

Aus dem Institut für Veterinär-Physiologie  
des Fachbereichs Veterinärmedizin der Freien Universität Berlin

**In-vitro-Untersuchungen**

**ÜBER DEN WASSERTRANSPORT AM VORMAGENEPITHEL  
DER SCHWARZEN BEDUINENZIEGE**

**Grundlage des Überlebens der Wüstenwiederkäuer**

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

vorgelegt von  
Ralf B. Unna  
Tierarzt aus Köln

Berlin 1997

Journal-Nr. 2044

---

Gefördert mit Mitteln der Freien Universität Berlin, der Tel Aviv University  
und des Senates von Berlin

**Gedruckt mit Genehmigung  
des Fachbereiches Veterinärmedizin  
der Freien Universität Berlin**

Dekan:

Univ.-Prof. Dr. K. Hartung

Erster Gutachter:

Univ.-Prof. Dr. H. Martens

Zweiter Gutachter:

Univ.-Prof. Dr. I. Choshniak

Tag der Promotion:

06.06.1997

Diese Arbeit ist meiner Mutter und dem  
Andenken an meinen Vater gewidmet.

Deutsche Faschisten haben ihm 1936  
aufgrund der „Nürnberger Rassegesetze“  
das Recht auf Bildung verwehrt.

*„I don't know enough to be incompetent.“*

Woody Allen

*„Zuerst kommt die Gesundheit, dann die Bildung  
und dann noch lange nicht alles andere...“*

H. U.

# INHALTSVERZEICHNIS

|  |           |
|--|-----------|
| <b>I. EINLEITUNG</b>   | <b>7</b>  |
| <b>II. LITERATUR</b>   | <b>8</b>  |
| <b>1. <i>Der Wasserhaushalt der Wüstenwiederkäuer am Beispiel der Schwarzen Beduinenziege</i></b>                  | <b>8</b>  |
| 1.1. Einleitung  | 8         |
| 1.2. Der Rumen als Wasserspeicher  | 8         |
| 1.3. Hormonelle Regulation des Wasserhaushaltes  | 9         |
| 1.3.1. Dehydratation   | 9         |
| 1.3.2. Rehydratation   | 10        |
| 1.4. Veränderungen während eines Tränkezyklus'   | 11        |
| <b>2. <i>Wassertransport im Vormagenepithel von Wiederkäuern</i></b>   | <b>12</b> |
| <b>3. <i>Aquaporine</i></b>  | <b>18</b> |
| 3.1. Einleitung  | 18        |
| 3.2. Die Entdeckung der Aquaporine   | 18        |
| 3.3. Die Familie der Aquaporine  | 19        |
| 3.4. Die Struktur und der Einbau der Aquaporine am Beispiel CHIP 28  | 20        |
| <b>4. <i>Zusammenfassung der sich aus der Literatur für die eigene Untersuchung ergebenden Fragestellungen</i></b> | <b>21</b> |
| <b>III. MATERIAL UND METHODEN</b>  | <b>22</b> |
| <b>1. <i>Einleitung</i></b>  | <b>22</b> |
| <b>2. <i>Material</i></b>  | <b>22</b> |
| 2.1. Versuchstiere   | 22        |
| 2.2. Haltungsbedingungen   | 23        |

|   |           |
|---|-----------|
| <b>3. Methoden</b>  | <b>23</b> |
| 3.1. Voruntersuchungen (Vorbereitung der Versuchstiere)               | 23        |
| 3.2. Hauptversuche (Wasserfluxversuche)                               | 25        |
| 3.3. Bestimmung des Körpergewichtes,<br>der Futter- und Wassermenge   | 26        |
| 3.4. Bestimmung der Blutparameter (Entnahme und Analyse)              | 27        |
| 3.5. Hauptversuche  | 27        |
| 3.5.1. Biopsie  | 27        |
| 3.5.2. Wasserfluxversuche   | 29        |
| 3.6. Gewicht und Oberfläche der<br>untersuchten Vormagenepithelien    | 36        |
| <b>4. Statistik</b>   | <b>37</b> |
| <b>IV. ERGEBNISSE</b>   | <b>40</b> |
| <b>1. Einleitung</b>  | <b>40</b> |
| <b>2. Voruntersuchungen</b>   | <b>40</b> |
| 2.1. Körpergewicht, Wasser- und Futteraufnahme                        | 40        |
| <b>3. Gewichte und Oberflächen des Rumen, Omasum und Abomasum</b>     | <b>47</b> |
| <b>4. Blutparameter</b>   | <b>49</b> |
| <b>5. Wasserfluxversuche</b>  | <b>57</b> |
| 5.1. Einleitung   | 57        |
| 5.2. Wasserfluxversuche am Rumen<br>hydrierter Beduinenziegen         | 57        |
| 5.3. Wasserfluxversuche am Rumen<br>dehydrierter Beduinenziegen (D5)  | 59        |
| 5.4. Wasserfluxversuche am Rumen<br>dehydrierter Zannenziegen (D4)    | 62        |
| 5.5. Wasserfluxversuche am Omasum<br>dehydrierter Beduinenziegen (D5) | 64        |
| 5.6. Wasserfluxversuche am Omasum<br>dehydrierter Zannenziegen (D4)   | 66        |

|                                    |  |           |
|------------------------------------|--|-----------|
| 5.7.                               | Wasserfluxversuche am Abomasum dehydrierter Beduinenziegen (D5)  | 68        |
| 5.8.                               | Wasserfluxversuche am Abomasum dehydrierter Zannenziegen (D4)  | 70        |
| <b>V. DISKUSSION</b>               |  | <b>74</b> |
| <i>1. Einleitung</i>               |  | <i>74</i> |
| <i>2. Voruntersuchungen</i>        |  | <i>74</i> |
| 2.1.                               | Körpergewicht, Wasser- und Futteraufnahme  | 74        |
| 2.2.                               | Blutparameter  | 75        |
| <i>3. Wasserfluxversuche</i>       |  | <i>77</i> |
| 3.1.                               | Wasserfluxversuche am Rumen  | 77        |
| 3.1.1.                             | Vergleich zwischen Kontroll- und Dehydratationszustand   | 77        |
| 3.1.2.                             | Vergleich zwischen Beduinen- und Zannenziegen  | 80        |
| 3.1.3.                             | Vergleich mit den Literaturdaten   | 82        |
| 3.2.                               | Wasserfluxversuche am Omasum   | 83        |
| 3.2.1.                             | Vergleich zwischen Beduinen- und Zannenziegen  | 83        |
| 3.2.2.                             | Vergleich mit den Literaturdaten   | 85        |
| 3.3.                               | Wasserfluxversuche am Abomasum   | 85        |
| 3.3.1.                             | Vergleich zwischen Beduinen- und Zannenziegen  | 85        |
| 3.4.                               | Vergleich zwischen Versuchsbedingungen mit und ohne mannitolhaltige Puffer                                 | 87        |
| 3.5.                               | Osmotischer Permeabilitätskoeffizient ( $L_p$ ) oder hydraulische Leitfähigkeit („hydraulic conductivity“) | 89        |
| 3.6.                               | Diskussion der Fehlermöglichkeiten   | 93        |
| <b>VI. ZUSAMMENFASSUNG</b>         |  | <b>94</b> |
| <i>1. Deutsche Zusammenfassung</i> |  | <i>94</i> |
| <i>2. Summary</i>                  |  | <i>95</i> |
| <b>VII. LITERATURVERZEICHNIS</b>   |  | <b>97</b> |

