

4 Ergebnisse

4.1 Gewebeleitfähigkeit (G_t)

4.1.1 Charakteristika der G_t -Verlaufskurven in den verschiedenen Fütterungsgruppen

Gruppe 'Heufütterung'

Die erste Versuchsserie wurde mit heugefütterten Schafen durchgeführt. Der Einfluss des osmotischen Gradienten auf die elektrophysiologischen Eigenschaften des Pansenepithels und die Natriumtransportraten wurde untersucht. Hier wird zunächst näher auf die Gewebeleitfähigkeit (G_t) eingegangen. Die Pansenepithelien wurden, wie im Material- und Methodenteil beschrieben, in die Ussing-Kammern eingespannt und nach einer Adaptationszeit unter isoosmotischen Bedingungen (300 mosmol/l) drei Gruppen mit unterschiedlicher mukosaler Osmolarität (300, 375 und 450 mosmol/l) zugeteilt. Dabei wurde eine luminale Osmolarität von 300 mosmol/l als Kontrollbedingung gewählt, und der osmotische Druck wurde in den zwei weiteren Präparategruppen auf 375 bzw. 450 mosmol/l erhöht.

Abbildung 1 stellt - vergleichend für die drei Osmolaritätsstufen - die zeitliche Entwicklung der Leitfähigkeit von Gewebepräparaten heugefütterter Schafe dar.

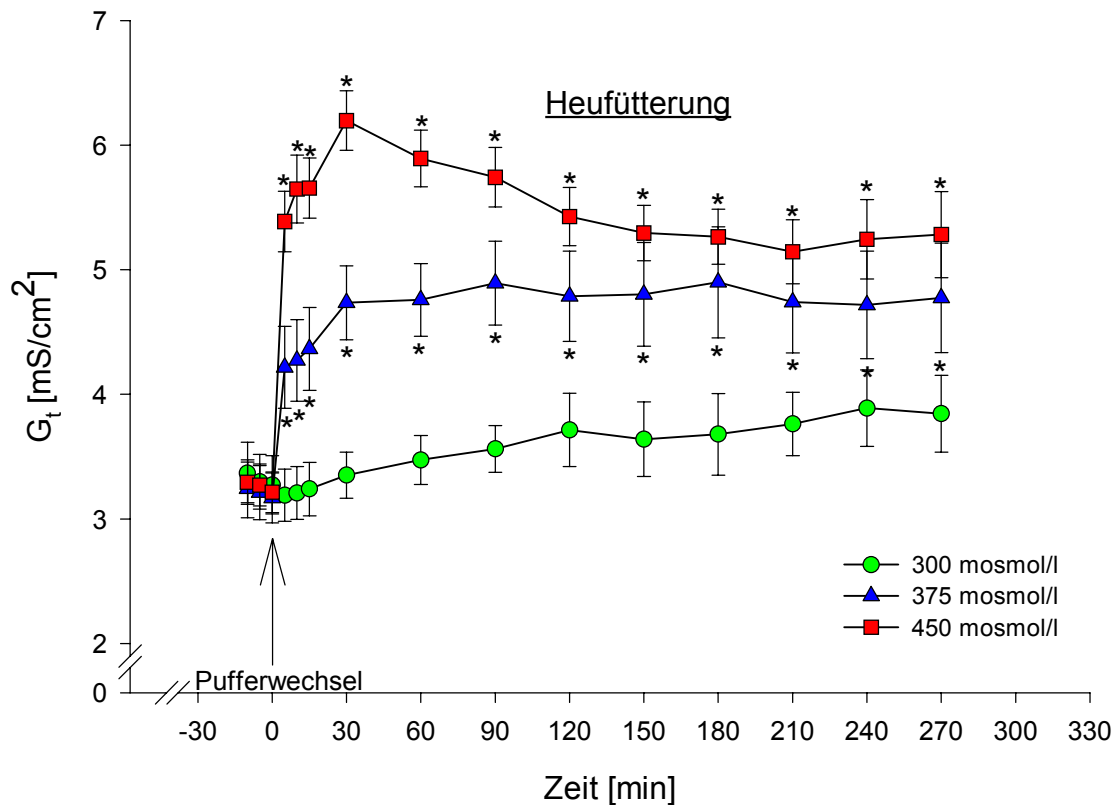


Abbildung 1: Gewebeleitfähigkeit (G_t) in Abhängigkeit von der Zeit unter verschiedenen mukosalen osmotischen Bedingungen: 300 (Kontrollbedingung), 375, 450 mosmol/l bei Heufütterung. Mit dem Symbol * gekennzeichnete Werte unterscheiden sich bei exploratorischer Prüfung zu dem jeweiligen Zeitpunkt von den Kontrollwerten ($p < 0,05$). [Mittelwerte \pm SEM]

Durch den Bereich negativer Werte auf der Zeitachse soll auf die Adaptationszeit nach dem Einspannen der Gewebepräparate hingedeutet werden. Zum Zeitpunkt $t=0$ wurde der Pufferwechsel (Erhöhung des osmotischen Druckes auf 375 bzw. 450 mosmol/l) vorgenommen. Vor dem Pufferwechsel sind die Leitfähigkeiten der Epithelien mit ca. $3,3 \text{ mS/cm}^2$ (Kontrollstufe) bzw. $3,2 \text{ mS/cm}^2$ (Versuchsgruppen/Stufen erhöhten osmotischen Druckes) nicht verschieden. Innerhalb der ersten 5 Minuten nach dem Pufferwechsel steigt die G_t in der Gruppe '375' um ca. 1,1 und in der Gruppe '450' um ca. $2,2 \text{ mS/cm}^2$ an. Im Verlauf der nächsten 25 Minuten ist ein weiterer Anstieg in beiden sog. Versuchsgruppen zu beobachten. Von da an bleibt die G_t auf der Osmolaritätsstufe 2 (375 mosmol/l) bis zum Versuchsende ($t=270 \text{ min}$) weitgehend gleich; auf der Osmolaritätsstufe 3 (450 mosmol/l) fällt sie bis zum Zeitpunkt $t=210 \text{ min}$ um ca. $1,1 \text{ mS/cm}^2$ langsam ab. Die Unterschiede zur Kontrollstufe bleiben bis zum Versuchsende bestehen. Die Leitfähigkeitswerte der Kontrollstufe zeigen einen leichten Anstieg über die Zeit. Wie die Symbol-Markierungen (*) anzeigen, unterscheiden sich bei exploratorischer Prüfung die G_t -Verlaufskurven der

Osmolaritätsstufen 2 (375 mosmol/l) und 3 (450 mosmol/l) zu allen Vergleichszeitpunkten von den Kontrollwerten.

Gruppe 'Krafftutter 600 g /d'

Die Untersuchungen an den Gewebepräparaten von Schafen mit Krafftutterzusatz wurden genauso durchgeführt wie die an den Epithelien heugefütterter Tiere. Zusätzlich wurde ein Pufferrücktausch vorgenommen. D. h. es wurden wieder isoosmotische Bedingungen hergestellt (300 mosmol/l), um die Reversibilität der durch den erhöhten osmotischen Druck bewirkten Veränderungen zu prüfen. Für heugefütterte Tiere wurde diese Reversibilität von Leclercq (1999) bereits gesichert.

In Abbildung 2 wird die zeitliche Entwicklung der Leitfähigkeit unter unterschiedlichen osmotischen Bedingungen für die Gruppe 'Kf 600 g/d' (Kf = Krafftutter) dargestellt.

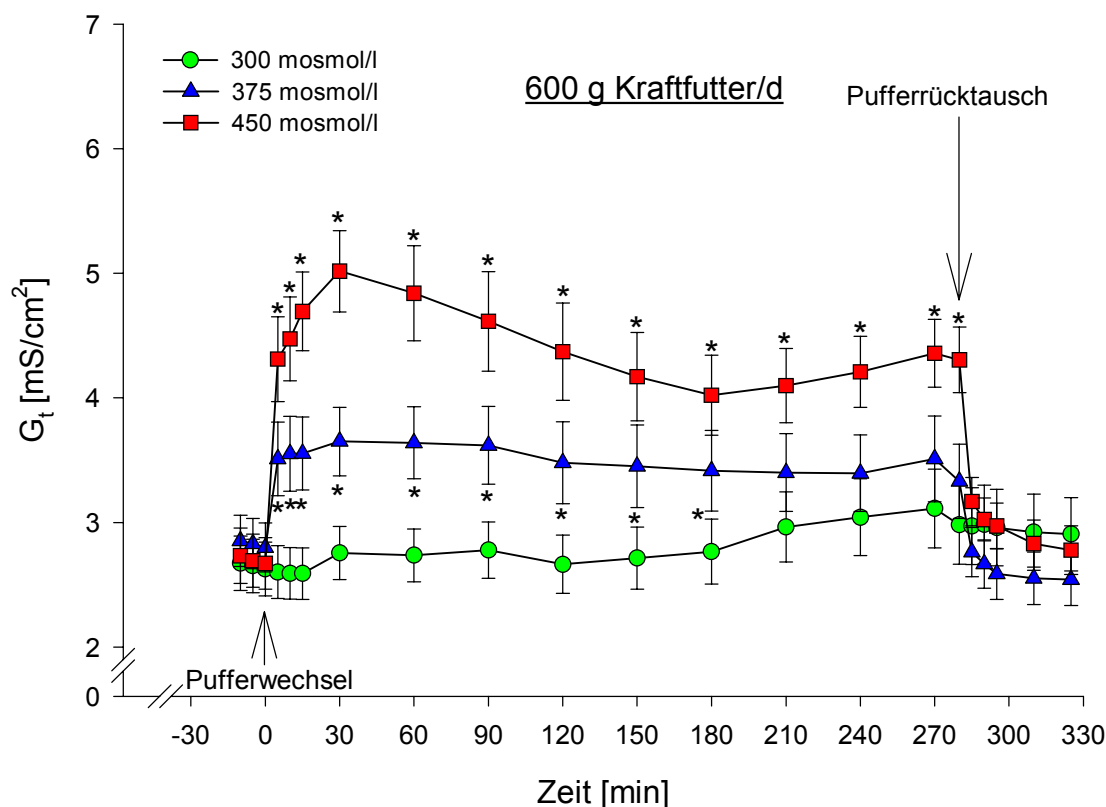


Abbildung 2: Gewebeleitfähigkeit (G_t) in Abhängigkeit von der Zeit unter verschiedenen mukosalen osmotischen Bedingungen: 300 (Kontrollbedingung), 375, 450 mosmol/l bei 600 g Krafftutter/d. Mit dem Symbol * gekennzeichnete Werte unterscheiden sich bei exploratorischer Prüfung zum jeweiligen Zeitpunkt von den Kontrollwerten (p < 0,05). [Mittelwerte ± SEM]

Die Ausgangsleitfähigkeit liegt in allen drei Verlaufskurven bei 2,6-2,8 mS/cm². Innerhalb der ersten 5 Minuten nach dem Pufferwechsel steigt sie auf 3,51 ± 0,30 ('375') bzw. 4,31 ± 0,34 mS/cm² ('450') an (jeweils Mittelwert ± SEM). In den nächsten 25 Minuten ist

ein weiterer Anstieg zu beobachten. Die Unterschiede zwischen Kontrollstufe und Osmolaritätsstufe 2 bleiben bis zur 180. Minute bestehen. Auf der Osmolaritätsstufe 3 verringert sich die Leitfähigkeit bis $t = 180$ min um ca. 1 mS/cm^2 , die deutlichen Unterschiede zur Kontrollbedingung bleiben aber bis zum Pufferrücktausch (280. Minute) erhalten. Etwa 5 Minuten nach der Wiederherstellung isoosmotischer Bedingungen sind keine G_t -Unterschiede zwischen den Osmolaritätsstufen mehr festzustellen. Die Veränderungen sind also reversibel. - Die G_t -Werte der Kontrollstufe zeigen wiederum einen leichten Anstieg über die Zeit.

Gruppe 'Krafftutter 1200 g /d'

Bei Betrachtung von Abbildung 3 fällt sofort auf, dass die G_t -Werte der Osmolaritätsstufe 2 (375 mosmol/l) in den ersten 5 bis 10 Minuten nach dem Pufferwechsel nur einen schwachen Anstieg zeigen, danach bis zum Zeitpunkt des Pufferrücktausches ganz leicht abfallen. Ein Unterschied zu den Werten der Kontrollkurve (300 mosmol/l) lässt sich (bei exploratorischer Prüfung) zu keinem Vergleichszeitpunkt sichern.

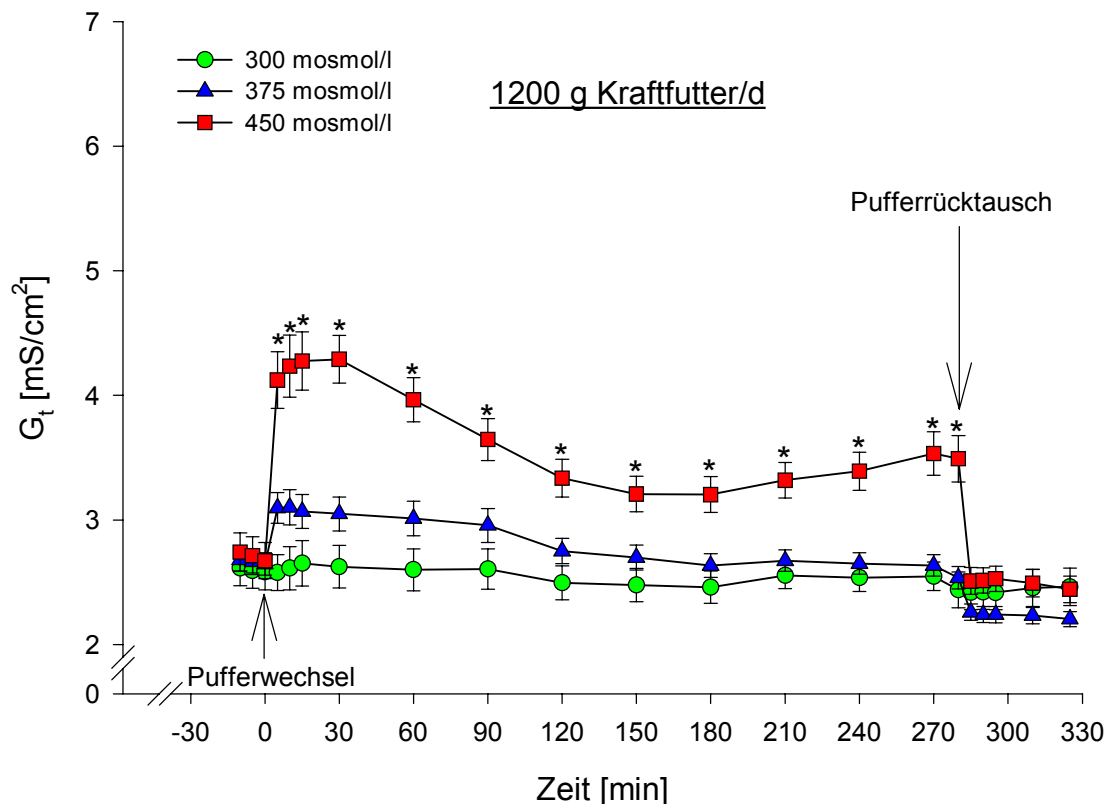


Abbildung 3: Gewebeleitfähigkeit (G_t) in Abhängigkeit von der Zeit unter verschiedenen mukosalen osmotischen Bedingungen: 300 (Kontrollbedingung), 375, 450 mosmol/l bei 1200 g Krafftutter/d. Mit dem Symbol * gekennzeichnete Werte unterscheiden sich bei exploratorischer Prüfung zum jeweiligen Zeitpunkt von den Kontrollwerten ($p < 0,05$). [Mittelwerte \pm SEM]

Die G_t -Werte der Osmolaritätsstufe 3 (450 mosmol/l) steigen dagegen - wie schon bei den bereits dargestellten Fütterungsgruppen - in den ersten 5 Minuten steil an und liegen, trotz eines Abfalles von der 30. bis zur 180. Minute, bis zum Pufferrücktausch deutlich über den Kontrollwerten.

Wie zu erwarten, sind ca. 5 Minuten nach dem Pufferrücktausch keine Unterschiede zwischen den Gruppen mehr feststellbar.

Die Leitfähigkeitswerte der Kontrollstufe ändern sich während der gesamten Erhebungsperiode nicht wesentlich.

Gruppe 'Krafffutter 1800 g /d'

Anders als bei den bisher dargestellten Fütterungsgruppen unterscheiden sich die G_t -Verlaufskurven der Osmolaritätsstufen '300' und '450' nicht zu allen Vergleichszeitpunkten voneinander, die Lücke in der Kette der Symbol-Markierungen (*) bei $t = 180$ min weist darauf hin (Abbildung 4). Im übrigen erfolgt der Verlauf der Kurven nach ähnlichem Muster.

