsgesellschaft, München, Bern, Wien

NOACK, B. (1958): Das Nackthalshuhn-seine Entstehung, Geschichte, Zucht
Die neue Brehm Bücherei, Zossen bei Berlin; 1. Auflage

NOWINSKI, W.W.; MAHAFFEY, W.C. (1959): Oxidative phosphorylation in the chick embryo.
Nature 183, 45-46

OPPENHEIMER, J.H. (1985): Thyroid hormone action at the nuclear level.
Annals of internal Medicine 102, 374-384

OTA, H. (1960): Houses and equipment for laying hens.
U.S. Dept. Agric. Misc. Publ. 728, Washington U.S.D.A

PALACIOS-ROMERO, R.; MOWBRAY, J. (1979): Evidence for the rapid direct control both in vivo and in vitro of the efficiency of oxidative phosphorylation by 3,5,3'-Trijodo-L-thyronine in rats.
The Biochemical Journal. 184, 527-538

PATRA, B.N.; BAIS, R.K.S.; PRASAD, R.B.; SINGH, B.P. (2002): Performance of naked neck versus normally feathered coloured broilers for growth, carcass traits and blood biochemical parameters in tropical climate.
Asian-Australasian Journal of Animal Sciences 15, 1776-1783

PATRA, B.N.; BAIS, R.K.S.; SHARMA, D.; SINGH, B.P.; PRASAD, R.B.; BHUSHAN, B. (2004): Immunocompetence status of white plumage naked neck versus normally feathered broilers in tropical climate.
Asian-Australasian Journal of Animal Sciences 17, 560-563

PETERSEN, J. (1999): Faustzahlen zur Legehennenaufzucht und –haltung
In: Jahrbuch für die Geflügelwirtschaft 2000
Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart

PIETZARKA, C. (2000): Untersuchungen zum Einfluss verschiedener Brut-temperaturen und des embryonalen Sauerstoffverbrauches auf die Gewichts-entwicklung und die Schlachtkörperqualität beim domestizierten Helmperlhuhn (*Numida meleagris galeata*)
Diplomarbeit am Fachbereich Agrarwissenschaften, Ökothrophologie und Umweltmanagement der JLU Gießen

PITEL, FRÉDÉRIQUE; BERGÉ, RÉGIS; COQUERELLE, GÉRARD; CROOIJMANS, RICHARD P.M.A.; GROENEN, MARTIEN A.M.; VIGNAL, ALAIN; TIXIER-BIOCHARD, MICHÈLE (2000): Mapping the Naked Neck (NA) and Polydactyly (PO) mutants of the chicken with microsatellite molecular markers
Genetics, selection, evolution 32, 73-86

PREMACHANDRA, B.N.; LANG, S.; ANDRADA, J.A.; KITE, J.H. JR. (1977): Reverse Trijodothyronine In the chicken.
Live Science 21, 205-212

RAUEN, H.W. (1985): Auswirkungen des Gens für Befiederungsreduktion und Nackthalsigkeit (NA-Gen) auf das produktive Adaptionsvermögen von Legehennen an hohe Umgebungstemperaturen.
Diss. Agr. FB Internationale Agrarentwicklung, Berlin

REFETOFF, S.; ROBIN, N.I.; FANG, U.S. (1970): Parameters of thyroid function in serum of 16 selected vertebrat species. A studie of PBI, serum T4, Free T4 and the pattern of T4 and T3 binding to serum proteins.
Endocrinology 86, 793-805

RICHARDS, S. A. (1977): The influence of loss of plumage on temperature regulation in laying hens.
Journal of Agricultural Science, Cambridge, 89, 393-398

RIQUIER, D.; BARLET, J.P.; GAREL, J.M.; COMBES-GEORGES, M.; DUBOIS, M.P. (1983): An immunological study of the uncoupling protein of brown adipose tissue mitochondria
The Biochemical Journal 210, 859-866

ROMANOFF, A.L. (1972): Pathogenesis of the avian embryo.
Wiley Interscience

ROMIJN, C. (1954): Untersuchungen über künstliche Bebrütung von Hühnereiern.
Archiv für Geflügelkunde 18, 173-183

ROSSEAU, G.G.; ELIARD, P.H.; BARLOW, J.W.; LEMAIGRE, F.P.; LAFONTAINE, D.A.; DE NAYER, P.; ECONOMIDIS, I.V.; FORMSTECHER, P.; IDZIOREK, T.; MATHY-HARTERT, J.; VOZ, M.L.J.; BELAYEW, A.; MARTIAL, J.A. (1987): Approach to the molecular mechanisms of the modulation of growth hormone gene expression by glucocorticoid and thyroid hormones.
Journal of Steroid Biochemistry 27, 149-158