## I. EINLEITUNG

Die Schwarze Beduinenziege lebt in den ariden und semi-ariden Regionen des Nahen Ostens, namentlich in den Wüsten der Arabischen Halbinsel und des Sinai. Sie stellt dort die Lebensgrundlage der Beduinen dar und legt wandernd im Herdenverband große Strecken zurück. Dabei wird sie von den Beduinen nur alle drei bis fünf Tage getränkt. Auf diesen Wanderungen verlieren die Tiere bis zu einem Drittel ihres Körpergewichtes, überwiegend in Form von Wasser. Beim Erreichen einer der seltenen Wasserstellen nehmen sie dann eine dem Körpergewichtsverlust entsprechende Menge Wasser innerhalb weniger Minuten zu sich (CHOSHNIAK et al., 1984). Verschiedene In-vivo-Untersuchungen (CHOSHNIAK und SHKOLNIK, 1978) haben gezeigt, daß das aufgenommene Wasser auch Stunden nach der Tränke trotz großer osmotischer Gradienten ( $> 200 \text{ mosmol / kg}$ ) im Pansen verbleibt. Dabei muß das 50 - 100  $\mu\text{m}$  starke Epithel osmotischen Drücken widerstehen, die, umgerechnet in hydrostatische Gradienten, dem Druck einer etwa 50 Meter hohen Wassersäule entsprechen. Andernfalls würde das getrunkene Wasser zu schnell in die Blutbahn aufgenommen. Dies hätte wiederum eine Erythrozytolyse und eine lebensbedrohende Wasserintoxikation zur Folge.

Das Verbleiben des Wassers im Pansen der Beduinenziege scheint im Widerspruch zu Untersuchungen an Kühen und Schafen zu stehen. Bei diesen Wiederkäuern ist bekannt, daß ein osmotischer Gradient effektive Wasserbewegungen durch das Rumenepithel induziert (DOBSON et al., 1976; ENGELHARDT, 1970; FAICHNEY und BOSTON, 1985; LOPEZ et al., 1994; WARNER und STACY, 1968; ZHAO et al., 1995). Da die bisher in vivo durchgeführten Untersuchungen eine exakte Kontrolle der Versuchsbedingungen nicht erlaubten, wurden zur näheren Charakterisierung dieser Wasserbewegungen an den Epithelien des Vormagensystems der Beduinenziege In-vitro-Untersuchungen durchgeführt, die die In-vivo-Situation simulierten und die zur Klärung der scheinbaren Widersprüche beitragen sollen. Zur direkten quantitativen Wasserfluxmessung wurde in Israel eine modifizierte Technik nach Bourguet (1964) verwendet.

Für die Versuche wurden Beduinenziegen (BZ) und zum Vergleich Zannenziegen (ZZ) verwendet. Im Verlaufe von Voruntersuchungen wurden die Tiere drei (ZZ) und vier (BZ) Tage dehydriert und im Verlauf dieser Zeit täglich das Körpergewicht, die Futter- und Wasseraufnahme sowie acht Blutparameter bestimmt. So war es möglich, die Reaktion der Tiere gegenüber der Dehydratation zu beurteilen.

## II. LITERATUR

### *1. Der Wasserhaushalt der Wüstenwiederkäuer am Beispiel der Schwarzen Beduinenziege*

#### **1.1. Einleitung**

Das in einem lebenden Organismus vorkommende Wasser wird als Gesamtkörperwasser bezeichnet. Es ist bei Tieren, die in wasserarmen, trockenen und heißen Gebieten leben, erhöht (MACFARLANE et al., 1961) und läßt sich in intrazelluläres und extrazelluläres Wasser unterteilen. Das letztere, welches etwa ein Drittel des Gesamtkörperwassers ausmacht, wird in drei weitere Kompartimente unterteilt: Interstitium, Plasma und epitheliale Lumina. Die Verteilung des Körperwassers zwischen diesen Kompartimenten wird durch die jeweiligen osmotischen Gradienten bestimmt.

#### **1.2. Der Rumen als Wasserspeicher**

Alle erwähnten Räume und Kompartimente lassen sich auch als Wasserspeicher betrachten, wobei neben ihrem unterschiedlichen Volumen vor allem die *Geschwindigkeit* der Verfügbarkeit ihres Wasservorrates im Zusammenhang mit dem Leben in ariden und semi-ariden Gebieten wichtig erscheint. Das Extrazellulärvolumen, speziell das Plasma und das Wasser der epithelialen Lumina, steht der kurzfristigen Volumenregulation zur Verfügung. In diesem Zusammenhang ist es interessant, daß Wüstenwiederkäuer während des Sommers im Vergleich zum Winter ein um 20 bis 30 % erhöhtes Extrazellulärvolumen (MACFARLANE, 1968) aufweisen. Während die schnelle Verfügbarkeit des „Blutwassers“ sofort einleuchtet, mengenmäßig aber stark limitiert ist, ist die Verfügbarkeit des in den epithelialen Lumina befindlichen Wassers entscheidend von der Durchlässigkeit der betreffenden Epithelien und dem jeweiligen osmotischen oder hydrostatischen Druck abhängig. Aufgrund der anatomischen Gegebenheiten spielt im Kontext der Wasserspeicherung das *Vormagensystem* beim Wüstenwiederkäuer die wichtigste Rolle. Innerhalb dieses Systems ist der *Rumen* des adulten Tieres von besonderem Interesse, da er das größte Volumen aufnehmen und aufgrund