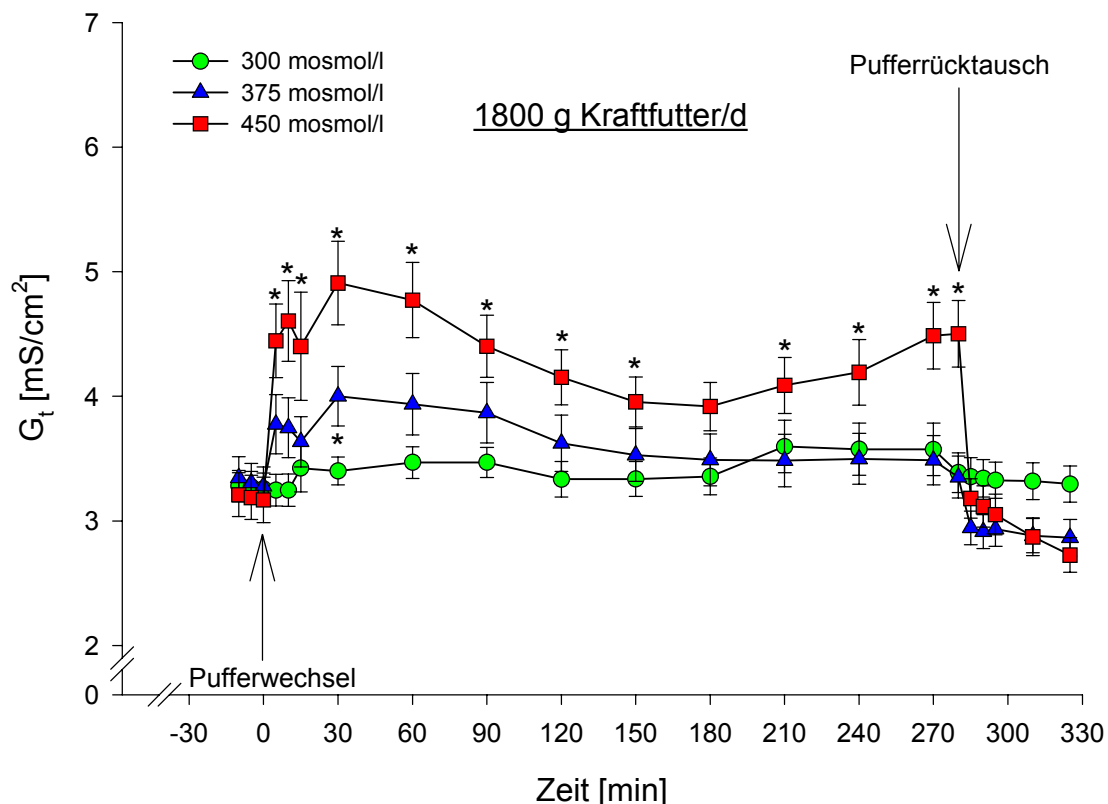


Abbildung 4: Gewebeleitfähigkeit (G_t) in Abhängigkeit von der Zeit unter verschiedenen mukosalen osmotischen Bedingungen: 300 (Kontrollbedingung), 375, 450 mosmol/l bei 1800 g Krafffutter/d. Mit dem Symbol * gekennzeichnete Werte unterscheiden sich bei exploratorischer Prüfung zum jeweiligen Zeitpunkt von den Kontrollwerten ($p < 0,05$). [Mittelwerte \pm SEM]

Die Ausgangswerte liegen bei allen drei Kurven bei etwa 3,2-3,3 mS/cm², damit etwas höher als bei den anderen zwei Kraftfuttergruppen. Nach dem Pufferwechsel erfolgt auf den Osmolaritätsstufen 2 und 3 ein nicht ganz kontinuierlicher Anstieg. Das Maximum ist bei t = 30 min erreicht. Danach beginnt in beiden Gruppen ein Abfall der Leitfähigkeit, so dass auf der Stufe '375' ab der 60. Minute und auf der Stufe '450' zum Zeitpunkt der 180. Minute kein Unterschied zu den Kontrollwerten mehr festzustellen ist. Anschließend erfolgt auf Stufe 3 ein erneuter Leitfähigkeitsanstieg, so dass die G_t bis zum Pufferrücktausch über den Kontrollwerten liegt. Auffällig ist, dass nach dem Pufferrücktausch die G_t der Osmolaritätsstufen '375' und '450' unter die Kontrollwerte absinkt.

Vergleicht man die Abbildungen 1-4 miteinander, so fällt auf: Die G_t -Kurven der Osmolaritätsstufen zeigen in den vier Fütterungsgruppen dasselbe Verlaufsmuster: nach dem Pufferwechsel (t = 0 min) in den beiden Versuchsgruppen rascher Anstieg in den ersten 5 Minuten, weiter deutlicher Anstieg bis zum 'Peak', der in der Regel bei t = 30 min liegt, die Anstiegs- und Gipfelwerte der Osmolaritätsstufe 3 (450 mosmol/l) liegen dabei deutlich über denen der Stufe 2 (375 mosmol/l) und - natürlich - über den Kontrollwerten; in der restlichen Beobachtungszeit meist langsamer Abfall, auf der Stufe 3 gegen Ende noch einmal ein leichter Anstieg; Rückfall auf das Ausgangsniveau nach Pufferrücktausch.

Insgesamt liegen bei steigendem Kraftfutteranteil die Osmolaritätskurven offensichtlich näher beieinander. Speziell der Abstand des Gipfelpunktes der Osmolaritätsstufe 3 von dem entsprechenden Kontrollwert nimmt ab.

4.1.2 Leitfähigkeitsveränderung (ΔG_t) in Abhängigkeit vom osmotischen Druck

Die Leitfähigkeitsveränderungen ($\Delta G_t = G_t$ 30 Minuten nach dem Pufferwechsel - G_t vor dem Pufferwechsel) wurden für die verschiedenen Osmolaritätsstufen und Fütterungsgruppen berechnet und werden numerisch und im statistischen Vergleich in der Tabelle 1 sowie in der Abbildung 5 dann anschaulich dargestellt.

Ergebnisse

Tabelle 1: Leitfähigkeitsveränderungen (ΔG_t) in Abhängigkeit von der Fütterungsart und dem osmotischen Druck. Mit dem Symbol * gekennzeichnete Werte in einer Zeile unterscheiden sich signifikant von der Vergleichsgruppe (300 mosmol/l) ($p < 0,05$). Mit dem Symbol ° gekennzeichnete Werte in einer Spalte unterscheiden sich signifikant von der Kontrollgruppe (Heufütterung) ($p < 0,05$); [Mittelwerte \pm SEM]. Die Anzahl der Gewebestücke (n) ist in Klammern angegeben.

Fütterung	ΔG_t [mS/cm ²]		
	300 mosmol/l	375 mosmol/l	450 mosmol/l
Heu	0,08 \pm 0,09 (16)	1,57 \pm 0,21 (17)*	2,98 \pm 0,20 (18)*
600 g Kraftfutter/d	0,13 \pm 0,05 (12)	0,85 \pm 0,11 (16)*°	2,35 \pm 0,25 (12)*
1200 g Kraftfutter/d	0,04 \pm 0,04 (14)	0,40 \pm 0,09 (16)*°	1,62 \pm 0,12 (16)*°
1800 g Kraftfutter/d	0,14 \pm 0,05 (16)	0,72 \pm 0,16 (20)*°	1,91 \pm 0,33 (15)*°

In jeder Fütterungsgruppe steigt ΔG_t bei einer Erhöhung der Osmolarität auf 375 und 450 mosmol/l signifikant an.

Beim Vergleich der Fütterungsgruppen untereinander (innerhalb der einzelnen Osmolaritätsstufen) zeigt sich, dass ΔG_t bei 375 mosmol/l in allen Kraftfuttergruppen signifikant niedriger ausfällt als bei der Kontrolle (Heufütterung). Bei 450 mosmol/l sind die G_t -Veränderungen nur bei 1200 g und 1800 g Kraftfutter/d niedriger als bei der Kontrolle. Beim Vergleich der Daten der einzelnen Fütterungsgruppen fällt weiter auf, dass die Werte in 'Kf 1200 g/d' durchgehend die niedrigsten sind. - Anhand der Abbildung 5 kann man erkennen, dass nur bei Heufütterung ein annähernd linearer Anstieg von ΔG_t erfolgt.

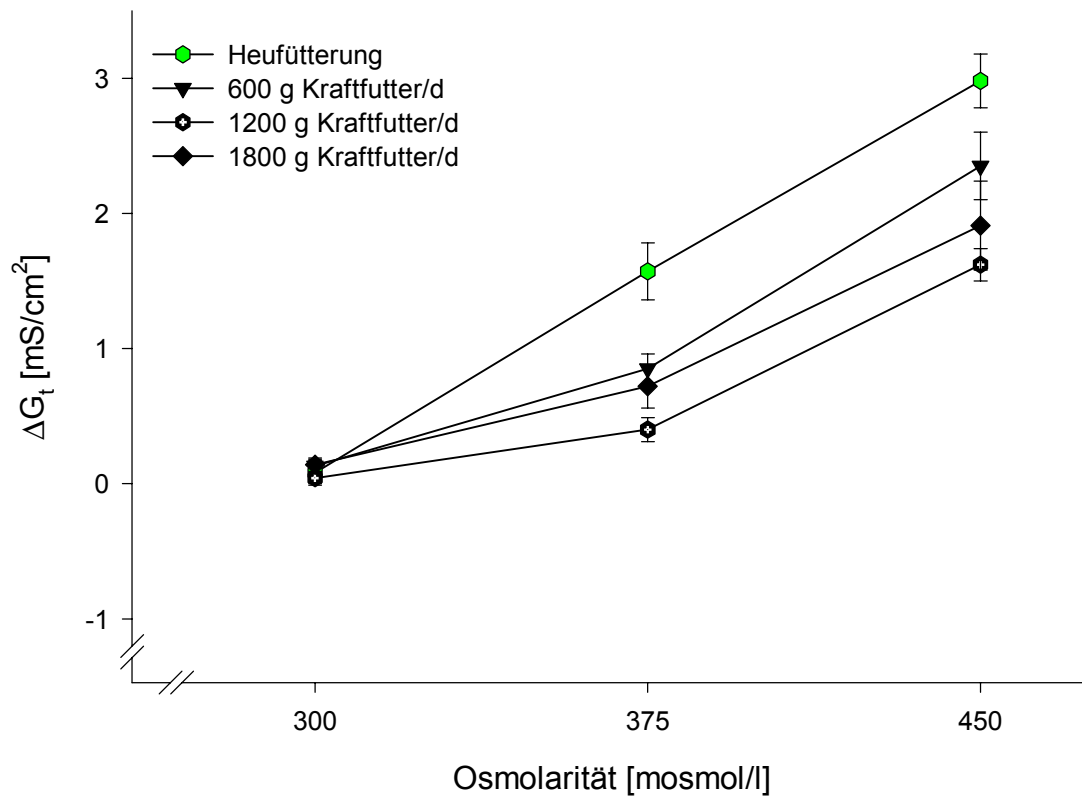


Abbildung 5: ΔG_t ($\Delta G_t = G_t$ 30 Minuten nach dem Pufferwechsel $- G_t$ vor dem Pufferwechsel) in Abhängigkeit von der Osmolarität bei allen Fütterungen [Mittelwerte \pm SEM]; statistische Auswertung s. Tabelle 1.

4.1.3 Einfluss von Fütterungsart und osmotischem Druck auf die Gewebeleitfähigkeit unter Kurzschlussbedingungen

Die nachfolgende Analyse basiert auf Leitfähigkeitswerten, die unter Kurzschlussbedingungen (und damit im Zeitfenster 90-180 Minuten) ermittelt wurden (G_{10}).

Trägt man die G_{10} -Werte der vier Fütterungsgruppen gegen die Osmolaritätsstufen auf, so ergibt sich in allen vier Gruppen bei zunehmenden osmotischen Druck ein Anstieg von G_{10} , wie Abbildung 6 A anschaulich demonstriert. Die Gruppe 'Heu' zeigt auf allen drei Stufen die höchsten, die Gruppe 'Kf 1200 g/d' die niedrigsten Werte. Zwischen den anderen beiden Gruppen kommt es zwischen den Osmolaritätsstufen 2 und 3 zu einer flachen Überkreuzung.

Trägt man die G_{10} -Werte der drei Stufen des osmotischen Druckes gegen die Fütterungsgruppen auf (s. Abbildung 6 B), so zeigt sich von der Gruppe 'Heu' zur Gruppe 'Kf 1200 g/d' in allen drei Osmolaritätskurven ein Abfall, danach zur Gruppe 'Kf 1800 g/d' wieder einen Anstieg der Werte. In allen vier Gruppen bleibt die Rangfolge 'Osmolaritätsstufe 1 < Osmolaritätsstufe 2 < Osmolaritätsstufe 3' erhalten.

Bei den Osmolaritätsstufen '375' und '450' zeigt sich ein weitgehend paralleler Verlauf der Kurven.

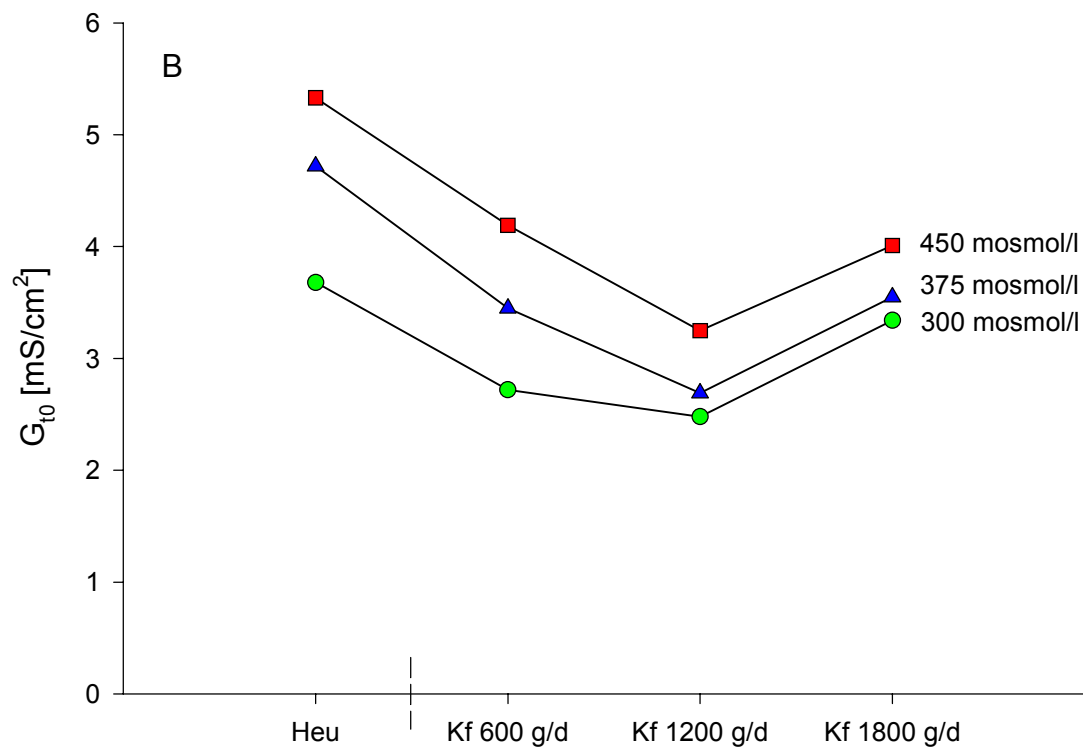
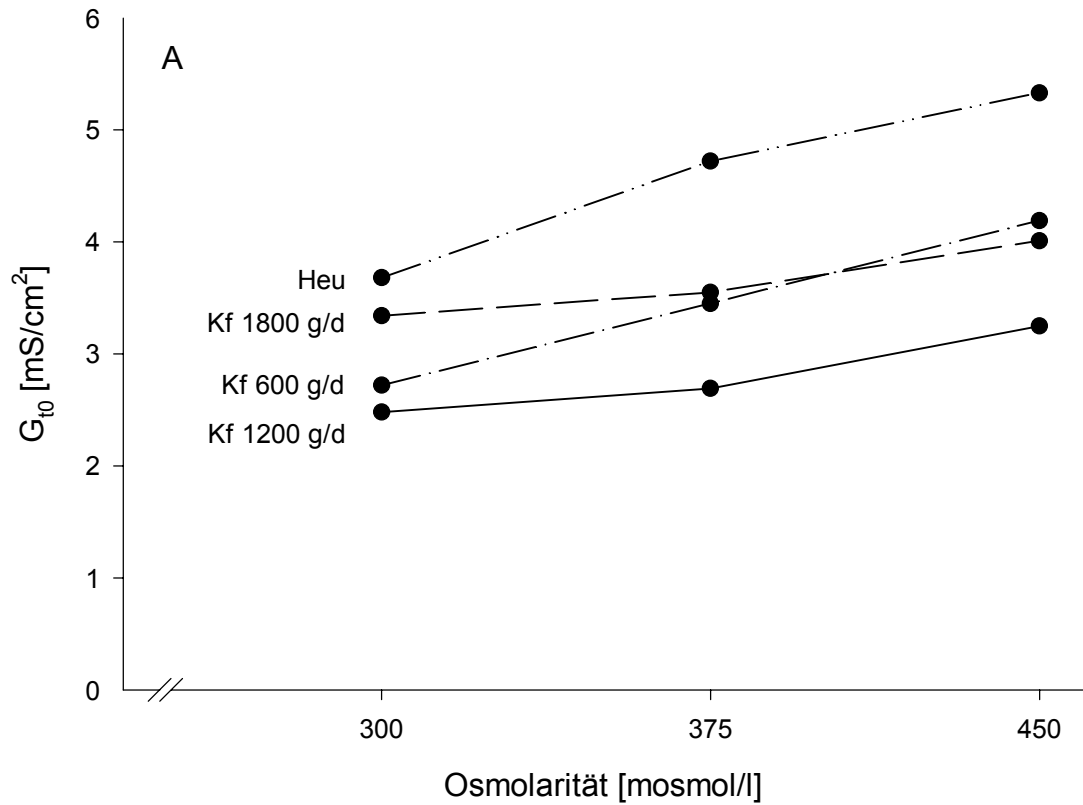


Abbildung 6 A-B: Gewebeleitfähigkeit unter Kurzschlussbedingungen (G_{10}) [Mittelwerte], A) für die vier Fütterungsgruppen aufgetragen gegen die Stufen des osmotischen Druckes, B) für die drei Osmolaritätsstufen aufgetragen gegen die Fütterungsart.