RUDAS, P. (1986): Comparison of Type I 5'-deiodination of thyroxine and of reverse-Trijodothyronine in rat and chicken liver homogenates.
General and Comparative Endocrinology 63, 400-407

RUDAS, P.; PETHES, G. (1984): Studies on conversion of thyroxine to 3,5,3'-Trijodothyronine in normal and thyroidectomized chick.
General and Comparative Endocrinology 54, 154-161

RUDAS, P.; PETHES, G. (1986): Acute changes of the conversation of thyroxine to Trijodothyronine in hypophysectomized and thyroidectomized chickens exposed to mild cold (10°).
General and Comparative Endocrinology 63, 408-413

RÜSSE, I.; SINOWATZ, F. (1991): Lehrbuch der Embryologie der Haustiere.
Verlag Paul Parey

SALOMON, F.V. (1993): Lehrbuch der Geflügelanatomie.
Gustav Fischer Verlag

SARKISSIAN, J.V.; SRIVASTAVA, H.K. (1971): Mitochondrial polymorphism. III. Heterosis, complementation and spectral properties of purified cytochrom oxidase of wheat.
Biochemical Genetics 5, 57-63

SCANES, C.G.; DECUYPERE, E.; MARSH, J. (1982): Plasma concentrations of growth hormone, thyroxine, and Trijodothyronine during growth in dwarf strains of chickens.
World's Poultry Science 61, 1539

SCANES, C.G.; DENVER, R.J.; BOWEN, S.J. (1986): Effect of thyroid hormones on growth hormone secregation in broiler chickens.
World's Poultry Science 65, 384-390

SCANES, C.G.; GALES, L.; HARVEY, S.; CHADWICK, A.; NEWCOMER, W.S. (1976): Endocrine studies in young chicks of the obese strain.
General and Comparative Endocrinology 30, 419-423

SCANES, C.G.; HARVEY, S.; MARSH, J.A.; KING, D.B. (1984): Hormones and growth in poultry.
World's Poultry Science 63, 2062-2074

SCANES, C.G.; MARSH, J.; DECUYPERE, E.; RUDAS, P. (1983): Abnormalities in the plasma concentrations of thyroxine, Trijodothyronine and growth hormone in sex-linked dwarf and autosomal dwarf White Leghorn domestic fowl (*Gallus domesticus*).
Journal of Endocrinology 97, 127-135

SCHMIDT, I. (1982): Thermal stimulation of exposed skin area influences behavioral thermoregulation in pigeons.
Journal of Comparative Physiology 146, 210-216

SCHOLTYSSEK, S. (1978): Nutz- und Ziergeflügel.
Verlag Eugen Ulmer. Stuttgart

SCHOLTYSSEK, S. (1987): Geflügel
Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart

SCHWERTZMANN, K.; PEDERSEN, P.L. (1986): Regulation of the mitochondrial ATP synthase/ ATPase complex.
Archives of Biochemistry and Biophysics 250, 1-18

SCOTT, T.; CRWAFORD, R.D. (1977): Feather number and distribution on the throat tuft of naked neck chicks.
World's Poultry Science 56, 686-688

SCRIBA, I. (1985): Der Weg zu besseren Brutergebnissen III
Deutsche Geflügelwirtschaft und Schweineproduktion 39, 256-258

SELWYN, M.J. (1987): Holes in mitochondrial inner membranes.
Nature 330, 424-425

SHARIFI, A.R. (2004): Reproduktives Adaptionsvermögen von Broiler-Muttertieren bei hohen Umwelttemperaturen unter Nutzung spezieller Majorgene.
Cuvillier Verlag Göttingen, 1. Auflage

SHEARS, S.B.; BRONK, J.R. (1979): The influence of thyroxine administration in vivo on the transmembrane protonic electro chemical potential difference in rat liver mitochondria.
The Biochemical Journal 178, 505-507

SIMON, J. (1972): Influence du gène de nanisme et du gène cou nu et du rythme d'alimentation sur la croissance et le comportement alimentaire du poulet.
Annales de Génétique et de Sélection Animale 4, 305-310

SIMON, E.; PIERAU, F.K.; TAYLOR, D.C.M. (1986): Central and peripheral thermal control of effectors in homeothermic temperature regulation
Physiological Reviews 66, 235-300

SINGH, C.V.; KUMAR, D.; SINGH, Y.P. (2001): Potential usefulness of the plumage reducing Naked Neck (N) gene in poultry production at normal and high ambient temperatures.
World's Poultry Science 57, 139-156

SMITH, L.T.; LEE, R. (1977): A study of the naked neck gene of the fowl.
World's Poultry Science 56, 1758

SOMES, R.G. (1988): Chromosome linkage Maps, chickens.
In: International Registry of Poultry genetic stocks Bull 476
Storrs Agric.Exper.Station, University of Conneticut, USA

SOMMER, M. (1986): Mitochondrialer Energiestoffwechsel als zellphysiologischer Indikator der Heterosis in Legeleistungsmerkmalen beim Huhn.
Diss. Agr., FB Agrarwissenschaften, Giessen

SOMMER, M.; DZAPO, V. (1985): Endogener Energiestoffwechsel in verschiedenen Geweben von Hühnern mit normaler und restriktiver Befiederung unter Wärmebelastung.
Vortragstagung der Gesellschaft für Tierzuchtwissenschaft und der Deutschen Gesellschaft für Tierzüchtungskunde e.V.