seiner Lage im vorderen Verdauungstrakt als „Wasserreservoir“ mit sehr großer Pufferkapazität - bis zu 40 % des Körpergewichtes werden von der Schwarzen Beduinenziege durch die Tränke aufgenommen (CHOSHNIK und SHKOLNIK; 1978) - dienen kann. Dies setzt allerdings voraus, daß die nach einer schnellen Rehydratation aufgenommenen Wassermengen weder in die hinteren, wasserresorbierenden Teile des Verdauungstraktes (UNNA et al., unveröffentlichte Daten) abfließen, noch durch das Rumenepithel in größeren Mengen resorbiert werden, da sonst die Gefahr einer letalen Wasserintoxikation droht. ZHAO et al. (1995) fanden heraus, daß sich die Menge des abfließenden Rumeninhaltes mit zunehmender Verdünnung (hypoton) desselben verringert, während sich die Resorptionsrate aufgrund des steigenden osmotischen Gradienten vergrößert.

### **1.3. Hormonelle Regulation des Wasserhaushaltes**

#### **1.3.1. Dehydratation**

Die hormonelle Regulation des Wasserhaushaltes wird durch das Antidiuretische Hormon (ADH, Vasopressin) und durch das Renin-Angiotensin-Aldosteron-System (RAA-System) bestimmt. Dabei erfolgt die Freisetzung des ADH nach einer Erregung der Osmorezeptoren durch einen Anstieg der Plasmaosmolarität (PITTS, 1974). Als Folge wird der Wasserverlust über die Nieren minimiert, und dies führt zur Produktion eines konzentrierten, hypertonen Urins. Renin wird dagegen im Natrium- und Volumenmangelzustand sowie bei Blutdruckabfall in den Nieren (juxtaglomerulärer Apparat) freigesetzt und bewirkt über die Bildung von Angiotensin I (aus Angiotensinogen) und Angiotensin II (durch ACE) eine starke Vasokonstriktion (PAGE u. BUMPUS, 1961) mit Blutdrucksteigerung. Außerdem wird durch Angiotensin II im Verlauf der Dehydratation die Natrium- und Wasserresorption aus dem Dünndarm (MAILMAN, LAKIN u. INGRAHAM, 1967; LEVENS, 1984) und den proximalen Tubuli der Niere (HARRIS u. YOUNG, 1977) erhöht sowie die Freisetzung von Aldosteron aus der Nebenniere gefördert (DAVIS, 1974). Durch Aldosteron wird u. a. die Natriumrückresorption aus den distalen Nierentubuli gesteigert, womit - osmotisch bedingt - die Rückresorption von Wasser verbunden ist.

Die Beduinenziege zeigte trotz stark erhöhter Plasmaosmolalität am Tag eins einer viertägigen Dehydratation (am letzten Tag 23 % des Körpergewichtes eingebüßt) erst am zweiten Tag einen Anstieg der ADH-Konzentration (MALTZ et al., 1984), der lediglich nach drei bis vier Tagen stärker wurde. Die Reninkonzentration stieg ebenfalls erst am zweiten Tag nach Wasserentzug an. WEICH (1993) folgerte daraus, daß in der Dehydratation die Fähigkeit zur Futtermitteldauung erst mit erheblicher zeitlicher Verzögerung durch eine mangelnde Blutzufuhr zum Gastrointestinaltrakt (Vasokonstriktion) beeinträchtigt wird.

### **1.3.2. Rehydratation**

MALTZ et al. (1984) fanden bereits zwei Minuten nach der Tränke der Beduinenziege einen starken und anhaltenden Abfall der ADH-Konzentration im Plasma. Die Reninkonzentration war zum selben Zeitpunkt unverändert und stieg sogar noch auf ihren höchsten Wert eine Stunde *nach* der Wasseraufnahme. WITTENBERG et al. (1986) beobachteten nach der Rehydratation der Beduinenziege ebenfalls einen weiteren Anstieg der Renin- und Aldosteron-Konzentration. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, daß für den Abfall der ADH-Konzentration weder eine Veränderung der Plasma-Osmolarität noch der Plasma-Natrium-Konzentration nach der Tränke notwendig war (MALTZ et al., 1984; BLAIR-WEST et al., 1985, 1987, 1989; CHOSHNIK, SHAHAM u. SHKOLNIK, 1989). Weiterführende Experimente zeigten, daß allein die optische und olfaktorische Wahrnehmung des Tränkewassers ausreichte, um ein deutliches Absinken der ADH-Konzentration ohne Veränderung der Plasma-Osmolarität und der Plasma-Natrium-Konzentration zu induzieren (CHOSHNIK, SHAHAM u. SHKOLNIK, 1989). Wurde den dehydrierten Tieren dagegen die Tränke verweigert, so stieg die ADH-Konzentration trotz der genannten Reize nach kurzer Zeit wieder an (ebd.).

#### 1.4. Veränderungen während eines Tränkezyklus'

Das *Körpergewicht* der Beduinenziege nahm nach Beobachtungen von SHKOLNIK, BORUT und CHOSHNIAK (1972) und von SHKOLNIK, MALTZ und CHOSHNIAK (1980) um durchschnittlich 30 % im Verlaufe einer viertägigen Dehydratation ab, ohne daß die Tiere die Futteraufnahme gänzlich einstellten. WEICH (1993) erhielt Werte von 25 %. Die *Wasseraufnahme*, die innerhalb von zwei Minuten erfolgte, betrug in den Experimenten von SHKOLNIK, BORUT und CHOSHNIAK (1972) und von CHOSHNIAK und SHKOLNIK (1978) durchschnittlich 30 bis 40 % des dehydrierten Körpergewichtes. Diese Werte wurden anhand von 20 Beobachtungen an vier Tieren gewonnen. Die von WEICH (1993) an vier Tieren gemessenen Werte lagen im selben Bereich. Die *Futteraufnahme* der Beduinenziege nahm im Zustand der Dehydratation ab, wurde aber auch nach zweiwöchigem Wasserentzug und einem Verlust des Körpergewichtes von 30 % nicht vollständig eingestellt (SHKOLNIK, BORUT und CHOSHNIAK, 1972).