Ergebnisse

Das Ergebnis der statistischen Prüfung der dargestellten Befunde zeigt Tabelle 2 (zweifaktorielle Varianzanalyse: ‘Fütterungsgruppe’, ‘Osmolaritätsstufe’, ‘Interaktion’; s. ‘Material und Methoden’).

Tabelle 2: Gewebeleitfähigkeit (G_{t0}) in Abhängigkeit von der Osmolarität und der Fütterungsgruppe unter Kurzschlussbedingungen. Mit dem Symbol * gekennzeichnete Werte in einer Zeile unterscheiden sich signifikant von den Vergleichswerten (300 mosmol/l) ($p < 0,05$). Mit dem Symbol ° gekennzeichnete Werte in einer Spalte unterscheiden sich signifikant von der Kontrollgruppe (Heufütterung) ($p < 0,05$); N/n = Anzahl der Tiere/Anzahl der Gewebestücke. [Mittelwerte \pm SEM]

Fütterung	G_{t0} [mS/cm ²]				
	300 mosmol/l	375 mosmol/l	450 mosmol/l	\bar{x} (Zeile)	N/n
Heu	3,68 \pm 0,29	4,72 \pm 0,54	5,33 \pm 0,30	4,61 \pm 0,26	5/8;9;9
600 g Kf/d	2,72 \pm 0,35°	3,45 \pm 0,47	4,19 \pm 0,52	3,45 \pm 0,28°	4/6;8;6
1200 g Kf/d	2,48 \pm 0,19°	2,69 \pm 0,14°	3,25 \pm 0,20°	2,82 \pm 0,12°	4/7;8;8
1800 g Kf/d	3,34 \pm 0,19	3,55 \pm 0,30	4,01 \pm 0,27°	3,64 \pm 0,16°	5/8;10;9
\bar{x} (Spalte)	3,10 \pm 0,15	3,63 \pm 0,23	4,22 \pm 0,20*	3,67 \pm 0,12	18/96

Die Faktoren ‘Fütterungsgruppe’ und ‘Osmolaritätsstufe’ erweisen sich als signifikant, nicht jedoch die Interaktion beider.

Vergleicht man die drei Kraftfuttergruppen (summiert über Osmolaritätsstufen) mit der Gruppe ‘Heu’, so ergibt sich jeweils ein signifikanter Unterschied. Diese Unterschiede finden sich jedoch nicht durchgehend, wenn man jeweils die einzelne Osmolaritätsstufe betrachtet. Nur der Unterschied zwischen ‘Kf 1200 g/d’ und ‘Heu’ findet sich auf allen drei Stufen des osmotischen Druckes; das überrascht nicht, denn der niedrigste G_{t0} -Wert ist, wie Abbildung 6A zeigt, immer in der Gruppe ‘Kf 1200 g/d’ zu finden.

Vergleicht man die Osmolaritätsstufen 2 und 3 (summiert über die Fütterungsgruppen) mit der Kontrollstufe (300 mosmol/l), so ergibt sich nur für Stufe 3 ein signifikanter Unterschied. Betrachtet man die einzelnen Fütterungsgruppen, so fällt auf, dass durchgehend mit steigendem osmotischen Druck die G_{t0} -Mittelwerte numerisch ansteigen. Abbildung 6A veranschaulicht diesen Sachverhalt. Ein signifikanter Unterschied der Werte der Stufen 2 und 3 zu den entsprechenden Kontrollwerten lässt sich jedoch für die einzelnen Fütterungsgruppen nicht sichern.

4.1.4 Zusammenfassung

Bei allen drei Osmolaritätsstufen nimmt die G_t bei Kraftfutterfütterung ab, wobei aber keine gleichmäßige oder lineare Abnahme bei steigendem Kraftfutteranteil zu beobachten ist. Der niedrigste Wert findet sich in jeder der drei Osmolaritätsstufen bei 1200 g Kraftfutter/d.

Eine Erhöhung des osmotischen Druckes führt bei allen Fütterungsgruppen zu einem Anstieg der G_t (s. Verlaufskurven, ΔG_t und G_{t0}). Mit einem zusätzlichen Kraftfutteranteil in der Ration fällt dieser Effekt geringer aus:

Der Abstand der Osmolaritätskurven 2 und 3 zur Kontrollkurve verringert sich mit zunehmendem Kraftfutteranteil. In den Gruppen mit hohem Kraftfutteranteil ('Kf 1200 g/d' und 'Kf 1800 g/d') reagieren die Epithelien offensichtlich nicht mehr mit einer Erhöhung der Leitfähigkeit: bei 375 mosmol/l sind in den Verlaufskurven (bis auf eine Ausnahme) keine signifikanten Unterschiede zur Kontrollbedingung (300 mosmol/l) mehr festzustellen.

Der deutliche Leitfähigkeitsanstieg in den ersten 30 Minuten nach dem Pufferwechsel fällt bei den Kraftfuttergruppen auf den Osmolaritätsstufen 2 und 3 niedriger aus als bei der Kontrollgruppe ('Heu'). Der G_t -Anstieg bei Erhöhung des osmotischen Druckes ist nur bei Heufütterung linear.

Offensichtlich reagieren die Epithelien der mit Kraftfutter gefütterten Schafe weniger stark auf eine Erhöhung des osmotischen Druckes als die von heugefütterten Schafen.

4.2 *Natriumtransport*

4.2.1 Einfluss von Fütterungsart und osmotischem Druck auf den Natriumnetttransport unter Kurzschlussbedingungen

Der Na-Transport wurde als Modell stellvertretend für den Ionentransport am Pansenepithel gewählt. Er sollte auch dazu dienen, Aufschluss über die an den G_t -Veränderungen beteiligten Transportmechanismen zu erlangen. Für eine bessere Vergleichbarkeit werden zunächst die Na-Transportraten, die unter Kurzschlussbedingungen und damit im gleichen Zeitfenster wie G_{t0} ermittelt wurden, dargestellt.

Wie Abbildung 7A zeigt, sinkt der Na-Nettotransport der Tendenz nach bei steigendem osmotischen Druck ab; die Abnahme ist ausgeprägt bei den Gruppen mit hohem Kraftfutteranteil, trotzdem bleibt absolut noch ein höherer Transport übrig als bei

Ergebnisse

Heufütterung. Sie ist bei den Gruppen 'Kf 600 g/d und 'Heu' ab der Stufe '375' schwach rückläufig. Die Rangfolge 'Kf 1800 g/d > Kf 1200 g/d > Kf 600 g/d > Heu' bleibt aber auf allen Stufen des osmotischen Druckes erhalten.

Abbildung 7B zeigt anschaulich, dass der Na-Nettotransport mit steigendem Kraftfutteranteil in der Ration zunimmt. Dieser Anstieg findet sich auf allen drei Osmolaritätsstufen. Er ist am ausgeprägtesten auf der Kontrollstufe (300 mosmol/l). Die exemplarisch eingezeichneten Standardabweichungen weisen jedoch auf eine hohe Streuung hinter den Mittelwerten hin.

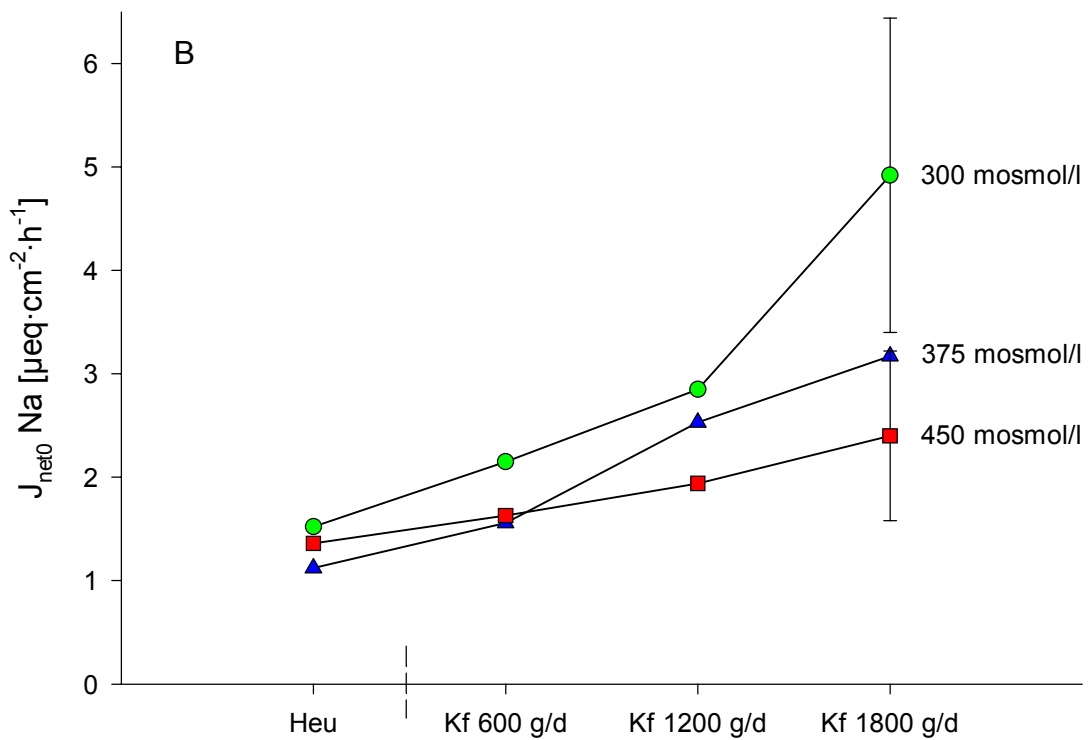
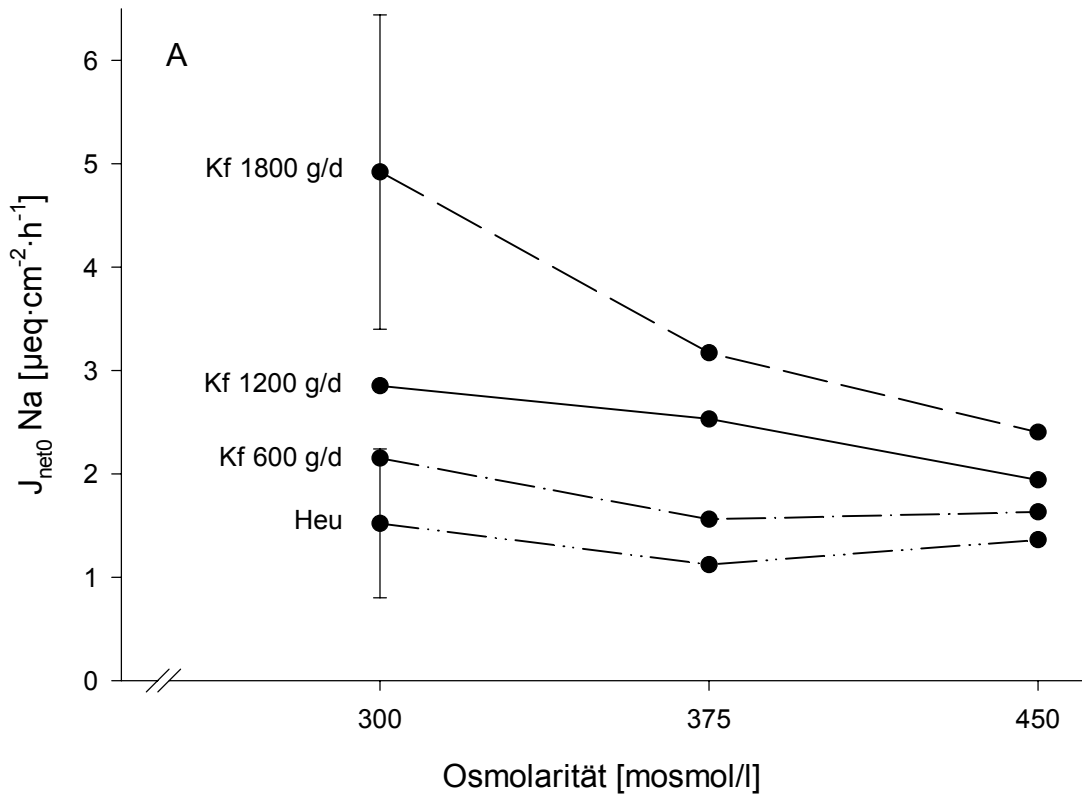


Abbildung 7 A-B: Na-Netttransportraten unter Kurzschlussbedingungen [Mittelwerte, exemplar. \pm 1 s], A) für die vier Fütterungsgruppen aufgetragen gegen die Stufen des osmotischen Druckes, B) für die drei Osmolaritätsstufen aufgetragen gegen die Fütterungsart.

Ergebnisse

In der Tabelle 3 sind die Ergebnisse der statistischen Prüfung der dargestellten Befunde (zweifaktorielle Varianzanalyse: ‘Fütterungsgruppe’, ‘Osmolaritätsstufe’, ‘Interaktion’; s. ‘Material und Methoden’) angeführt.

Tabelle 3: Nettotransport von Natrium ($J_{\text{net0 Na}}$) über das Pansenepithel in Abhängigkeit vom osmotischen Druck und von der Fütterung unter Kurzschlussbedingungen. Mit dem Symbol * gekennzeichnete Werte in einer Zeile unterscheiden sich signifikant von den Vergleichswerten (300 mosmol/l) ($p < 0,05$). Mit dem Symbol ° gekennzeichnete Werte in einer Spalte unterscheiden sich signifikant von der Kontrollgruppe (Heufütterung) ($p < 0,05$). [Mittelwerte \pm SEM]

Fütterung	$J_{\text{net0 Na}}$ [$\mu\text{eq} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$]				
	300 mosmol/l	375 mosmol/l	450 mosmol/l	\bar{x} (Zeile)	N/n
Heu	1,52 \pm 0,25	1,12 \pm 0,15	1,36 \pm 0,12	1,33 \pm 0,10	5/8; 9; 9
600 g Kf/d	2,15 \pm 0,40	1,56 \pm 0,36	1,63 \pm 0,34	1,76 \pm 0,21	4/6; 8; 6
1200 g Kf/d	2,85 \pm 0,31	2,53 \pm 0,18°	1,94 \pm 0,25	2,43 \pm 0,16°	4/7; 8; 8
1800 g Kf/d	4,92 \pm 0,54°	3,17 \pm 0,28°*	2,40 \pm 0,27*	3,43 \pm 0,28°	5/8; 10; 9
\bar{x} (Spalte)	2,91 \pm 0,31	2,13 \pm 0,19	1,85 \pm 0,14*	2,27 \pm 0,13	18/96

Für die Faktoren ‘Fütterungsgruppe’ und ‘Osmolaritätsstufe’ finden sich signifikante Effekte, ebenso – wenn auch schwächer ausgeprägt – für die Interaktion beider.

Vergleicht man die Osmolaritätsstufen 2 und 3 insgesamt (summiert über die Fütterungsgruppen) mit der Kontrollstufe, so findet sich nur für Stufe 3 ein signifikanter Unterschied. Betrachtet man die Fütterungsgruppen einzeln, so lässt sich nur für die Gruppe ‘Kf 1800 g/d’ bei steigendem osmotischen Druck ein Absinken von $J_{\text{net0 Na}}$ sichern, und zwar auf beiden Steigerungsstufen. Ein Blick auf die Abbildung 7A macht diesen Befund verständlich.

Vergleicht man die Fütterungsgruppen insgesamt (summiert über die Stufen des osmotischen Druckes), so zeigt sich, dass die J_{net0} -Werte der Gruppen ‘Kf 1200 g/d’ und ‘Kf 1800 g/d’ signifikant über den Kontrollwerten (‘Heu’) liegen. Wenn man die Osmolaritätsstufen einzeln betrachtet, dann ergeben sich etwas unterschiedliche Bilder. Zwar steigt – wie schon aus Abbildung 7B ersichtlich – auf allen drei Stufen mit steigendem Kraftfutteranteil der Wert für $J_{\text{net0 Na}}$ numerisch an. Der Anstieg wird auf Stufe 1 (300 mosmol/l) jedoch erst bei Gruppe ‘Kf 1800 g/d’ signifikant, auf Stufe 2 ist er bereits bei ‘Kf 1200 g/d’ signifikant und auf Stufe 3 lässt er sich für keine Fütterungsgruppe sichern.