SPENCER, G.S.G. (1985): Hormonal systems regulation growth. A review
Livestock Production Science 12, 31-46

STERLING, K. (1979): Thyroid hormone action at the cell level.
The New England Journal of Medicine 300, 173-177

STERLING, K. (1986): Direct thyroid hormone activation of mitochondria: The role of adenine nucleotide translocase.
Endocrinology 119, 292-295

STERLING, K.; BRENNER, M.A.; SAKURADA, T. (1980): Rapid effect of Trijodothyronine on the mitochondrial pathway in rat liver on vivo.
Science 210, 340-342

STERLING, K.; CAMPBELL, G.A.; BRENNER, M.A. (1984): Purification of the mitochondrial Trijodthyronine (T_3) receptor from rat liver.
Acta Endocrinologica 105, 391-397

STEWART, P.A.; WASHBURN, K.W. (1984): Characterization of plasma hormone and lipogenic enzyme activity in chickens divergently selected for oxygen consumption.
World's Poultry Science 63, 600-606

TAZAWA, H. (1980): Adverse effect of failure to turn the avian egg on embryo oxygen exchange.
Respiration Physiology 41, 137-142

TOUCHBURN, S.P.; BLUM, J.C. (1971): Action des Gènes de nanisme et de cou nu sur la croissance du poussin et le métabolisme lipidique.
Annales de Génétique et de Sélection Animale 3, 393

TOUCHBURN, S.P.; BLUM, J.C. (1972): Effects of the genes for dwarfisme (dw) and naked neck (NA) on chicks growth and lipid metabolism.
Annales de Génétique et de Sélection Animale 4, 311-316

TOUCHBURN, S.P.; GUILLAUME, J.; LECLERQ, B.; BLUM, J.C. (1979): Lipid and energy metabolism in chicks affected by dwarfism and naked neck.
World's Poultry Science 59, 2189-2197

TULLET, S.G.; MACLEOD, M.G.; JEWITT, T.R. (1980): The effects of partial defeathering on energy metabolism in the laying fowl.
British Poultry Science 21, 241-245

TYZBIR, R.S.; KUNIN, A.S.; SIMS, N.M.; DANFORTH, E. (1981): Influence of diet composition on serum Trijodothyronine (T_3) concentration, hepatic mitochondrial metabolism and shuttle system activity in rats.
The Journal of Nutrition 111, 252-259

UNIGBAUER, U. (1987): N-Terminale Aminosäuresequenzanalyse von Untereinheiten der Rattenleber-Cytochrom-c-Oxidase und Untersuchungen zur Existenz Thyroidhormon induzierter Isoenzyme der Cytochrom-c-Oxidase.
Diss. Rer. Nat., FB Chemie, Marburg

VAN KAMPEN, M. (1984): Physiological responses of poultry to ambient temperatures
Archiv für experimentelle Veterinärmedizin 38, 384-391

VERHOEVEN, A.J.; KRAMER, P.; ROEN, A.K.; TAGER, J.M. (1985): Effects of thyroid hormone on mitochondrial oxidative phosphorylation.
The Biochemical Journal 226, 183-192

VISSCHEDIJK, A.H.J. (1987): Air space: The embryonic medium.
Journal of Experimental Zoology 1, 193-201

VOGEL, H.; REINER, G.; DZAPO, V. (1991): Stoffwechselaktivität in der Brut, Wachstum- und Legephase bei Nackthals und normalbefiederten Hühnern
Vortragstagung der GfT und DGfZ e.V. in Kiel

VON HAAREN-KISO, A. (1991): Bedeutung des Gens für Lockenfiedrigkeit (F) unter besonderer Berücksichtigung der Kombination mit anderen Majorgenen für das produktive Adaptionsvermögen von Legehennen an hohe Umwelttemperaturen.
Dissertation, Fachbereich Internationale Agrarentwicklung. Berlin, TU Berlin

VON JAGOW, G.; ENGEL, W.D. (1980): Struktur und Funktion des energieumwandelnden Systems der Mitochondrien.
Angewandte Chemie 92, 684-700

WANGENSTEEN, O.D.; RAHN, H. (1970): Respiratory gas exchange by the avian embryo.
Respiration Physiology 11; 31-45