Die *Natrium-Konzentration* im Plasma stieg vom durchschnittlichen Kontrollwert von 146 mmol/l auf 155 mmol im Zustand der Dehydratation und fiel vier Stunden nach der Rehydratation auf den Wert von 145 mmol/l (CHOSHNIAK et al., 1984). WEICH (1993) stellte einen Kontrollwert von 148 mmol/l fest, der in der Dehydratation auf 160 mmol anstieg und vier Stunden nach der Rehydratation exakt den Kontrollwert erreichte. Die *Chlorid-Konzentration* im Plasma stieg im Zustand der Dehydratation bis auf 126 mmol/l und fiel vier Stunden nach der Rehydratation auf den Wert von 118 mmol/l (CHOSHNIAK et al., 1984). WEICH (1993) stellte einen Kontrollwert von 116 mmol/l fest, der in der Dehydratation auf 124 mmol/l anstieg und vier Stunden nach der Rehydratation den Kontrollwert erreichte (115 mmol/l). Die *Kalium-Konzentration* im Plasma betrug im Zustand der Dehydratation 3,7 mmol/l und vier Stunden nach der Rehydratation 3,8 mmol/l (CHOSHNIAK et al., 1984). WITTENBERG et al. (1986) ermittelten demgegenüber einen Kontrollwert von 4,1 mmol/l, der auch von SILANIKOVE (1983) bestätigt wurde. Der Dehydratationswert betrug 3,8 mmol/l und sank eine Stunde nach der Tränke weiter ab, um schließlich drei Stunden nach der Rehydratation wieder den Dehydratationswert zu erreichen (WITTENBERG et al., 1986). Schließlich stellte WEICH (1993) einen Kontrollwert von 3,8 mmol/l fest, der in der Dehydratation unverändert blieb und erst vier Stunden nach der Rehydratation auf 4,0 mmol/l anstieg.

Die *Plasma-Osmolalität* änderte sich bei den Beduinenziegen nach der Rehydratation nur langsam: WEICH (1993) ermittelte einen Kontrollwert von 284 mosmol / kg, der in der Dehydratation auf 312 mosmol / kg anstieg und vier Stunden nach der Tränke um 18 mosmol / kg auf 294 mosmol / kg gefallen war. Vier Stunden nach der Tränke war die Plasma-Osmolalität in der Versuchsreihe von CHOSHNIK et al. (1984) um 29 mosmol / kg gesunken.

Die *Plasma-Harnstoffkonzentration* wurde von SILANIKOVE (1983) mit 9,0 mmol / l unter Kontrollbedingungen angegeben. Dieser Wert stieg auf 15,7 mmol / l in der Dehydratation an und fiel vier Stunden nach der Rehydratation nur unwesentlich auf 15,3 mmol / l. WEICH (1993) verzeichnete dagegen einen Anstieg von 8,1 (Kontrolle) auf 12,8 mmol / l und einen Abfall auf 11,3 mmol / l vier Stunden nach der Tränke.

## ***2. Wassertransport im Vormagenepithel von Wiederkäuern***

Der Rumen beinhaltet als größtes Organ der Bauchhöhle mehr als die Hälfte des Flüssigkeitsvolumens des Verdauungstraktes und etwa 15 % des Gesamtkörperwassers. Dieser Prozentsatz wird umso größer, je geringer das Körpergewicht der betreffenden Spezies ist. Nach HOFMANN (1973, 1978) existieren in Europa drei Wiederkäuer-Ernährungstypen mit jeweils unterschiedlichen Rumentypen: Die Konzentrat-Selektierer, Beispiel Reh, mit einem wenig unterkammerten Rumen und sehr kleinem Omasum, die Intermediär-Typen, Beispiel Ziege, mit einem etwas stärker unterkammerten Rumen und einem größeren Omasum und die Rauhfutter-Fresser, Beispiel Rind, mit einem stark unterkammerten Rumen und einem großen Omasum. Parallel zu diesen morphologischen Veränderungen nimmt die Zahl der Nahrungsaufnahmeperioden von den Konzentrat-Selektierern über die Intermediär-Typen bis zu den Rauhfutter-Fressern ab (ebd.). Aus dieser Einteilung ist ersichtlich, daß die ökologische Nische, die von einer Wiederkäuer-Spezies besetzt werden kann, wesentlich von der Beschaffenheit ihrer Vormägen, im Speziellen ihres Rumen, abhängt.

Neben der mikrobiellen Futterbe- und verarbeitung gehört die Aufnahme und Abgabe von Flüssigkeiten durch den Rumen zu den wichtigsten Aufgaben dieses Organs. ASH und KAY (1963) und v. ENGELHARDT (1963) erstellten eine Flüssigkeitsbilanz des Pansens einer

50 kg schweren Ziege in Beziehung zum Gesamtkörperwasser (28 l) und fanden einen Flüssigkeitseintrag von 5,5 bis 15,5 l / 24 Stunden, der sich aus der Aufnahme von Wasser durch Futter und Tränke (0,5 - 3,5 l / 24 h) einerseits und aus dem Speichel (5 - 12 l / 24 h) andererseits ergab. Dem stand ein Abfluß aus dem Rumen von 7 - 12 l / 24 h gegenüber (ebd.). Aus der großen Streuung der Daten ergab sich zwingend die Frage, ob neben dem Abfluß auch die Wasserpassage durch die Pansenschleimhaut (Resorption) eine quantitative Rolle spielt.

1968 kam v. ENGELHARDT zu dem Schluß, daß neben osmotischen auch hydrostatische und hormonelle Einflüsse bei der Regulierung dieses Wasserdurchtritts wirksam sein könnten. In der Diskussion seiner Ergebnisse schrieb er, daß aus dem „Pouch“ in einem Bereich zwischen 265 und 325 mosmol / l „kein oder nur ein unbedeutender Nettowasserfluß durch die Pansenschleimhaut“ nachweisbar sei. Daraus folgerte er, daß es sich bei diesem Phänomen um eine „recht sinnvolle osmotische Pufferzone“ handle. Auch STACY und WARNER (1968) vermuteten, daß nach der Fütterung im hypertonen Zustand der Pansenflüssigkeit nur ein sehr geringer Nettowasserzufluß durch die Pansenwand erfolge. Demgegenüber vertrat TERNOUTH (1967) die Auffassung, ein Wasserzufluß nach der Fütterung müsse ein größeres Ausmaß annehmen. Schließlich stellten DOBSON und SELLERS (1967) eine lineare Abhängigkeit zwischen dem Nettowasserfluß und dem osmotischen Gradienten einer Salzlösung, die mit KCl versetzt war, in einem Bereich von 200 bis 400 mosmol / l fest. In den Arbeiten mit diesem „Puffer“ wurden keine isoosmotischen Resorptionsraten gemessen.