In Abbildung 8 werden die Effekte und Wechselwirkungen der Faktoren ‘Fütterungsart’ und ‘osmotischer Druck’ zusammenfassend dargestellt. Man kann erkennen, dass eine Erhöhung

des osmotischen Druckes je nach Fütterungsart unterschiedliche Auswirkungen auf den Na-Nettotransport hat. So wird z. B. der Nettotransport bei 'Kf 1800 g/d' sehr stark durch den osmotischen Druck gehemmt, bei Heufütterung dagegen viel geringer.

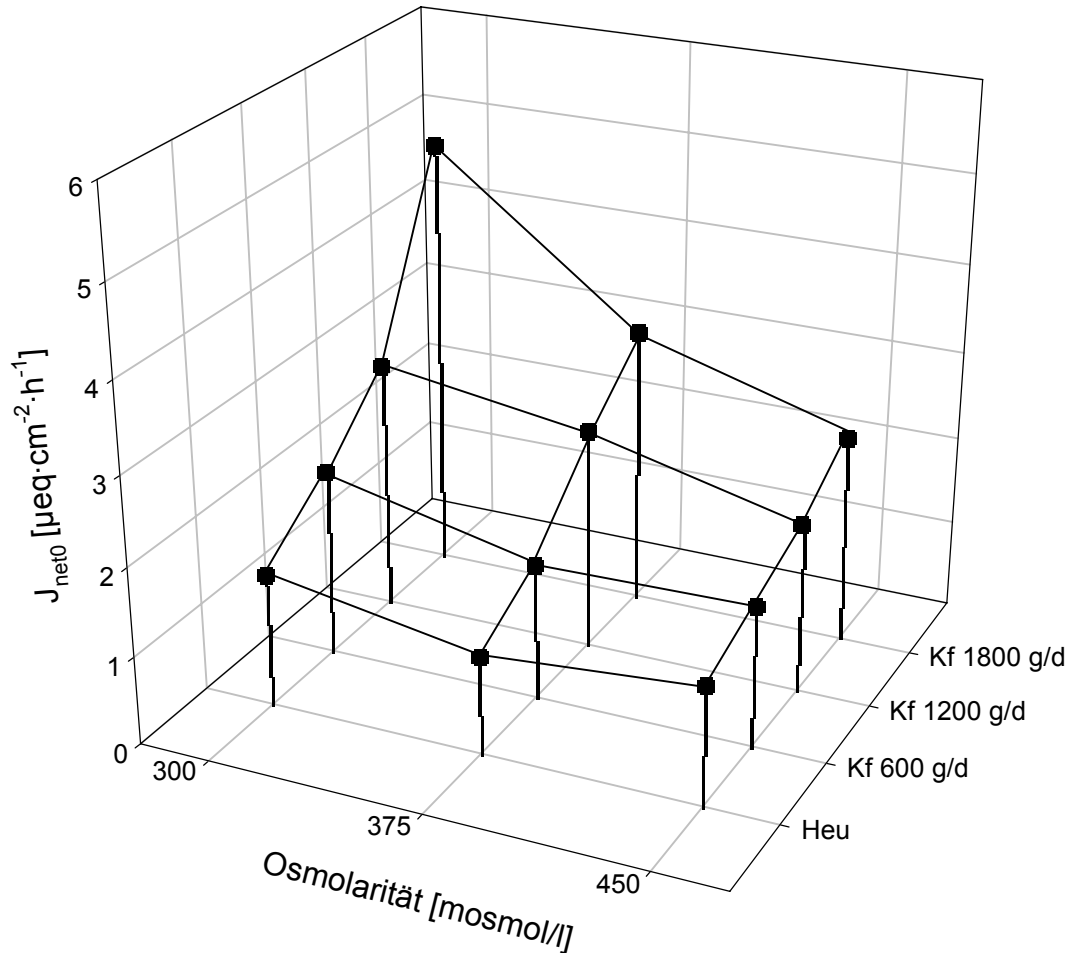


Abbildung 8: Na-Nettotransport unter Kurzschlussbedingungen: zusammenfassende Darstellung. [Mittelwerte]

4.2.2 Vergleich mukosal-serosaler und serosal-mukosaler Natriumtransportraten unter Kurzschlussbedingungen

Um die Ursachen für die Veränderungen des Na-Nettotransportes aufzuklären, werden im Folgenden die Komponenten des Na-Nettotransportes (J_{ms} und J_{sm}) dargestellt. Der Nettotransport errechnet sich aus der Differenz des Transportes von mukosal nach serosal und von serosal nach mukosal, d. h. in die Analyse von J_{net} Na ist bereits die Variation von J_{ms} und J_{sm} eingegangen. Die Einzelbetrachtung basiert also nicht auf gänzlich neuer Information: sie soll ergänzen und erklären, die statistische Prüfung hat daher eher explorierenden Charakter.

4.2.2.1 Einfluss von Fütterung und Osmolarität auf den Natriumtransport von mukosal nach serosal (J_{ms0} Na)

Der Natriumtransport von mukosal nach serosal verhält sich weitgehend analog den Nettotransport-Werten. Auch hier nimmt der Transport mit steigendem Kraftfutteranteil in der Ration zu. Bei 300 und 375 mosmol/l unterscheiden sich die Gruppen ‘Kf 1200 g/d’ und ‘Kf 1800 g/d’ signifikant von den Kontrollwerten heugefütterter Schafe (s. Tabelle 4).

Bei Erhöhung des osmotischen Druckes nimmt J_{ms0} bei Heufütterung und 600 g Kraftfutter/d numerisch, aber statistisch unerheblich, leicht zu. Die zu erwartende Abnahme ist erst bei einem höheren Kraftfutteranteil zu beobachten. In Gruppe ‘Kf 1800 g/d’ zeigt sich zwischen Osmolaritätsstufe 2 und 3 und der Kontrollstufe ein signifikanter Unterschied (s. Tabelle 4). Die entsprechenden Kurven (m → s) in Abbildung 9 und Abbildung 10 veranschaulichen diesen Befund.

Tabelle 4: Na-Transport von mukosal nach serosal (J_{ms0}) in Abhängigkeit von der Osmolarität und der Fütterungsgruppe unter Kurzschlussbedingungen. Mit dem Symbol * gekennzeichnete Werte in einer Zeile unterscheiden sich signifikant von den Vergleichswerten (300 mosmol/l) ($p < 0,05$). Mit dem Symbol ° gekennzeichnete Werte in einer Spalte unterscheiden sich signifikant von der Kontrollgruppe (Heufütterung) ($p < 0,05$). [Mittelwerte \pm SEM]

Fütterung	J_{ms0} Na [$\mu\text{eq} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$]			
	300 mosmol/l	375 mosmol/l	450 mosmol/l	N/n
Heu	2,76 \pm 0,30	2,82 \pm 0,20	3,21 \pm 0,19	5/8; 9; 9
600 g Kraftfutter/d	3,43 \pm 0,26	3,44 \pm 0,31	3,53 \pm 0,39	4/6; 8; 6
1200 g Kraftfutter/d	4,27 \pm 0,41°	4,05 \pm 0,17°	3,40 \pm 0,26	4/7; 8; 8
1800 g Kraftfutter/d	6,67 \pm 0,48°	4,84 \pm 0,29°*	4,26 \pm 0,31*	5/8; 10; 9

4.2.2.2 Einfluss von Fütterung und Osmolarität auf den Natriumtransport von serosal nach mukosal (J_{sm0} Na)

Anders als in der Gegenrichtung nimmt der Transport von serosal nach mukosal nur bei 300 mosmol/l, und zwar geringfügig, in Abhängigkeit vom Kraftfutteranteil zu (s. Tabelle 5 und Abbildung 9). Die unteren Kurven in Abbildung 10 zeigen bei steigendem Kraftfutteranteil nur wenig Bewegung.

Eine Erhöhung des osmotischen Druckes hat auf beiden Steigerungsstufen bei Heufütterung und 600 g Kraftfutter/d einen Anstieg des Transportes zur Folge. Nur in der Bedingung Heufütterung ist dieser Anstieg bei 375 und 450 mosmol/l signifikant (s. Tabelle 5). Da dieser Transport vorwiegend parazellulär verläuft, weist das auf eine Zunahme der parazellulären

Permeabilität hin. In Gruppe ‘Kf 1200 g/d’ und ‘Kf 1800 g/d’ zeigen sich dagegen keine Unterschiede. Die parazelluläre Permeabilität verändert sich anscheinend in den Gruppen mit hohem Krafftfutteranteil unter dem Einfluss eines erhöhten osmotischen Druckes nicht mehr.

Tabelle 5: Na-Transport von serosal nach mukosal (J_{sm0}) in Abhängigkeit von der Osmolarität und der Fütterungsgruppe unter Kurzschlussbedingungen. Mit dem Symbol * gekennzeichnete Werte in einer Zeile unterscheiden sich signifikant von den Vergleichswerten (300 mosmol/l) ($p < 0,05$). Mit dem Symbol ° gekennzeichnete Werte in einer Spalte unterscheiden sich signifikant von der Kontrollgruppe (Heufütterung) ($p < 0,05$). [Mittelwerte \pm SEM]

Fütterung	J_{sm0} Na [$\mu\text{eq} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$]			
	300 mosmol/l	375 mosmol/l	450 mosmol/l	N/n
Heu	1,24 \pm 0,10	1,71 \pm 0,20*	1,85 \pm 0,18*	5/8; 9; 9
600 g Krafftfutter/d	1,28 \pm 0,16	1,87 \pm 0,24	1,90 \pm 0,11	4/6; 8; 6
1200 g Krafftfutter/d	1,42 \pm 0,16	1,52 \pm 0,09	1,46 \pm 0,09	4/7; 8; 8
1800 g Krafftfutter/d	1,75 \pm 0,14°	1,67 \pm 0,13	1,87 \pm 0,12	5/8; 10; 9

4.2.2.3 Gegenüberstellung mukosal-serosaler und serosal-mukosaler Natriumtransportraten unter Kurzschlussbedingungen

Beim Vergleich von J_{ms0} Na und J_{sm0} Na in Abbildung 9 und Abbildung 10 fällt auf, dass ihre Werte im Koordinatenraum in voneinander getrennten Bereichen zu finden sind. J_{ms0} liegt dabei in allen Fütterungsgruppen und auf allen Osmolaritätsstufen über J_{sm0} , die entsprechenden Kurven zeigen deutlichere Bewegungen und beanspruchen einen größeren Variationsraum. In Abbildung 10 sind bei ‘Heu’ und ‘Kf 600 g/d’ die Werte für J_{ms0} fast deckungsgleich, während bei ‘Kf 1200 und 1800 g/d’ Unterschiede zwischen den Osmolaritätskurven zu beobachten sind; dieses verhält sich bei J_{sm0} genau umgekehrt. Abbildung 9 zeigt für J_{ms} anschaulich einen durchgehenden Unterschied: In der Gruppe ‘Heu’ sind die J_{ms0} -Werte am niedrigsten, in der Gruppe ‘Kf 1800 g/d’ am höchsten.

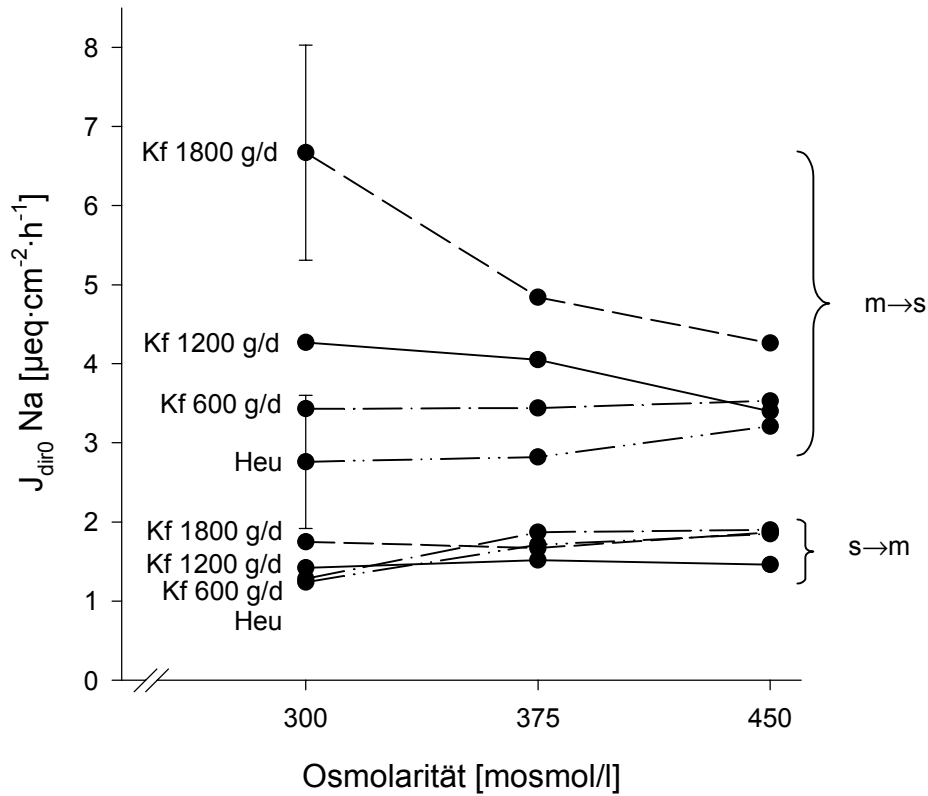


Abbildung 9: Na-Transportraten (mukosal→serosal, serosal→mukosal) der vier Fütterungsgruppen aufgetragen gegen die Osmolaritätsstufen unter Kurzschlussbedingungen. [Mittelwerte, exemplar. ± 1 s]

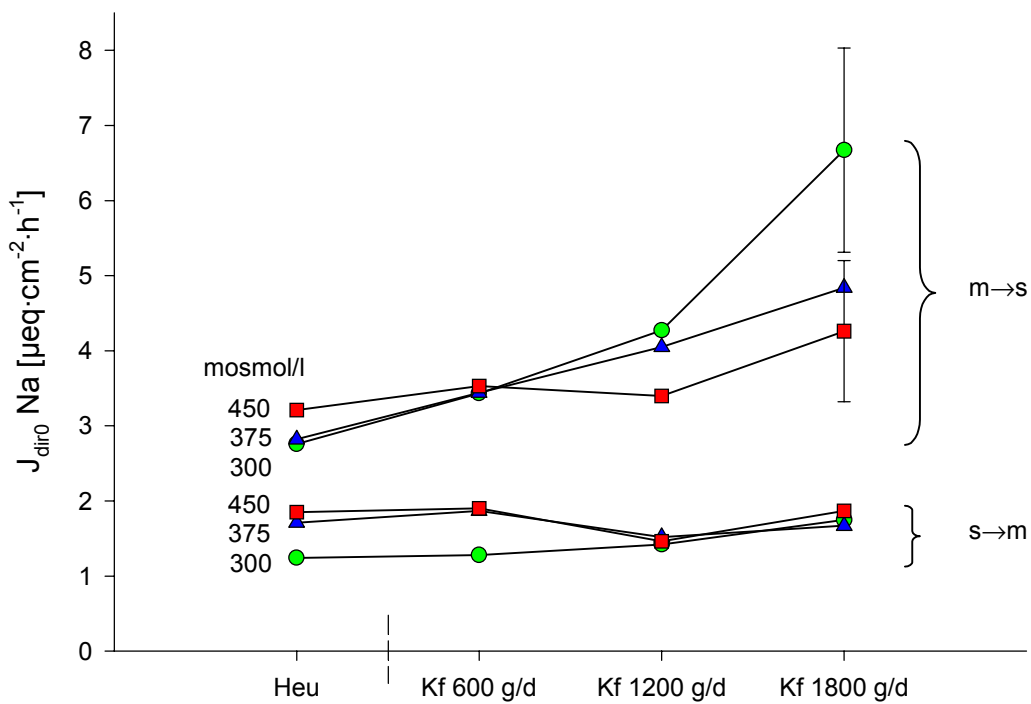


Abbildung 10: Na-Transportraten (mukosal→serosal, serosal→mukosal) der drei Osmolaritätsstufen aufgetragen gegen die Fütterungsart unter Kurzschlussbedingungen. [Mittelwerte, exemplar. ± 1 s]

4.2.3 Natriumnetttransport bei Variation der Potenzialdifferenz

Um Zusammenhänge analysieren zu können, wurden bisher die G_T -Werte und die Natriumtransportraten (J_{net} , J_{ms} , J_{sm}) unter Kurzschlussbedingungen dargestellt. Im Folgenden wird der Na-Transport unter zwei anderen ‘Klemmungen’ (+25, -25 mV) betrachtet. Diese ‘Klemmungen’ wurden zum einen durchgeführt, um nach dem Modell von Frizzell und Schultz (1972) para- und transzelluläre Transportraten zu differenzieren zu können, zum anderen entspricht eine PD von +25 mV etwa den In-vivo-Verhältnissen.

Durch ‘Klemmung’ in die eine oder andere Richtung verändern sich die elektrischen Gradienten und damit auch der passive, diffusible Anteil des Ionentransportes.

In den folgenden Tabellen werden die Na-Nettotransportraten unter den verschiedenen ‘geklemmten’ Potenzialen (bei -25, 0, +25 mV) in den vier Fütterungsgruppen dargestellt, und zwar separat für jede der drei Osmolaritätsstufen. Die Kraftfuttergruppen werden jeweils mit der Heufütterung (Kontrolle) verglichen.