WARSHAW, J.B.; TERRY, M.L. (1970): Cellular energy metabolism during fetal development. II. Fatty acid oxidation by the developing heart.
Journal of Cell Biology 44, 354-360

WILLIAMSON, R.A.; DAVISON, T.F. (1985): The effect of a single injection of thyrotrophin on serum concentration of thyroxine, Trijodothyronine, and reverse Trijodothyronine in the immature chicken (*Gallus domesticus*).
General and Comparative Endocrinology 58, 109-113

WILLIAMSON, R.A.; MISSON, B.H.; DAVISON, T.F. (1985): The effect of exposure to 40° on the heat production and the serum concentrations of Trijodthyronin, thyroxine, and corticosterone in immature domestic fowl.
General and Comparative Endocrinology 60, 178-186

WILSON, E.J.; MC MURRAY, E.C. (1983): Effects of hormones on the maintenance- and mitochondrial functions of rat hepatocytes cultured in serum free medium.
Canadian Journal of Biochemistry and Cell Biology 61, 636-643

WOLANIS, M.; DZAPO, V.; WASSMUTH, R. (1980a): Die Erfassung biochemischer Parameter des Energiestoffwechsels und ihrer Beziehung zu Vitalität, Mastleistung und Schlachtkörperqualität beim Schaf. II. Atmungsaktivität und oxidative Phosphorylierung der isolierten Zwerchfellmitochondrien.
Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie 97, 28-36

WOLANIS, M.; DZAPO, V.; WASSMUTH, R. (1980b): Die Erfassung biochemischer Parameter des Energiestoffwechsels und ihrer Beziehung zu Vitalität, Mastleistung und Schlachtkörperqualität beim Schaf. III. Zusammenhänge zwischen den biochemischen Parametern des Energiestoffwechsels und der Vitalität, der Mastleistung und der Schlachtkörperzusammensetzung.
Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie 97, 37-49

WONG, C.W.; OPPENHEIMER, J.H. (1986): Multihormonal regulation and kinetics of induction of a hepatic mRNA sequence which is slowly responsive to Trijodothyronine.
Journal of Biological Chemistry 261, 10387-10383

WOOD, D.F.; FRANKLYN, J.A.; DOCHERTY, K.; RAMSDEN, D.B. SHEPPARD, M.C. (1987): The effects of thyroid hormones on growth hormone gene expression in vivo in rats.
The Journal of Endocrinology 112, 459-463

YAFFE, B.M.; SAMUELS, H.H. (1984): Hormonal regulation of the growth hormone gene.
The Journal of Biological Chemistry 259, 6284-6291

YAHAV, S.; LUGER, D.; CAHANER, A.; DOTAN, M.; RUSAL, M.; HURWITZ, S. (1998): Thermoregulation in naked neck chickens subjected to different ambient temperatures.
British Poultry Science 39, 133-135

YALCIN, S.; TESTIK, A.; OZKAN, S.; SETTAR, P.; CELEN, F.; CAHANER, A. (1997): Performance of naked neck and normal broilers in hot, warm, and temperate climates.
World's Poultry Science 76, 930-937

ZEIN-EL-DEIN, A.; AYOUB, H.; MERAT, P. (1981a): Gène cou nu et performance de croissance de poulet à deux saisons différentes en Egypte.
Annales de Génétique et de Sélection Animale 13, 269-280

ZEIN-EL-DEIN, A.; ZEINY, M.; AYOUB, H. (1981b): Carcasse measurements of naked neck and normal chicks.
Annales de Génétique et de Sélection Animale 13, 435-440

Danksagung

Hiermit möchte ich mich bei allen, die mir bei der Erstellung dieser Arbeit mit Rat und Tat zur Seite standen, herzlich bedanken.

Mein besonderer Dank gilt dabei Herrn Prof. Dr. V. Dzapo für die Überlassung des Themas und die geleistete Hilfe bei der Erstellung dieser Dissertation. Des Weiteren möchte ich mich bei Herrn Prof. Dr. Dr. M. Gauly für die stete Diskussionsbereitschaft bedanken.

Ganz besonders möchte ich mich an dieser Stelle bei Frau Heike Vogel für die geleisteten Vorarbeiten bedanken, durch die diese Arbeit erst möglich wurde.

Bei der Zentralen Biotechnischen Betriebseinheit bedanke ich mich für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes.

Mein besonderer Dank gilt der Arbeitsgruppe Dzapo und den Bediensteten des Oberen Hardhofs für die Mithilfe bei der Durchführung der praktischen Versuche und die gute Zusammenarbeit.

édition scientifique
VVB LAUFERSWEILER VERLAG

VVB LAUFERSWEILER VERLAG
STAUFENBERGRING 15
D-35396 GIESSEN

Tel: 0641-5599888 Fax: -5599890
redaktion@doktorverlag.de
www.doktorverlag.de

ISBN 3-8359-5146-7

9 783835 951464