In ihrer Veröffentlichung von 1968 gaben WARNER und STACY für 39 kg schwere Schafe eine isoosmotische Wasserabsorptionsrate von 0,05 l / h durch das Epithel des „resting rumen“ an. Dies entsprach einer isoosmotischen Wasserabsorptionsrate von etwa  $0,7 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  und einer Absorption von etwa  $2,0 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  bei  $\Delta\pi = 100$  (Die Umrechnung zwischen den angegebenen Absorptionsraten für das gesamte Organ (Volumen V bekannt) und den Absorptionsraten in  $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  erfolgte in diesem und allen folgenden Fällen unter der Prämisse der perfekten Sphäre nach der Formel: Radius =  $3 \cdot \sqrt[3]{V \cdot (1,33\pi)^{-1}}$  mit V = Volumen der Kugel; Radius der Kugel und  $O_K = \text{Radius}^2 \cdot 4\pi$  mit  $O_K$  = Oberfläche der Kugel (SIEBER: Mathematische Tafeln, Ernst Klett Verlag, 1977)). 1972 berichteten WARNER und STACY von einer Absorptionsrate des Schafrumen, die sich im Bereich von 180 - 550 mosmol · kg<sup>-1</sup> für den Rumeninhalt als lineare Funktion des osmotischen

Druckes  $X$  [mosmol / kg] erwies. Diese Funktion wird durch die folgende Gleichung beschrieben:  $Y = -0,001206 \cdot X + 0,404$  (Korrelationskoeffizient  $r = -0,90$ ). In diesen Versuchen war im Gegensatz zu früheren Experimenten künstlicher Speichel bekannter Menge und Zusammensetzung bei gleichzeitigem Einsatz einer Ösophagusfistel benutzt worden. Mit Hilfe des angegebenen Regressionskoeffizienten von „ $20 \mu\text{l} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mosmol}^{-1} \cdot \text{kg}$ “ (WARNER und STACY, 1972, S. 113) errechnen sich für  $\Delta\pi = 100$  ein Wasserflux von  $4 \text{ ml} / \text{min}$  respektive  $240 \text{ ml} / \text{h}$  für den gesamten Schafsrumen.

In ihren In-vivo-Arbeiten mit dem Rumen der Jerseykühe (Inhalt 70 l) fanden DOBSON et al. (1976) eine isoosmotische Wasserabsorption von  $2 \text{ ml} / \text{min}$ . Dies entsprach einer Absorption von  $0,24 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  für  $\Delta\pi = 0$  und  $2,53 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  für  $\Delta\pi = 100$ . Sie gaben die Steigung der Geraden für den hypotonen Teil ihrer Daten mit folgender linearer Funktion wieder:  $Y = 0,208 X \pm 0,011$  (S. E. M.).

HOLTENIUS und DAHLBORN (1990c) fanden bemerkenswerte Unterschiede im Absorptionsvolumen (Rumen) von Schafen im Hungerzustand gegenüber Kontrolltieren: Regelmäßig gefütterte und mit dem Rumeninhalt anderer gefütterter Schafe versehene Tiere absorbierten  $0,5 \text{ l}$  isoosmotische Pufferlösung in 30 Minuten. Hungernde und mit dem Rumeninhalt anderer gefütterter oder hungernder Schafe versehene Tiere absorbierten demgegenüber keine signifikanten Wassermengen. Sie folgerten daraus, daß die Veränderung der Zusammensetzung des Rumeninhaltes, die im Verlaufe einer Hungerperiode auftritt, die Absorption von Natrium und Wasser verschlechtert, wobei sie die verminderte Wasseraufnahme als Folge der verminderten Natriumaufnahme betrachteten. Die Wasserpermeabilität selbst betrachteten sie als unveränderlich. Eine weitere Arbeit aus dem selben Jahr (HOLTENIUS und DAHLBORN, 1990b) beschrieb das Rehydratationsverhalten von Schafen, die 48 Stunden lang dehydriert wurden. Die berechnete Wasserabsorption aus dem Rumen betrug demnach  $2 \text{ l} / 20 \text{ min}$ . Dies entspräche  $33,8 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  für  $\Delta\pi = 200$ .

TABARU et al. (1990) untersuchten am isolierten Kuhrumen (in vivo) das Absorptions- und Sekretionsmuster und errechneten aus ihren Daten die Gleichung  $Y = 0,18 X + 63,53$  (Korrelationskoeffizient  $r = -0,988$ ). Dabei gilt allgemein:  $Y = a X + b$ ; mit  $Y = \text{Wasserflux}$  [ $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ],  $a = Y\text{-Achsenabschnitt}$  (Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der Y-Achse),  $X = \text{osmotischer Gradient}$  [mosmol / kg] und  $b = \text{Steigung der Regressionsgeraden}$  (HARMS: Biomathematik Statistik und Dokumentation, Harms Verlag Kiel, 5. Auflage,

1988, Seite 109). Sie stellten eine isoosmotische Absorption aus dem Rumen der Kühe von etwa 0,72 l/h, respektive 4,8 l/h für  $\Delta\pi = 200$  fest. Die Osmolalität des Panseninhaltes, bei der weder Absorption noch Sekretion stattfand, lag mit 353 mosmol/kg etwa 50 mosmol/kg über der des Plasmas und damit über dem isoosmotischen Punkt.

HOSSAINI-HILALI, BENLAMLIH and DAHLBORN (1994) untersuchten die De- und Rehydratation der Black Moroccan Goat und erhielten nach 48-stündigem Wasserentzug einen Körpergewichtsverlust von 6% bei nicht laktierenden Tieren. Die Ergebnisse ihrer Versuche zeigten, daß die Plasmaosmolalität, die Plasmanatrium- und die Plasmaproteinkonzentration zwei bis drei Stunden nach der Tränke wieder die Kontrollwerte erreicht hatten. Daraus schlossen die Autoren auf eine schnelle, nicht näher quantifizierte Wasserabsorption.

ZHAO et al. errechneten 1995 eine negative lineare Beziehung zwischen dem osmotischen Druck des Panseninhaltes (X, mosmol/kg) und der Wasserabsorption durch die Pansenwand von Schafen mit folgender Gleichung:  $Y = -1,22 X + 394$ , Korrelationskoeffizient  $r = -0,91$ . Dies entspricht 150 ml/h für das gesamte Organ oder  $2,08 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  für  $\Delta\pi = 100$ . Unter isoosmotischen Bedingungen wurde eine Wasserabsorption von 25 ml/h für das gesamte Organ oder  $0,46 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  errechnet.