Tabelle 6: Vergleich der Na-Nettotransportraten bei 300 mosmol/l, ‘Voltage clamp’ -25, 0, +25 mV. Mit dem Symbol ° gekennzeichnete Werte in einer Spalte unterscheiden sich signifikant von der Kontrollgruppe (Heufütterung) ($p < 0,05$). [Mittelwerte \pm SEM]

Fütterung	J_{net} Na [$\mu\text{eq} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$] bei -25 mV	J_{net} Na [$\mu\text{eq} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$] bei 0 mV	J_{net} Na [$\mu\text{eq} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$] bei +25 mV	N/n
Heu	2,63 \pm 0,26	1,52 \pm 0,25	0,72 \pm 0,41	5/8
600 g Kraftfutter/d	3,44 \pm 0,33	2,15 \pm 0,40	1,58 \pm 0,45	4/6
1200 g Kraftfutter/d	3,58 \pm 0,41	2,85 \pm 0,31	1,71 \pm 0,21	4/7
1800 g Kraftfutter/d	5,73 \pm 0,42°	4,92 \pm 0,54°	3,25 \pm 0,39°	5/8

Zunächst werden die Transportraten bei einer mukosalen Osmolarität von 300 mosmol/l betrachtet (Tabelle 6). Beim numerischen Vergleich der Nettotransportraten unter den verschiedenen Potenzialdifferenzen fällt auf, dass sie in jeder Fütterungsgruppe in der Abfolge -25 > 0 > +25 mV sinken. Dies gilt auch für die Osmolaritätsstufen 2 und 3 (s. Tabelle 7 und Tabelle 8).

Mit steigender Kraftfuttermenge nimmt der Nettotransport unter allen ‘Klemmungen’ zu. Der Nettotransport bei einer PD von -25 mV, 0 mV und +25 mV liegt in der Fütterungsgruppe ‘Kf 1800 g/d’ signifikant über der Kontrolle (Heufütterung).

Ergebnisse

Tabelle 7: Vergleich der Na-Nettotransportraten bei 375 mosmol/l, 'Voltage clamp' -25, 0, +25 mV. Mit dem Symbol ° gekennzeichnete Werte in einer Spalte unterscheiden sich signifikant von der Kontrollgruppe (Heufütterung) (p < 0,05). [Mittelwerte ± SEM]

Fütterung	$J_{\text{net Na}}$ [$\mu\text{eq} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$] bei -25 mV	$J_{\text{net Na}}$ [$\mu\text{eq} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$] bei 0 mV	$J_{\text{net Na}}$ [$\mu\text{eq} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$] bei +25 mV	N/n
Heu	2,81 ± 0,22	1,12 ± 0,15	-0,02 ± 0,33	5/9
600 g Kraftfutter/d	3,01 ± 0,37	1,56 ± 0,36	0,65 ± 0,28	4/8
1200 g Kraftfutter/d	3,35 ± 0,26	2,53 ± 0,18°	1,69 ± 0,25°	4/8
1800 g Kraftfutter/d	4,49 ± 0,35°	3,17 ± 0,28°	2,28 ± 0,38°	5/10

In Tabelle 7 wird der Transport bei 375 mosmol/l analysiert. In der Gruppe 'Heu' nimmt der Nettotransport bei +25 mV ein negatives Vorzeichen an, - das bedeutet, dass es sich bei diesem Wert um eine **Nettosekretion** handelt.

Auch hier nehmen die Transportraten mit steigenden Kraftfuttergaben zu. Bei 'Klemmung' auf -25 mV ist der Nettotransport in der Gruppe '1800 g Kraftfutter/d' signifikant erhöht im Vergleich zur Kontrolle. Bei 0 mV und +25 mV unterscheidet er sich sowohl in Gruppe '1200 g Kraftfutter/d' als auch in Gruppe '1800 g Kraftfutter/d' signifikant von den Kontrollwerten. Die Nettosekretion bei +25 mV kehrt sich mit steigendem Kraftfutteranteil in der Ration in eine Nettoabsorption um.

Tabelle 8: Vergleich der Na-Nettotransportraten bei 450 mosmol/l, 'Voltage clamp' -25, 0, +25 mV. Mit dem Symbol ° gekennzeichnete Werte in einer Spalte unterscheiden sich signifikant von der Kontrollgruppe (Heufütterung) (p < 0,05). [Mittelwerte ± SEM]

Fütterung	$J_{\text{net Na}}$ [$\mu\text{eq} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$] bei -25 mV	$J_{\text{net Na}}$ [$\mu\text{eq} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$] bei 0 mV	$J_{\text{net Na}}$ [$\mu\text{eq} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$] bei +25 mV	N/n
Heu	3,49 ± 0,29	1,36 ± 0,12	-0,48 ± 0,22	5/9
600 g Kraftfutter/d	3,77 ± 0,59	1,63 ± 0,34	0,17 ± 0,43	4/6
1200 g Kraftfutter/d	3,21 ± 0,23	1,94 ± 0,25	0,71 ± 0,08°	4/8
1800 g Kraftfutter/d	4,40 ± 0,46	2,40 ± 0,27	0,74 ± 0,25°	5/9

Bei einer Osmolarität von 450 mosmol/l (Tabelle 8) liegt $J_{\text{net Na}}$ bei einer PD von +25 mV in den Gruppen '1200 g' und '1800 g Kraftfutter/d' signifikant über der Kontrolle. Die Na-Nettosekretion kehrt sich mit steigendem Kraftfutteranteil in der Ration wiederum in eine Nettoabsorption um.

Ergebnisse

Betrachtet man die Abbildung 11 und Abbildung 12, so zeigt sich, dass die Kurvenverläufe in einigen Merkmalen denen von $J_{\text{net}0}$ entsprechen (s. Abbildung 7); allerdings liegen die Werte bei -25 mV in einem höheren, bei $+25$ mV in einem tieferen Bereich (< 0 bedeutet Sekretion) als bei 0 mV. Bei $J_{\text{net}-25}$ kommt es bei 450 mosmol/ zu einer Überschneidung der Kurven 'Heu' und 'Kf 600 g/d' mit 'Kf 1200 g/d'. Bei $J_{\text{net}+25}$ bleibt die Rangfolge 'Heu $<$ Kf 600 g/d $<$ Kf 1200 g/d $<$ Kf 1800 g/d' (s. Abbildung 11B) sowie die Abfolge 'Osmolaritätsstufe 300 $>$ Stufe 375 $>$ Stufe 450' jeweils durchgehend erhalten (s. Abbildung 12B).

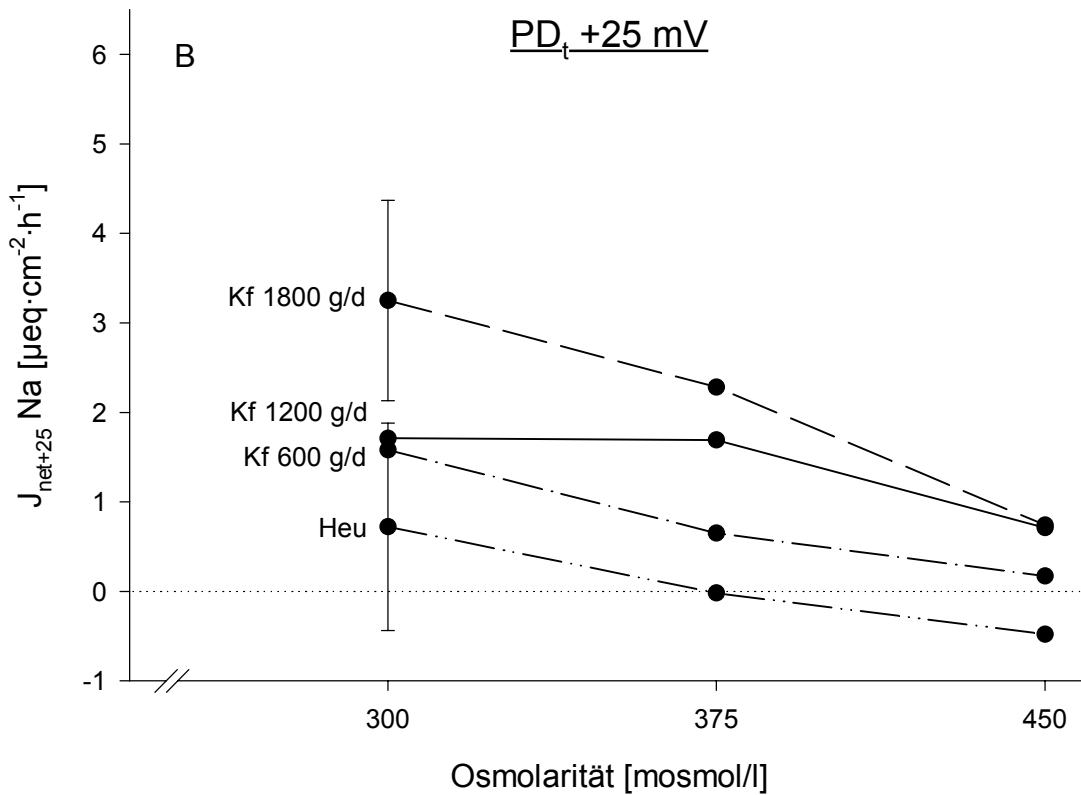
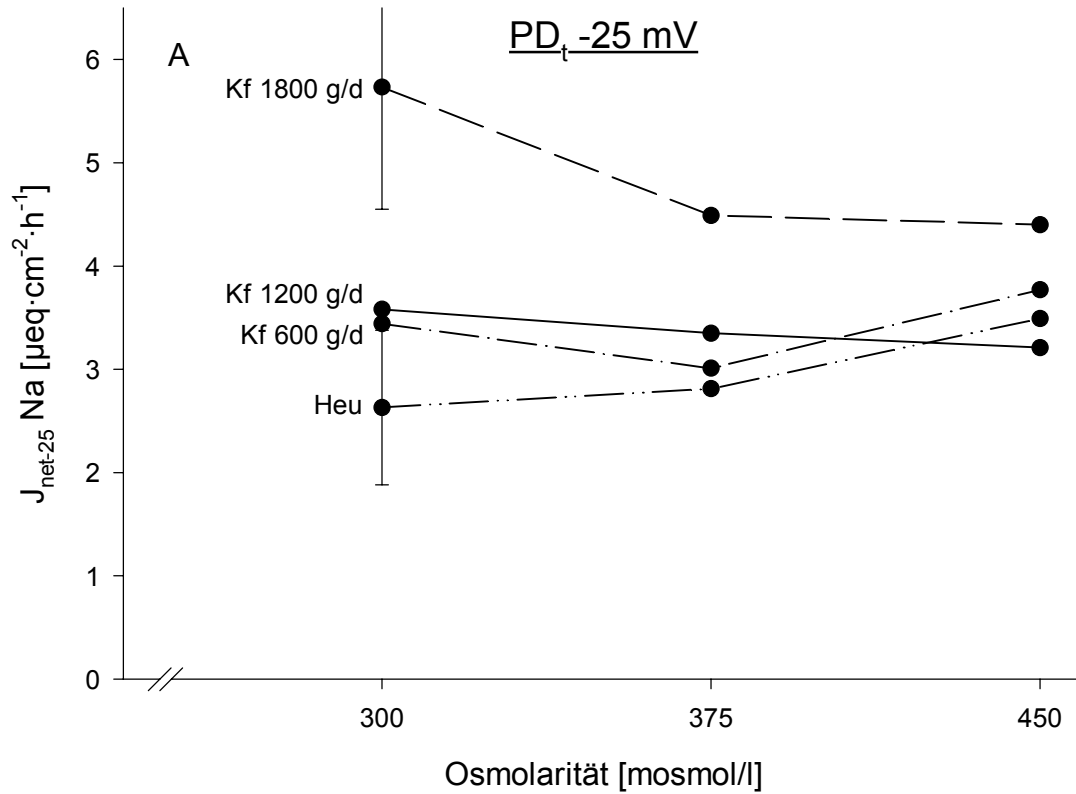


Abbildung 11 A-B: Na-Nettotransportraten unter 'Voltage-clamp-Bedingungen': A) -25 mV , B) $+25 \text{ mV}$, für die vier Fütterungsgruppen aufgetragen gegen die Stufen des osmotischen Druckes. [Mittelwerte, exemplar. $\pm 1 \text{ s}$]

Ergebnisse

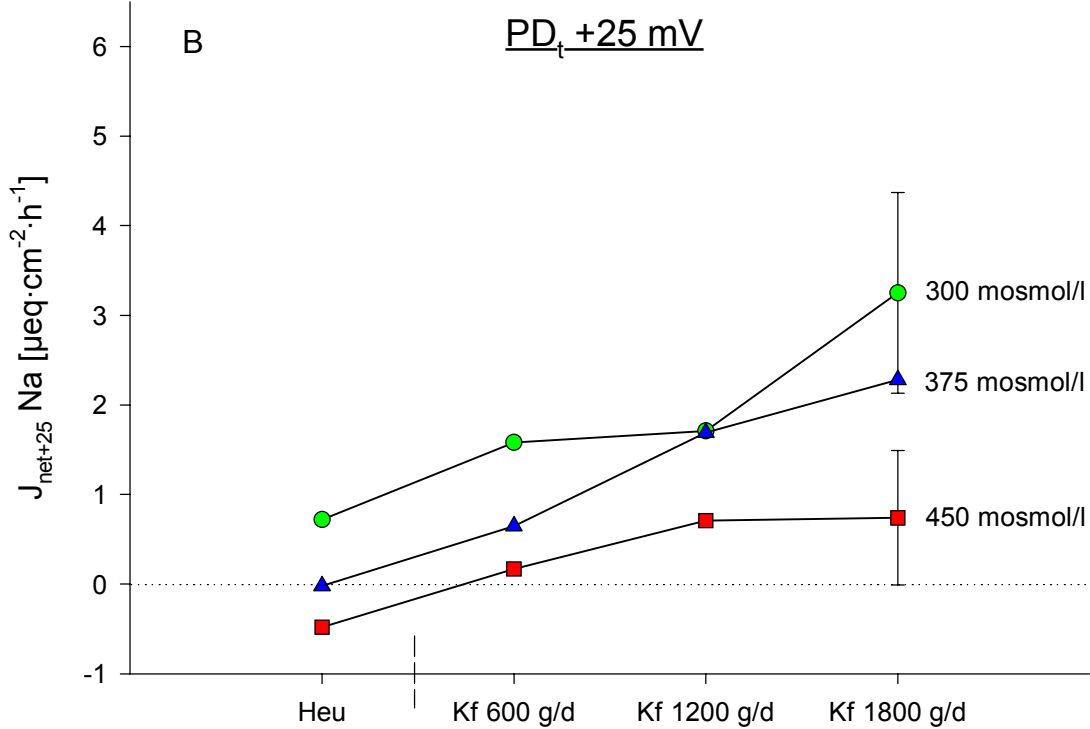
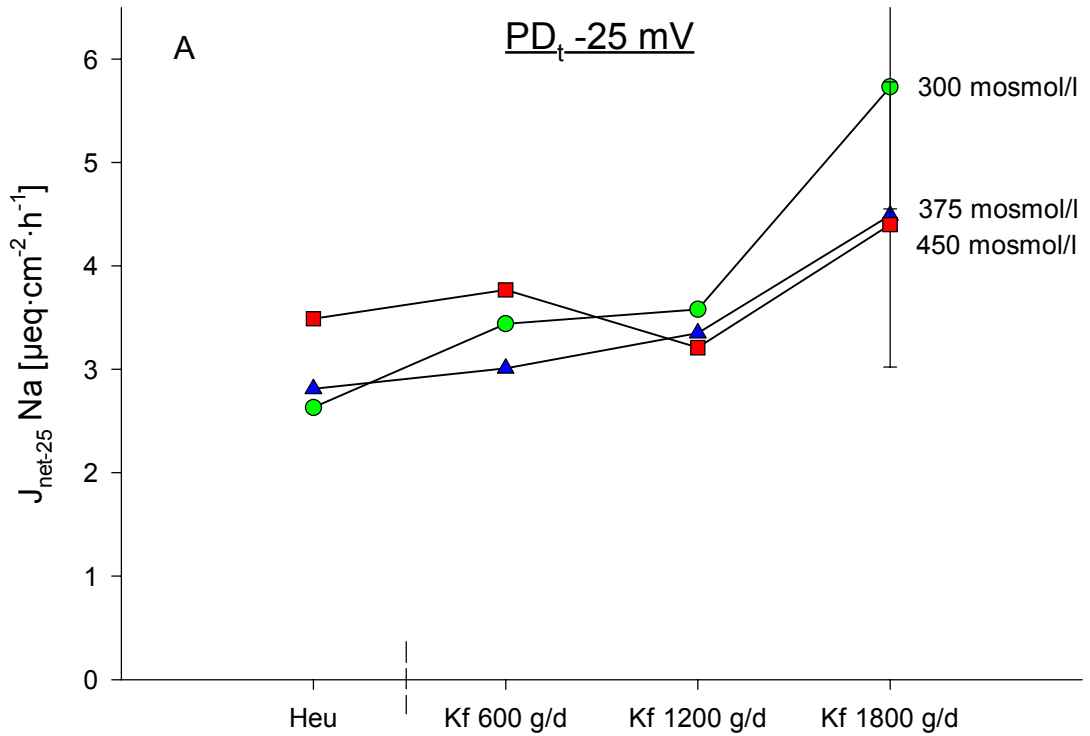


Abbildung 12 A-B: Na-Nettotransportraten unter 'Voltage-clamp-Bedingungen': A) -25 mV , B) $+25 \text{ mV}$, für die drei Osmolaritätsstufen aufgetragen gegen die Fütterungsart. [Mittelwerte, exemplar. $\pm 1 \text{ s}$]

Zusammenfassend lässt sich festhalten: die Nettotransportraten sinken in allen Fütterungsgruppen in der PD-Folge ‘ $-25 > 0 > +25$ mV’ ab. Der Na-Nettotransport nimmt in allen ‘Klemmungen’ mit steigender Kraftfuttermenge zu und die Na-Nettosekretion, die unter ‘PD +25 mV’ bei Heufütterung bei den Osmolaritäten ‘375’ und ‘450’ auftritt, kehrt sich mit erhöhter Kraftfüttergabe in eine Nettoabsorption um.

4.2.4 Mukosal-serosaler und serosal-mukosaler Natriumtransport bei Variation der Potenzialdifferenz

Es werden nun die J_{ms} und J_{sm} Na bei einer PD von +25 und -25 mV (‘Voltage clamp’) dargestellt. Diese Betrachtung bleibt auf deskriptivem Niveau. Durch die Veränderung der elektrischen Gradienten wird bei ‘Klemmung’ auf -25 mV (Blutseite negativ) der passive, diffusible Anteil von J_{ms} Na erhöht, gleichzeitig der von J_{sm} Na erniedrigt. Bei ‘Klemmung’ auf +25 mV ist es umgekehrt: jetzt fällt J_{ms} ab und J_{sm} steigt an.

In Abbildung 13 sind die Werte für den Natriumtransport der Fütterungsgruppen ‘Heu’ und ‘Kraftfutter 1800 g/d’ gegen die Osmolaritätsstufen aufgetragen. Die Darstellung beschränkt sich auf die beiden ‘Extremgruppen’, da die Kurven, vor allem des sm-Transportes, zu dicht beieinander liegen. Bei der Heufütterung findet sich unter PD +25 mV eine Überkreuzung der Kurven für J_{ms} und J_{sm} . Außerdem zeigt sich deutlich, dass J_{ms} in den Gruppen ‘Heu’ und ‘Kraftfutter 1800 g/d’ bei einer Erhöhung des osmotischen Druckes unterschiedlich, zumeist gegenläufig, reagiert. - J_{ms} nimmt in der Gruppe ‘Kf 1800 g/d’ bei ‘PD +25 mV’ im Gegensatz zu ‘PD -25 mV’ und ‘PD 0 mV’ linear ab.

Betrachtet man die Osmolaritätskurven aufgetragen gegen die Fütterungsgruppen (Abbildung 14), so fällt auf, dass sich bei +25 mV, anders als bei -25 mV und 0 mV, die Bereiche für J_{ms} und J_{sm} überschneiden. J_{sm} nimmt bei +25 mV einen größeren Variationsbereich ein; bei ‘Heu’ und ‘Kf 600 g/d’ weichen die Werte der einzelnen Osmolaritätsstufen weiter auseinander als bei ‘PD -25 mV’, so dass bei Heufütterung die Kurve der Osmolaritätsstufe 3 (450 mosmol/l) sich mit der entsprechenden Kurve für J_{ms} überkreuzt, was auf eine Sekretion hindeutet.

Bei -25 mV weichen die Daten für J_{ms} weiter auseinander; auffällig ist dabei, dass die Kurve der Stufe ‘450’ über der für Stufe ‘300’ liegt.

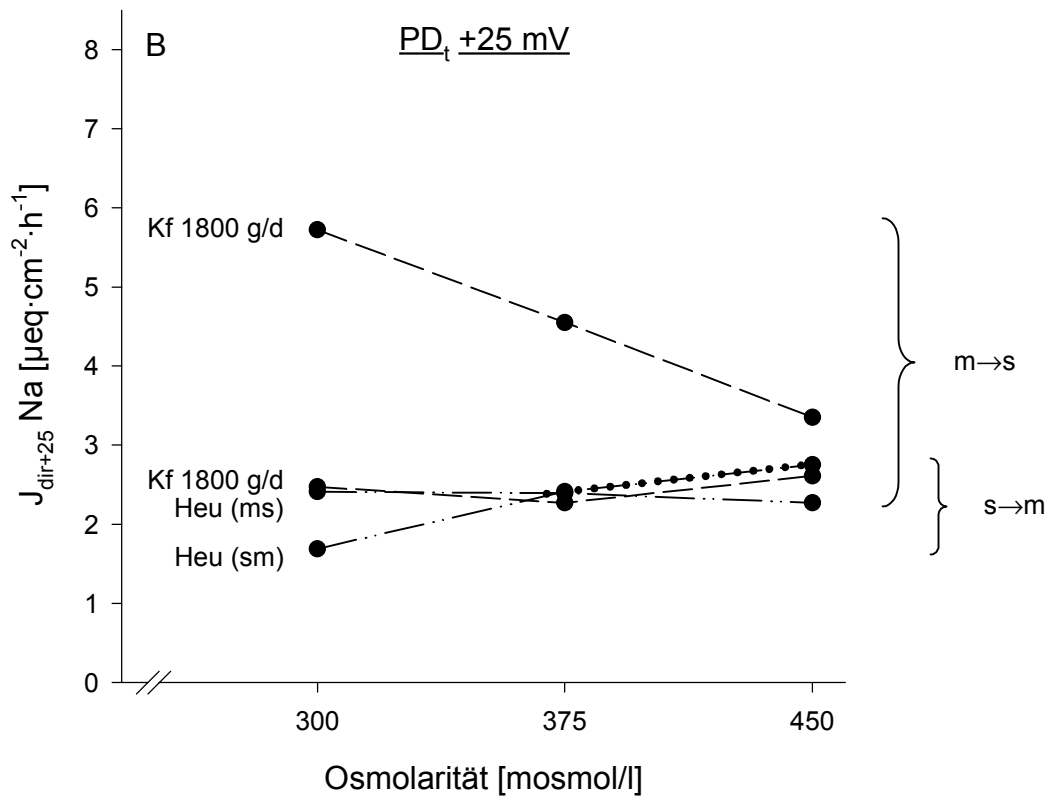
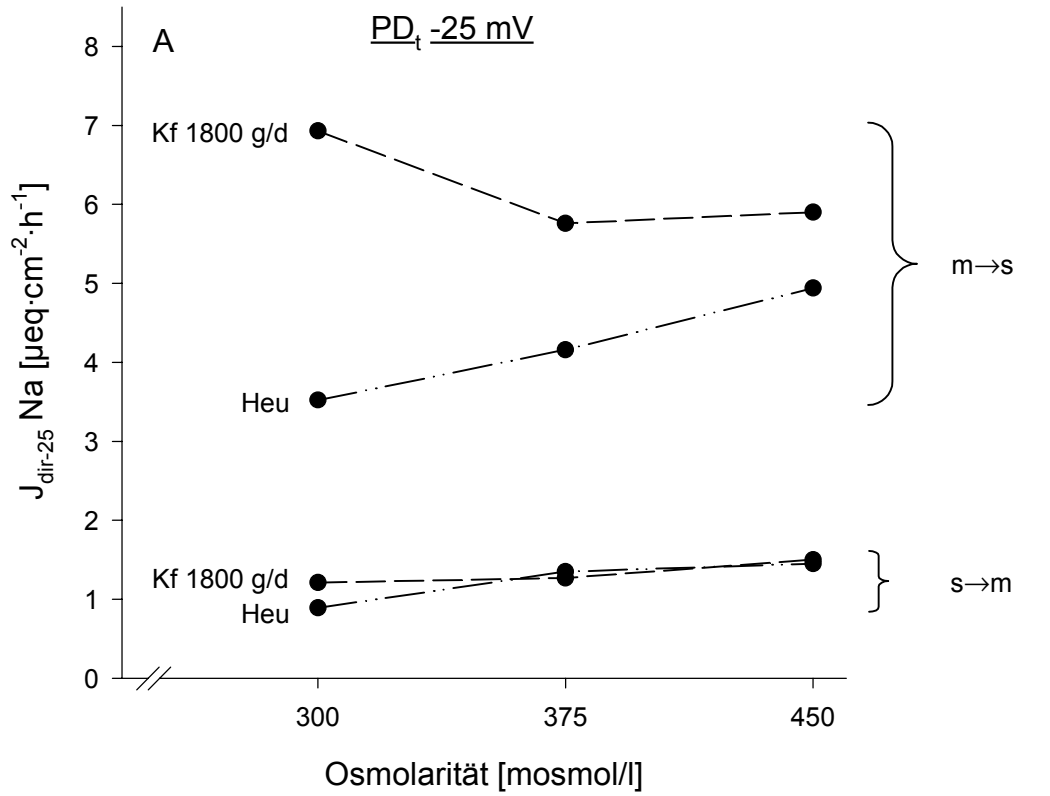


Abbildung 13 A-B: Na-Transportraten (mukosal→serosal, serosal→mukosal) bei den Potenzialdifferenzen A) -25 mV und B) $+25 \text{ mV}$, für die Fütterungsgruppen 'Heu' und 'Kf 1800 g/d' aufgetragen gegen die Stufen des osmotischen Druckes. [Mittelwerte]

Ergebnisse

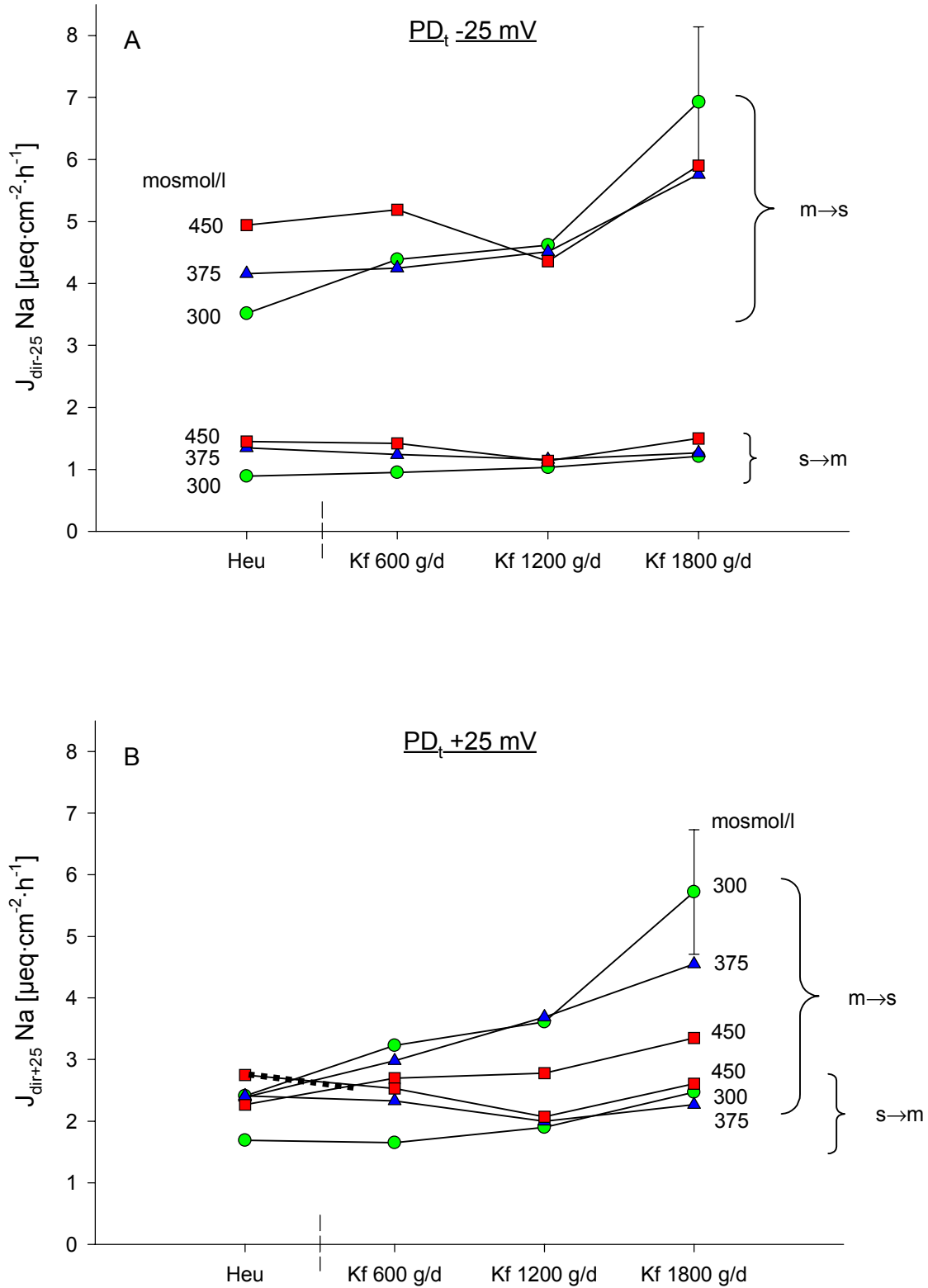


Abbildung 14 A-B: Na-Transportraten (mukosal→serosal, serosal→mukosal) bei den Potenzialdifferenzen A) -25 mV und B) $+25 \text{ mV}$ für die drei Osmolaritätsstufen aufgetragen gegen die Fütterungsart. [Mittelwerte, exemplar. $\pm 1 \text{ s}$]

4.2.5 Bestimmung der transzellulären und parazellulären Fluxanteile

Um herauszufinden, welche Transportmechanismen durch Fütterung und osmotischen Druck beeinflusst werden, bzw. zur genaueren Differenzierung zwischen transzellulären und parazellulären Fluxanteilen wurden die Fluxraten von Natrium unter verschiedenen transepithelialen Potenzialdifferenzen bestimmt. Hierfür wurden die Epithelien der drei Osmolaritätsstufen (300, 375, 450 mosmol/l) in unterschiedlicher Reihenfolge hintereinander für jeweils 1,5 h auf -25 , 0 und $+25$ mV geklemmt. Diesen ‘Klemmversuchen’ liegt ein von Frizzell und Schultz (1972) entwickeltes Modell zugrunde (siehe ‘Material und Methoden’), mittels dessen die potenzialabhängige und die potenzialunabhängige Komponente eines Fluxes bestimmt werden können. Die PD_t -unabhängige Komponente ist erwartungsgemäß transzellulär, weil sie einen elektroneutralen Transportmechanismus benötigt, wohingegen die PD_t -abhängige Komponente sowohl transzellulär als auch parazellulär sein kann (elektrogener Transport).

Bei den errechneten Regressionsgleichungen spiegelt die Steigung (J_α) der Geraden den potenzialabhängigen und der Ordinatenabschnitt (J_β) den potenzialunabhängigen Fluxanteil wider. Für jedes Tier wurde eine Regressionsgleichung berechnet; war, wie geplant ein doppelter Präparatesatz vorhanden, wurde die Regressionsgerade durch 6 Datenpunkte (J_{ms}/ξ , bzw. J_{sm}/ξ), andernfalls durch 3 Datenpunkte gelegt.

Zunächst wurden die Berechnungen für den Transport von mukosal nach serosal, J_{ms} , durchgeführt (s. Tabelle 9 und Tabelle 10).

Der Einfluss der Fütterungsart

Der potenzialabhängige Fluxanteil (repräsentiert durch J_α , s. Tabelle 9) war bei ‘Kf 1200 g/d’ auf allen Osmolaritätsstufen am niedrigsten; bei der statistischen Analyse konnte aber kein signifikanter Effekt der Fütterungsgruppe gesichert werden.

Der potenzialunabhängige Fluxanteil (repräsentiert durch J_β , s. Tabelle 10) liegt in den Gruppen mit hohem Kraftfutteranteil (für ‘Kf 1800 g/d’ auf allen drei Osmolaritätsstufen und für ‘Kf 1200 g/d’ bei 375 und 450 mosmol/l) signifikant höher als in der Kontrollgruppe (Heufütterung).

Der Einfluss des osmotischen Druckes

Der potenzialabhängige Natriumtransport nimmt bei einer Osmolaritätserhöhung zu. In den Gruppen 'Heu', 'Kf 600 g/d' und 'Kf 1800 g/d' liegt J_{α} bei 450 mosmol/l signifikant über den Vergleichswerten (300 mosmol/l).

Der potenzialunabhängige Natriumtransport nimmt bei einer Erhöhung der Osmolarität ab. Er wird in den Gruppen 'Kf 600 g/d', 'Kf 1200 g/d' und 'Kf 1800 g/d' durch die Osmolarität beeinflusst. In den Gruppen 'Kf 600 g/d' und 'Kf 1800 g/d' ist J_{β} bei 450 mosmol/l im Vergleich zu 300 mosmol/l signifikant vermindert.