HAUFFE und v. ENGELHARDT (1975) fanden bei Untersuchungen am Omasum von Schafen und Ziegen eine isoosmotische Wasserabsorption von  $29,5 \pm 22,6$  ml/h für das gesamte Organ. Dies entspricht  $0,2 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  bei  $\Delta\pi = 0$ . Auch BUENO (1972) beschrieb eine isoosmotische Absorption von  $39,2 \pm 10,1$  ml/h für das gesamte Omasum.

**Tab. 1: Wasserfluxraten Rumen**

| Tierart                      | $\Delta\pi = 0$<br>[l / h] | $\Delta\pi = 0$<br>[ $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ] | $\Delta\pi = 100$<br>[ $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ]          | Regressionsgerade                         | Autoren                      |
|------------------------------|----------------------------|---|--|---|------------------------------|
| Schafe                       | 0,05                       | 0,7   | 2,0  |   | WARNER & STACY (1968)        |
| Schafe                       | 0,04                       |   |  | $Y = -0,001206 X + 0,404$                 | WARNER & STACY (1972)        |
| Jersey<br>Kuh                | 0,12                       | 0,24  | 2,53   | $Y = 0,208 \cdot X$                       | DOBSON et al. (1976)         |
| Schafe<br>48 h<br>Dehyd.     |                            |   | $\Delta\pi = 200:$<br>33,8<br>[ $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ] |   | HOLTENIUS & DAHLBORN (1990b) |
| Kuh                          | 0,72                       |   | $\Delta\pi = 100: 2,7 \text{ l / h}$<br>$\Delta\pi = 200: 4,8 \text{ l / h}$               | $Y = 0,18 X + 63,53$                      | TABARU et al. (1990)         |
| Schafe                       | 0,025                      | 0,46  | 2,08   | $Y = -1,22 X + 394$                       | ZHAO et al. (1995)           |
| BB<br>Goat                   | 0,011                      | $0,047 \pm 0,012$   | $0,308 \pm 0,028$  | $Y = 0,0027 X + 0,0455$<br>( $r = 0,91$ ) | eigene<br>Untersuchung       |
| BB<br>Goat<br>Mann.          | 0,010                      | $0,041 \pm 0,038$   | $0,219 \pm 0,013$  | $Y = 0,0025 X + 0,0473$<br>( $r = 0,91$ ) | eigene<br>Untersuchung       |
| BB<br>Goat<br>Dehy.          | 0,015                      | $0,064 \pm 0,039$   | $0,207 \pm 0,014$  | $Y = 0,0017 X + 0,0558$<br>( $r = 0,86$ ) | eigene<br>Untersuchung       |
| BB<br>Goat<br>Dehy.<br>Mann. |                            |   | $0,145 \pm 0,020$  |   | eigene<br>Untersuchung       |

$\Delta\pi$  = osmotischer Gradient [mosmol / kg] unter Versuchsbedingungen

Regressionsgerade:  $Y = aX + b$

$Y$  = Wasserflux [ $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ]

$b$  = Y-Achsenabschnitt (Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der Y Achse)

$X$  = jeweiliger osmotischer Gradient [mosmol / kg]

$a$  = Steigung der Regressionsgeraden

$r$  = Korrelationskoeffizient

**Tab. 2: Wasserfluxraten Omasum**

| Tierart                      | $\Delta\pi = 0$<br>[l / h] | $\Delta\pi = 0$<br>[ $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ] | $\Delta\pi = 100$<br>[ $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ] | Regressionsgerade                         | Autoren                          |
|------------------------------|----------------------------|---|---|---|----------------------------------|
| Schafe                       | 0,039                      |   |   |   | BUENO (1972)                     |
| Schafe<br>&<br>Ziegen        | 0,029                      | 0,2   |   |   | HAUFFE &<br>ENGELHARDT<br>(1975) |
| BB<br>Goat<br>dehy.          | 0,008                      | $0,110 \pm 0,054$   | $0,207 \pm 0,026$   | $Y = 0,0016 X + 0,0882$<br>( $r = 0,82$ ) | eigene<br>Untersuchung           |
| BB<br>Goat<br>dehy.<br>Mann. |                            |   | $0,184 \pm 0,020$   | $Y = 0,0013 X + 0,1098$<br>( $r = 0,73$ ) | eigene<br>Untersuchung           |

$\Delta\pi$  = osmotischer Gradient [mosmol / kg] unter Versuchsbedingungen  
 Regressionsgerade:  $Y = aX + b$   
 $Y =$  Wasserflux [ $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ]  
 $b =$  Y-Achsenabschnitt (Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der Y Achse)  
 $X =$  jeweiliger osmotischer Gradient [mosmol / kg]  
 $a =$  Steigung der Regressionsgeraden  
 $r =$  Korrelationskoeffizient

**Tab. 3: Wasserfluxraten Abomasum**

| Tierart                      | $\Delta\pi = 0$<br>[l / h] | $\Delta\pi = 0$<br>[ $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ] | $\Delta\pi = 100$<br>[ $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ] | Regressionsgerade                         | Autoren                |
|------------------------------|----------------------------|---|---|---|------------------------|
| BB<br>Goat<br>dehy.          |                            | $0,0 \pm 0,0$   | $0,022 \pm 0,014$   | $Y = 0,0003 X - 0,0048$<br>( $r = 0,54$ ) | eigene<br>Untersuchung |
| BB<br>Goat<br>dehy.<br>Mann. |                            |   | $0,007 \pm 0,006$   |   | eigene<br>Untersuchung |

$\Delta\pi$  = osmotischer Gradient [mosmol / kg] unter Versuchsbedingungen  
 Regressionsgerade:  $Y = aX + b$   
 $Y =$  Wasserflux [ $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ]  
 $b =$  Y-Achsenabschnitt (Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der Y Achse)  
 $X =$  jeweiliger osmotischer Gradient [mosmol / kg]  
 $a =$  Steigung der Regressionsgeraden  
 $r =$  Korrelationskoeffizient

### **3. Aquaporine**

#### **3.1. Einleitung**

In den vergangenen Jahrzehnten versuchte man, die Mechanismen zu erforschen, mit deren Hilfe Wasser von der einen Seite einer biologischen Membran zur anderen gelangt. Doch erst seit relativ kurzer Zeit gilt die Hypothese, daß es spezifische Proteine für den Wassertransport gibt, als gesichert. Diese Proteine, die zuerst in humanen Erythrozyten gefunden wurden, bezeichnete man als „Aquaporine“ oder „Wasserkanäle“. Überraschenderweise wurde eine ganze Familie dieser Aquaporine identifiziert, die in vielen Säugetiergeweben nachweisbar war. Bis heute wurden allerdings Aquaporine im Vormagenepithel von Wiederkäuern nicht untersucht.