Tabelle 9: Für J_{ms} : Steigung (J_{α}) der nach Frizzell und Schultz (1972) berechneten Regressionsgleichungen in Abhängigkeit von der Fütterungsart und dem osmotischen Druck. Mit dem Symbol * gekennzeichnete Werte in einer Zeile unterscheiden sich signifikant von den Vergleichswerten (300 mosmol/l) ($p < 0,05$). Mit dem Symbol ° gekennzeichnete Werte in einer Spalte unterscheiden sich signifikant von der Kontrollgruppe (Heufütterung) ($p < 0,05$). [Mittelwerte \pm SEM]

Fütterung	J_{α} (m→s)			
	300 mosmol/l	375 mosmol/l	450 mosmol/l	N
Heu	1,26 \pm 0,28	1,92 \pm 0,38	2,77 \pm 0,37*	5
600 g Krafftutter/d	1,32 \pm 0,07	1,38 \pm 0,22	2,65 \pm 0,41*	4
1200 g Krafftutter/d	0,94 \pm 0,33	0,88 \pm 0,27	1,70 \pm 0,37	4
1800 g Krafftutter/d	1,29 \pm 0,22	1,32 \pm 0,41	2,87 \pm 0,36*	5

Tabelle 10: Für J_{ms} : Ordinatenabschnitt (J_{β}) der nach Frizzell und Schultz (1972) berechneten Regressionsgleichungen in Abhängigkeit von der Fütterungsart und dem osmotischen Druck. Mit dem Symbol * gekennzeichnete Werte in einer Zeile unterscheiden sich signifikant von den Vergleichswerten (300 mosmol/l) ($p < 0,05$). Mit dem Symbol ° gekennzeichnete Werte in einer Spalte unterscheiden sich signifikant von der Kontrollgruppe (Heufütterung) ($p < 0,05$). [Mittelwerte \pm SEM]

Fütterung	J_{β} (m→s)			
	300 mosmol/l	375 mosmol/l	450 mosmol/l	N
Heu	1,69 \pm 0,63	1,08 \pm 0,45	0,56 \pm 0,29	5
600 g Krafftutter/d	2,27 \pm 0,43	2,11 \pm 0,30	0,82 \pm 0,36*	4
1200 g Krafftutter/d	3,19 \pm 0,38	3,16 \pm 0,27°	1,73 \pm 0,26°	4
1800 g Krafftutter/d	4,87 \pm 0,54°	3,66 \pm 0,52°	1,62 \pm 0,27°*	5

Der gleiche Analyseansatz wurde für den Transport von serosal nach mukosal (J_{sm}) durchgeführt, der wahrscheinlich überwiegend passiv und parazellulär erfolgt (s. Tabelle 11 und Tabelle 12).

Der Einfluss der Fütterungsart

Der Faktor ‘Fütterungsgruppe’ übt bei der statistischen Analyse auf die Variablen J_{α} und J_{β} keinen Effekt aus.

Der Einfluss des osmotischen Druckes

Die Erhöhung der Osmolarität verursachte nur in der Gruppe ‘Heu’ und ‘Kf 600 g/d’ eine Zunahme von J_{α} , die jedoch nur in letzterer Gruppe bei 375 mosmol/l signifikant war.

J_{β} wird von der Osmolarität nicht beeinflusst.

Nach Verfütterung der hohen Kraftfuttergaben (1200 g/d und 1800 g/d) änderten sich für J_{sm} weder die Steigung (J_{α}) noch der Ordinatenabschnitt (J_{β}), d. h. die Erhöhung des osmotischen Druckes veränderte in diesen Fütterungsgruppen weder die parazelluläre und passive Permeabilität, noch den geringen transzellulären Fluxanteil.

Tabelle 11: Für J_{sm} : Steigung (J_{α}) der nach Frizzell und Schultz (1972) berechneten Regressionsgleichungen in Abhängigkeit von der Fütterungsart und dem osmotischen Druck. Mit dem Symbol * gekennzeichnete Werte in einer Zeile unterscheiden sich signifikant von den Vergleichswerten (300 mosmol/l) ($p < 0,05$). Mit dem Symbol ° gekennzeichnete Werte in einer Spalte unterscheiden sich signifikant von der Kontrollgruppe (Heufütterung) ($p < 0,05$). [Mittelwerte \pm SEM]

Fütterung	J_{α} (s→m)			
	300 mosmol/l	375 mosmol/l	450 mosmol/l	N
Heu	0,92 \pm 0,19	1,09 \pm 0,19	1,46 \pm 0,32	5
600 g Kraftfutter/d	0,74 \pm 0,13	1,15 \pm 0,16*	1,14 \pm 0,16	4
1200 g Kraftfutter/d	0,88 \pm 0,13	0,90 \pm 0,06	1,00 \pm 0,04	4
1800 g Kraftfutter/d	1,31 \pm 0,21	1,08 \pm 0,16	1,21 \pm 0,07	5

Tabelle 12: Für J_{sm} : Ordinatenabschnitt (J_{β}) der nach Frizzell und Schultz (1972) berechneten Regressionsgleichungen in Abhängigkeit von der Fütterungsart und dem osmotischen Druck. Mit dem Symbol * gekennzeichnete Werte in einer Zeile unterscheiden sich signifikant von den Vergleichswerten (300 mosmol/l) ($p < 0,05$). Mit dem Symbol ° gekennzeichnete Werte in einer Spalte unterscheiden sich signifikant von der Kontrollgruppe (Heufütterung) ($p < 0,05$). [Mittelwerte \pm SEM]

Fütterung	J_{β} (s→m)			
	300 mosmol/l	375 mosmol/l	450 mosmol/l	N
Heu	0,35 \pm 0,09	0,60 \pm 0,28	0,51 \pm 0,11	5
600 g Krafftutter/d	0,56 \pm 0,11	0,61 \pm 0,20	0,69 \pm 0,06	4
1200 g Krafftutter/d	0,49 \pm 0,10	0,62 \pm 0,12	0,50 \pm 0,10	4
1800 g Krafftutter/d	0,47 \pm 0,21	0,61 \pm 0,08	0,69 \pm 0,13	5

Zur Verdeutlichung der Ergebnisse werden auf den folgenden Seiten noch einige Graphiken (s. Abbildung 15) angefügt und beschrieben. Diese ausführliche Veranschaulichung erfolgt, weil die Struktur der Befunde aus den Tabellen nur etwas mühsam zu entnehmen ist.

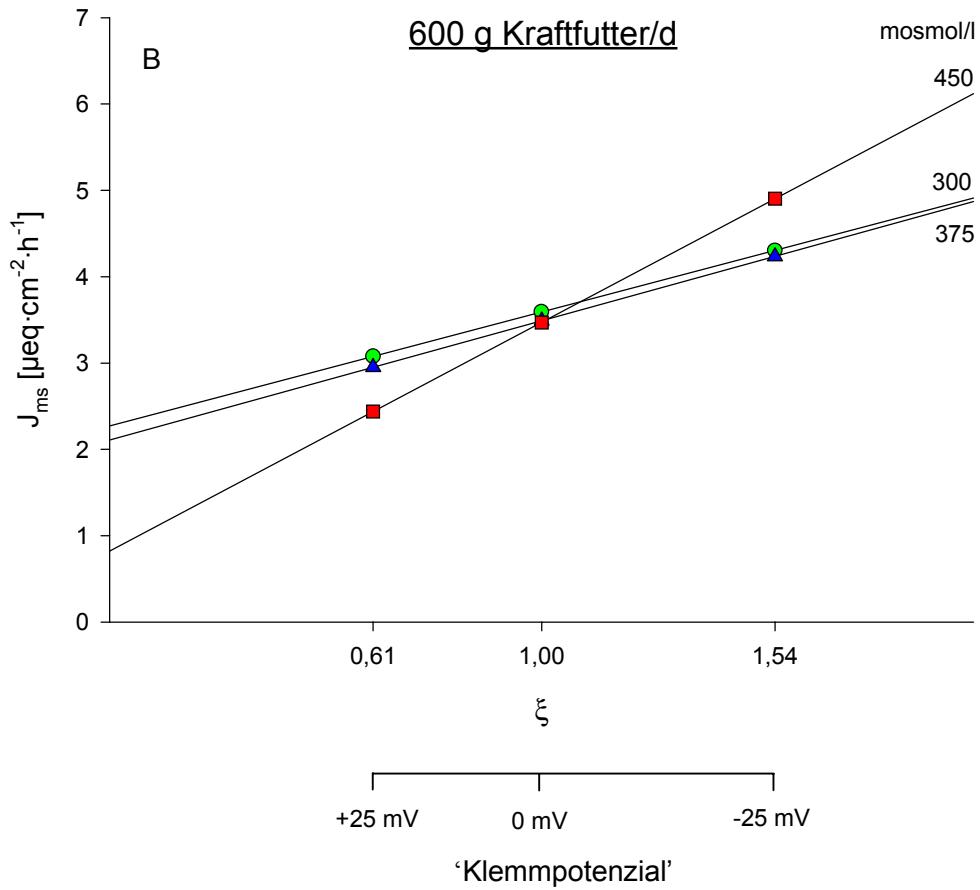
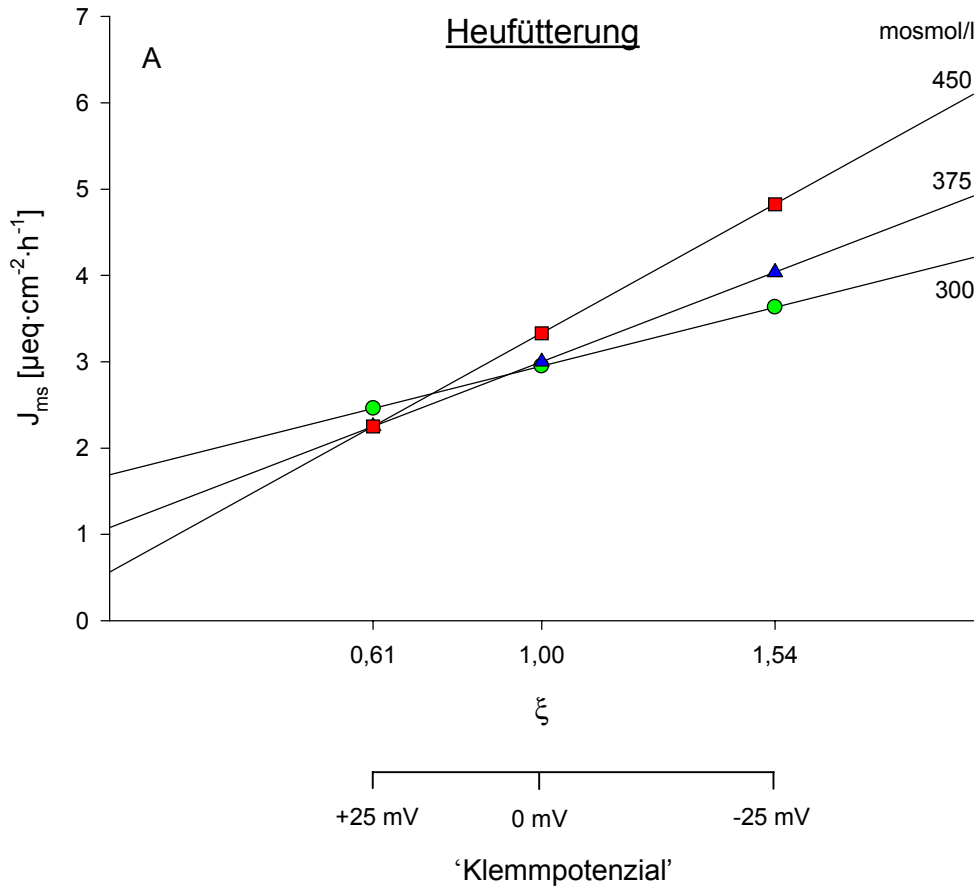
Bei Betrachtung der Abbildung 15 A-D fällt auf, dass es bei J_{ms} Na sowohl einen Effekt der Osmolarität auf die potenzialabhängige Komponente als auch einen Effekt auf die potenzialunabhängige Komponente des Transportes gibt. Insgesamt ist bei J_{ms} eine Zunahme des Ordinatenabschnittes (J_{β}) mit steigendem Krafftutteranteil zu beobachten; dies ist besonders deutlich ausgeprägt auf der Osmolaritätsstufe 300 mosmol/l.

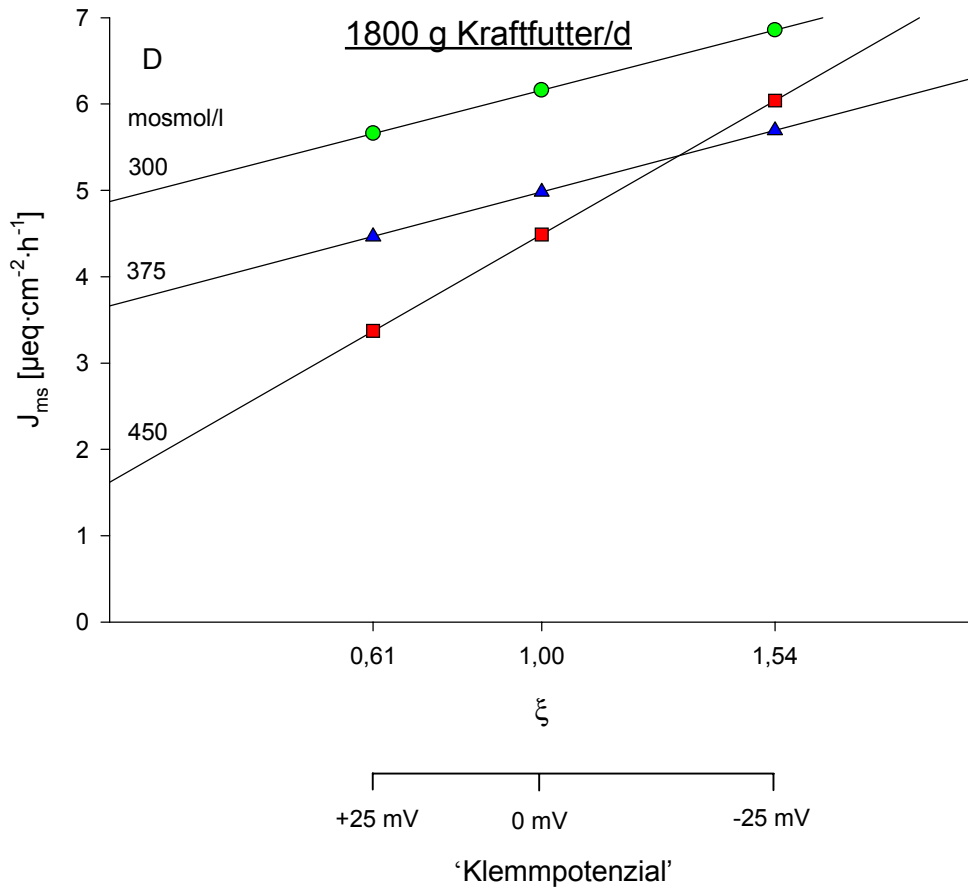
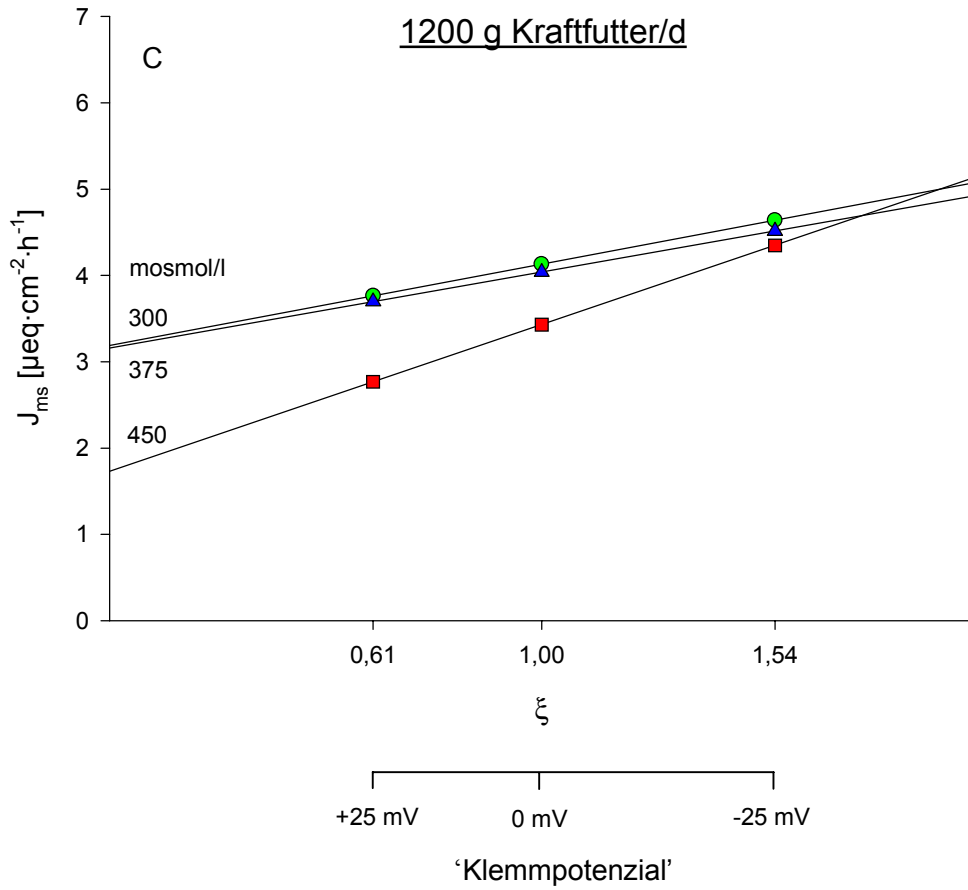
Die Steigung (J_{α}) nimmt mit erhöhter Osmolarität zu: Die Steigung bei der Kurve für 450 mosmol/l ist immer am größten. Der Ordinatenabschnitt wird mit erhöhter Osmolarität ('450') kleiner.

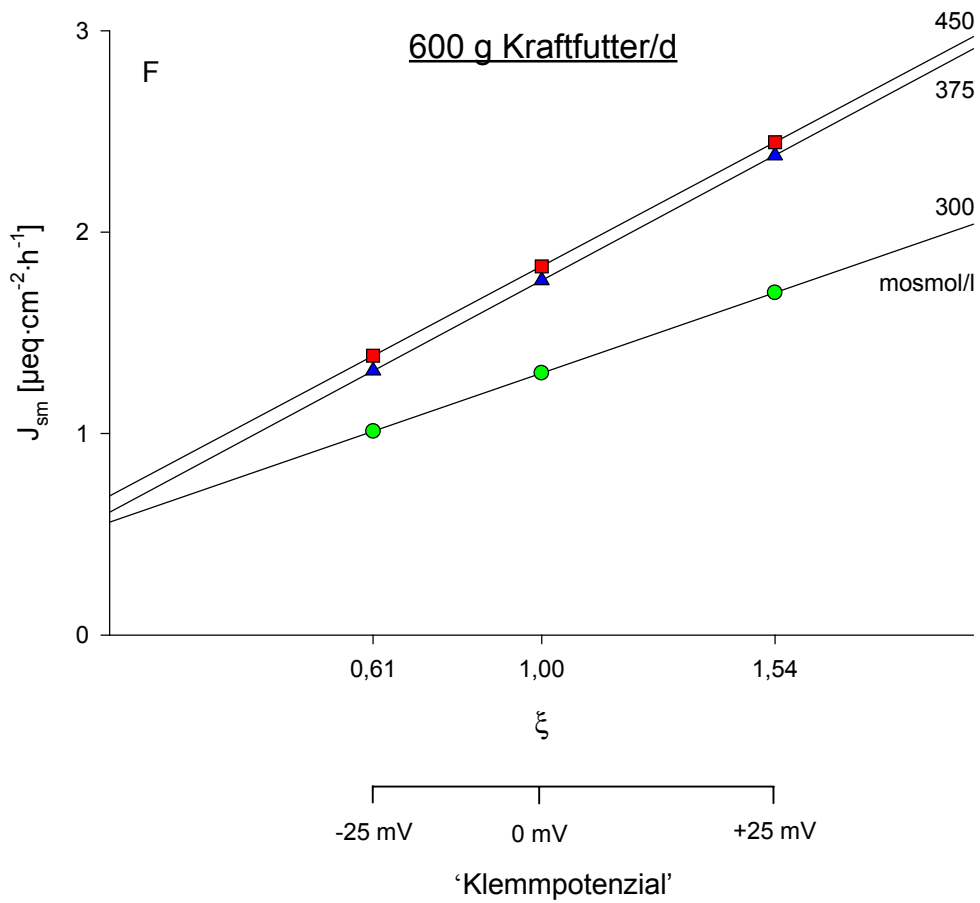
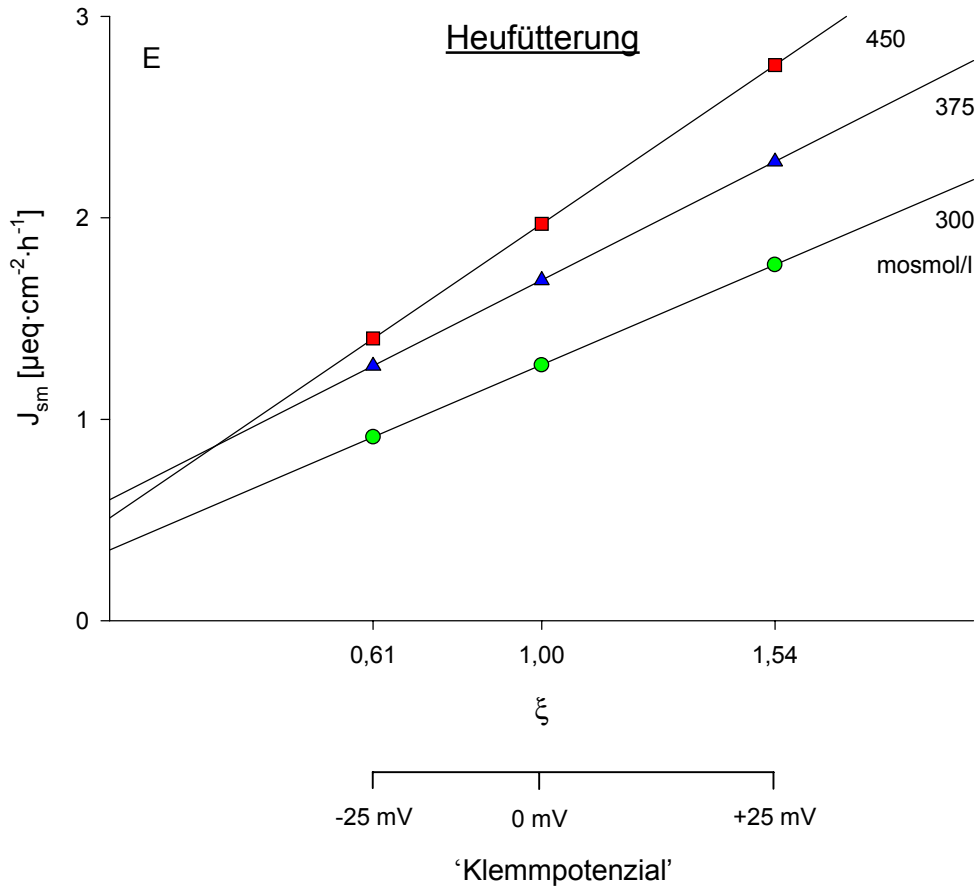
In Gruppe 'Kf 1800 g/d' zeigt sich deutlich eine Verringerung des Ordinatenabschnittes bei 375 und 450 mosmol/l, bei '450' auch eine Zunahme der Steigung.

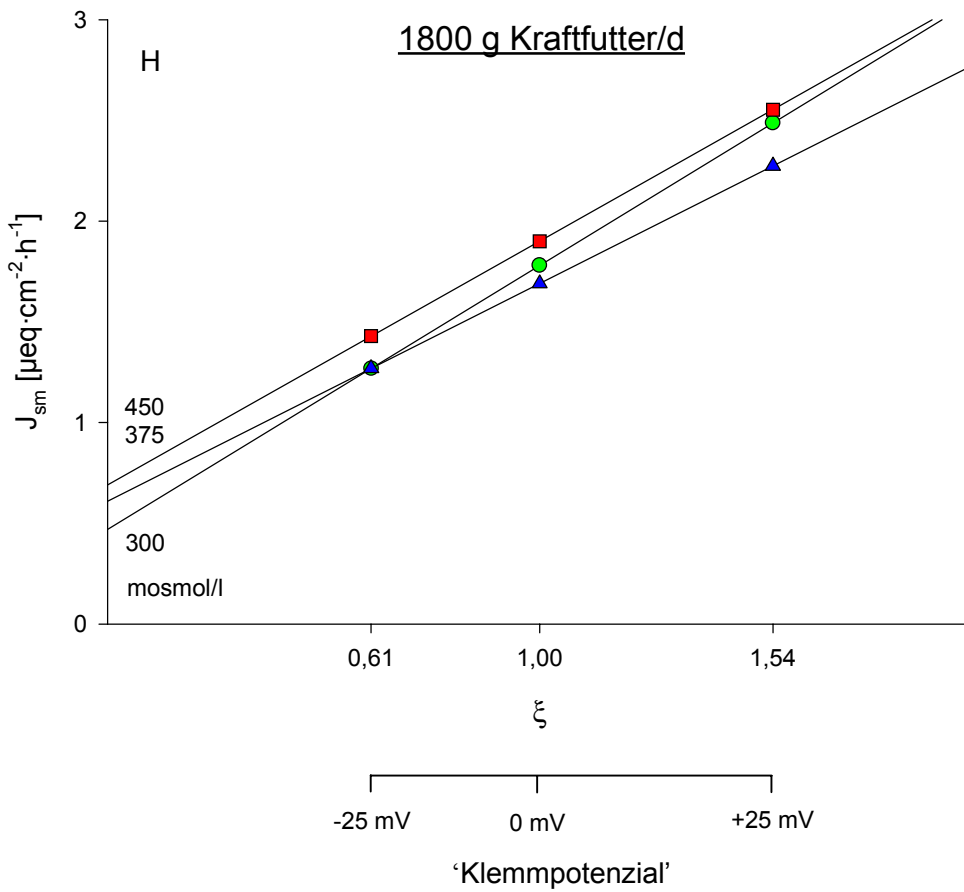
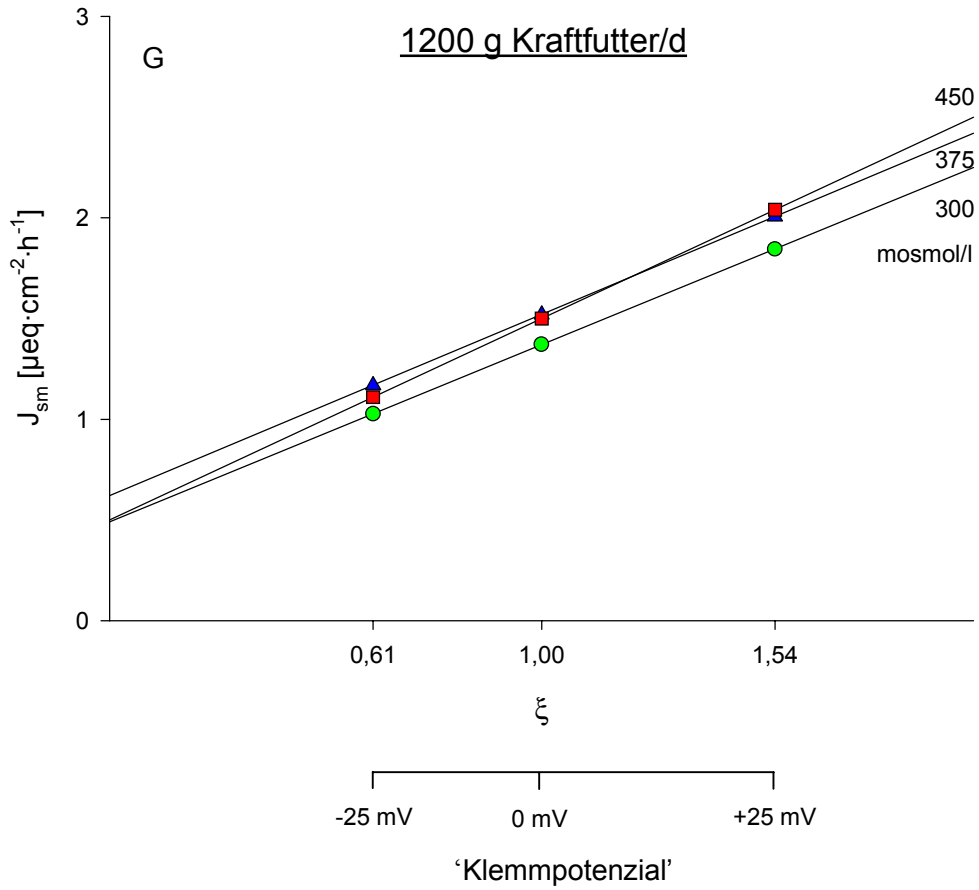
Bei der Betrachtung der Graphiken für J_{sm} (Abbildung 15 E-H) fällt auf, dass bei Heufütterung und 'Kf 600g/d' die Steigung mit erhöhter Osmolarität größer wird, was auf eine Zunahme der parazellulären Leitfähigkeit hindeutet. Der Ordinatenabschnitt verändert sich nicht. Bei 'Kf 1200 g/d' und 'Kf 1800 g/d' sind keine Unterschiede zwischen den Osmolaritätsstufen zu sehen.

Abbildung 15 A-H, S. 70ff: Darstellung der Natriumtransportraten (J_{ms} und J_{sm}) in Abhängigkeit vom 'Klemmpotenzial' bzw. der sich aus der jeweiligen PD_t ergebenden elektrischen Triebkraft (ξ) unter unterschiedlichen osmotischen Bedingungen; A-D) Darstellung für J_{ms} ; E-H) Darstellung für J_{sm} . [Mittelwerte]









Zusammenfassung:

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass die potenzialabhängige Komponente des Na-Fluxes bei J_{ms} in allen Fütterungsgruppen (in Gruppe 'Kf 1200 g/d' nur geringfügig) mit steigendem osmotischen Druck zunimmt. Die möglichen Ursachen für diese Veränderungen müssen differenziert betrachtet werden. Bei Heufütterung und in der Gruppe 'Kf 600 g/d' dürfte die Zunahme der parazellulären Permeabilität (s. auch J_{α} von J_{sm}) maßgeblich beteiligt sein. Diese Erklärung kann für die Gruppen 'Kf 1200 g/d' und 'Kf 1800 g/d' nicht zutreffen, da sich J_{sm} in Abhängigkeit vom osmotischen Druck nicht verändert. Es ist daher anzunehmen, dass zelluläre Effekte in diesen Gruppen als Ursache anzusehen sind.

Die potenzialunabhängige Komponente des Na-Fluxes sinkt bei J_{ms} mit erhöhter Osmolarität ab, was wahrscheinlich auf eine Hemmung des Na/H-Austauschers zurückzuführen ist.

Bei J_{sm} wird der potenzialunabhängige Flux durch die Osmolarität nicht verändert.

4.3 Zusammenfassung der Ergebnisse

In den vorliegenden Versuchen wurden *in vitro* die Gewebeleitfähigkeit (G_t) und die Na-Transportraten von Panseneithelien des Schafes verschiedener Fütterungsgruppen bei Variation des osmotischen Druckes bestimmt.

- Eine Erhöhung des osmotischen Druckes führt bei allen Fütterungsgruppen zu einem Anstieg der G_t . Mit zunehmendem Kraftfutteranteil fällt dieser Effekt geringer aus.
- Der Na-Nettotransport nimmt mit steigendem Kraftfutteranteil in der Ration zu. Dieser Anstieg wird unabhängig von der Osmolarität beobachtet.
- Mit steigendem osmotischen Druck sinkt der Na-Nettotransport der Tendenz nach ab; die Abnahme ist ausgeprägt bei den Gruppen mit hohem Kraftfutteranteil.
- Der Natriumtransport von mukosal nach serosal, J_{ms} , verhält sich weitgehend analog dem Nettotransport. Auch hier nimmt der Transport mit steigendem Kraftfutteranteil in der Ration zu.
- Bei Erhöhung des osmotischen Druckes nimmt J_{ms} bei Heufütterung und 600 g Kraftfutter/d nicht ab, eine Abnahme ist allerdings bei den höheren Mengen an Kraftfutter zu beobachten.
- Der Natriumtransport von serosal nach mukosal, J_{sm} , erhöht sich unter Kontrollbedingungen (300 mosmol/l) geringfügig in Abhängigkeit vom Kraftfutteranteil.
- Eine Erhöhung des osmotischen Druckes (375 und 450 mosmol/l) hat bei Heufütterung und 600 g Kraftfutter/d einen Anstieg von J_{sm} zur Folge. Da dieser Transport vorwiegend parazellulär verläuft, weist das auf eine Zunahme der parazellulären Permeabilität hin. In Gruppe 'Kf 1200 g/d' und 'Kf 1800 g/d' zeigen sich dagegen keine Unterschiede.
- Beim numerischen Vergleich der Nettotransportraten unter den verschiedenen Potenzialdifferenzen fällt auf, dass sie in jeder Fütterungsgruppe in der Abfolge $-25 > 0 > +25$ mV sinken. Dies gilt für alle Osmolaritätsstufen.
- Die Na-Nettosekretion, die unter 'PD +25 mV' bei Heufütterung bei den Osmolaritäten '375' und '450' auftritt, kehrt sich mit erhöhter Kraftfuttermenge in eine Nettoabsorption um.
- Die Berechnung der potenzialabhängigen und -unabhängigen Fluxanteile nach Frizzell und Schultz (1972) ergab folgende Ergebnisse:
 - Die potenzialunabhängige Komponente des von J_{ms} Na steigt mit erhöhtem Kraftfutteranteil in der Ration an.

- Mit steigendem osmotischen Druck nimmt die potenzialabhängige Komponente des Na-Fluxes bei J_{ms} in allen Fütterungsgruppen zu; wohingegen die potenzialabhängige Komponente von J_{sm} nur bei Heu und 'Kf 600 g/d' gesteigert wird. Die potenzialunabhängige Komponente des Na-Fluxes sinkt bei J_{ms} mit einem erhöhten osmotischen Druck ab.

Diese Ergebnisse lassen in der Konsequenz die Aussage zu, dass die Verfütterung von Kraftfutter Anpassungsprozesse des Pansenepithels induziert, welche einerseits die bekannte Zunahme der Transportraten einschließen und die andererseits offensichtlich zu einer besseren Verträglichkeit erhöhter osmotischer Gradienten führen.