#### **3.2. Die Entdeckung der Aquaporine**

Frühe Arbeiten, die sich mit einem erleichterten Durchtritt von Wassermolekülen durch biologische Membranen beschäftigten, beschrieben als Modellgewebe Erythrozyten, Nierentubuli und die Urinblasen von Amphibien (MACEY, 1984; MEYER und VERKMANN, 1987; VERKMANN, 1989). Dabei blieb allerdings ungeklärt, ob spezifische Wasserkanäle diesen Durchtritt erleichterten, oder ob es sich um unspezifische Kanäle handelte. Erst die Arbeiten von ZHANG et al. (1990 und 1991), die zeigten, daß die Wasserpermeabilität in *Xenopus*oozyten anstieg, wenn diese heterologe mRNA aus Nieren, Retikulozyten und Urinblasen von Amphibien expremierten, gaben einen wichtigen Hinweis auf spezifische Wasserkanäle. Dieser wurde durch die Feststellung eines 30-kDa Wasserkanals in Erythrozyten und den Membranen proximaler Tubuli erhärtet (VAN HOEK et al., 1991 und 1992). PRESTON und AGRE gelang 1991 die Klonierung des humanen 28 kDa „channel-forming integral protein“ (CHIP 28). 1992 zeigten PRESTON et al., daß *Xenopus*oozyten, die CHIP 28 expremierten, eine erhöhte Wasserpermeabilität aufwiesen.

### 3.3. Die Familie der Aquaporine

Die bisher gefundenen sieben Aquaporine der Säugetiere wurden aufgrund der großen Homologien in den Aminosäuresequenzen einschließlich absolut konservierter Sequenzen zu einer Familie zusammengefaßt. Der Prototyp dieser Familie war das 26 kDa „major intrinsic protein“ (MIP 26), dessen Funktion in der Linse ungeklärt ist. Im Gegensatz dazu wurde die Wassertransportfunktion des weitverbreiteten CHIP 28, das auch als „Aquaporin 1“ (AQP 1) bezeichnet wurde, bewiesen (PRESTON, 1992; ZHANG et al., 1993; MA et al., 1994; VAN HOEK et al., 1992; ZEIDEL et al., 1992).

Als AQP 2 wurde ein exklusiv in der Niere („collecting duct“) nachgewiesener Wassertransportkanal („water channel“) bezeichnet, der auch WCH-CD genannt wurde. Für seinen Einbau in die apikale Membran wurde ein vasopressinabhängiger Mechanismus nachgewiesen (DIGIOVANNI et al., 1994; SABOLIC et al., 1995).

WCH-3, dessen Aminosäuresequenz zu 55 % mit der des WCH-CD übereinstimmt, wurde ebenfalls nur in der Niere nachgewiesen (MA et al., 1993). Allerdings ist seine Transportfunktion ungeklärt. Der entsprechende Kanal wurde beim Menschen als „hKID“ bezeichnet und wies eine 80 %ige Übereinstimmung der Aminosäuremuster mit dem WCH-3 der Ratte auf (MA et al., 1995).

Als „mercurial-insensitive water channel“ (MIWC) oder AQP-4 wurde der erste Kanal bezeichnet, der quecksilberunempfindlich war und ausschließlich Wasser transportierte (HASEGAWA et al., 1994). MIWC wurde bereits in vielen Geweben nachgewiesen. Der ebenfalls weitverbreitete AQP-3 wurde aufgrund seiner Transportfunktion für Glycerol als „glycerol intrinsic protein“ (GLIP) bezeichnet. Dagegen ist seine Transportfunktion für Wasser und Harnstoff umstritten (ECHEVARRIA et al., 1994; ISHIBASHI et al., 1994; MA et al., 1994 b). RAINA et al. wiesen 1995 einen weiteren Wasserkanal in Speichel- und Tränendrüsen, im Auge und in der Lunge nach. Dieser erhielt die Bezeichnung AQP-5.

### **3.4. Die Struktur und der Einbau der Aquaporine am Beispiel CHIP28**

CHIP28 bildete nach den Untersuchungen von VERBAVATZ et al. (1993) Tetramere in Zellmembranen. Der Durchmesser dieser Tetramere wurde mit 8,5 nm angegeben (ebd.). Vier Untereinheiten umschlossen eine zentrale Vertiefung, wobei jede Untereinheit als Monomer bezeichnet wurde. Die Länge jedes Monomers wurde mit 5 nm, sein Durchmesser mit 3,2 nm angegeben (ebd.). Obwohl diese Monomere in intakten Zellmembranen nicht einzeln nachgewiesen wurden, gingen VERKMAN et al. (1996) davon aus, daß diese Monomere einzeln und unabhängig von der Anwesenheit anderer Monomere als Wasserkanal funktionierten.

Pro Monomer wurden im Endoplasmatischen Retikulum (ER) nach Beobachtungen von SKACH und VERKMAN (1995) insgesamt vier „membrane-spanning segments“ angelegt, deren Zahl sich im Verlaufe einer „Topologischen Reifung“, deren Einzelheiten ungeklärt sind, auf sechs erhöhte. Es handelte sich dabei um hydrophobe, antiparallel angeordnete und die gesamte Membran durchquerende Alphahelices, die zusammen ein funktionstüchtiges Monomer mit zentralem Wasserkanal bildeten.

KATSURA et al. gelang es 1995, sowohl voll funktionstüchtige Proteine im Golgiapparat und in der Plasmamembran nachzuweisen als auch den vasopressinabhängigen Einbau von WCH-CD in die Membran zu demonstrieren. Die Fragen, ob die funktionstüchtigen Proteine in einem „membrane shuttle“ zur apikalen Plasmamembran transportiert und nach Beendigung des Vasopressinstimulus' durch Endozytose aus dieser Membran entfernt werden, bedürfen der Klärung.

Abschließend bleibt festzustellen, daß über die Wasserkanäle in Wiederkäuerepithelien im allgemeinen und in den Vormagenepithelien im speziellen nichts bekannt ist.

#### ***4. Zusammenfassung der sich aus der Literatur für die eigenen Untersuchungen ergebenden Fragestellungen***

Das sich aus der Literatur ergebende Bild der hämatologischen Daten der Beduinenziege unter Kontroll-, Dehydratations- und Rehydratationsbedingungen kann als vollständig und umfassend betrachtet werden. Gleiches gilt für die Veränderungen des Körpergewichtes und für die Futter- und Wasseraufnahme unter den genannten Bedingungen. Die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen zu diesen Parametern dienten lediglich der Auswahl repräsentativer Tiere, der objektiven Einschätzung ihres Dehydratationsgrades und ihrem Monitoring im Versuchszeitraum unter besonderer Beachtung des Tierschutzes. Weiterhin mußte gewährleistet werden, daß die Tiere nach Ausführung der Biopsie wieder voll leistungsfähig wurden, sodaß eine gute Vergleichbarkeit der Ergebnisse der Wasserfluxversuche (unter Kontroll- und Dehydratationsbedingungen) gegeben war.

Die Literaturangaben zum Wasserflux durch das Vormagenepithel von Wiederkäuern sind heterogen bis widersprüchlich und weisen als einzige methodische Gemeinsamkeit den In-vivo-Ansatz auf. Die damit verbundenen Schwierigkeiten und Fehlerquellen spiegeln sich in den widersprüchlichen Schlußfolgerungen der einzelnen Autoren. Aufgrund dieser unsicheren Aussagen ergab sich die Notwendigkeit, erstmals Wasserfluxe am Vormagenepithel von Wiederkäuern in vitro zu messen. Dabei können jene Unsicherheitsfaktoren ausgeschlossen werden, die in vivo durch eine ungleichmäßige Verteilung eines Markers, die unvollständige Vermeidung des Speichelintrages oder des Abflusses von Panseninhalt sowie durch die ungenaue Schätzung der Pansenoberfläche entstehen. Als Modell dienten dabei die Veränderungen im Absorptions- und Sekretionsmuster, die aufgrund der großen osmotischen Gradienten und der extremen Dehydratation in den Vormägen und im Magen der Beduinenziege entstehen. Dabei wurden in der vorliegenden Arbeit, den tatsächlichen physiologischen Bedingungen vor und nach der Rehydratation folgend, nur iso- und hypoosmotische Zustände untersucht.

### **III. MATERIAL UND METHODEN**

#### ***1. Einleitung***

Ziel der Untersuchungen war es, die Durchlässigkeit der Vormägenepithelien der Beduinenziege für Wasser mit einer direkten volumetrischen Meßtechnik zu untersuchen und die gewonnenen Ergebnisse mit denen der mitteleuropäischen Zannenziege zu vergleichen. Mit Hilfe von Voruntersuchungen wurde die Belastbarkeit der Individuen gegenüber einer Dehydratation und die Vergleichbarkeit der Resultate mit den in der Literatur angegebenen Daten kontrolliert. Außerdem dienten die im Rahmen der Voruntersuchungen gewonnenen Daten der Überprüfung der Widerstandsfähigkeit der Individuen vor und nach der ersten Bioplatentnahme - nur durch diese Voruntersuchungen war die Vergleichbarkeit der zwei Hauptversuche gewährleistet. Zur Überprüfung des verwendeten Vierkanalsystems wurden Vorversuchsreihen mit Dialyseschläuchen, Frosch- und Krötenhaut durchgeführt. Die dabei gewonnenen Daten werden getrennt von dieser Dissertation veröffentlicht.

#### ***2. Material***

##### **2.1. Versuchstiere**

Aus einer Herde von Beduinen-Sinai-Ziegen (Black Bedouin Goats), im folgenden kurz Beduinenziegen genannt, des "Canadian Center for Ecological Zoology" der Universität Tel Aviv / Israel wurden je drei männliche und weibliche Tiere (N = 6) im Alter von 4 - 6 Jahren ausgewählt. Es handelte sich um gesunde weibliche, nicht laktierende Tiere mit einem Körpergewicht von 21,5 - 35 kg (voll hydriert) und um gesunde männliche Tiere mit einem Körpergewicht von 28,8 - 35,6 kg (voll hydriert). Die Kennzeichnung und Bezeichnung der Tiere erfolgte mit den Nummern # 38, # 51 und # 165 für die weiblichen und mit # 41, # 47 und # 49 für die männlichen Tiere.

Bei den Zannenziegen wurden drei gesunde weibliche, nicht laktierende Tiere (N = 3) im Alter von vier Jahren ausgewählt. Sie hatten ein Körpergewicht von 31 - 36,6 kg (voll hydriert) und die Kennzeichnung und Bezeichnung erfolgte mit den Nummern # 463, # 481 und # 496.

## **2.2. Haltungsbedingungen**

Die Tiere wurden einzeln in nicht überdachten Außenboxen gehalten. Sie erhielten Alfalfa Heu ad libitum und, soweit nicht anders genannt, einmal täglich Wasser (für die Dauer von zehn Minuten ad libitum). Das restliche Wasser wurde wieder entfernt. Alle Tiere hatten jederzeit freien Zugang zu Salzlecksteinen.

Die Durchführung der Versuche erfolgte während der Sommermonate (Mai bis August 1995) an der Tel Aviv Universität / Israel. Es herrschten Tagestemperaturen im Schatten von etwa 30 Grad Celsius. Die Tiere waren tagsüber ständig der Sonneneinstrahlung ausgesetzt. Der Himmel war stets wolkenlos. Im Beobachtungszeitraum fiel kein Regen. Lediglich die relative Luftfeuchtigkeit war mit 60 - 70 % höher als im natürlichen Habitat der Beduinenziegen, der Wüste, wo z. T. nur 20 % oder weniger erreicht werden.

## **3. Methoden**

### **3.1. Voruntersuchungen (Vorbereitung der Versuchstiere)**

Unter den in Kap. 2.2. angegebenen Bedingungen sollte eine Dehydratation der Tiere erreicht werden, die bei den Beduinenziegen einen Verlust von etwa 25 % ihres ursprünglichen Körpergewichtes betragen sollte, bei den Zannenziegen etwa 20 %. Als ursprüngliches Körpergewicht wurde das durchschnittliche Körpergewicht der letzten drei Kontrolltage vor Versuchsbeginn (Dehydratation), jeweils vor der täglichen Tränke, berechnet (s. Tab. 4). Aus diesen Vorgaben resultierten viereinhalbtägige Beobachtungszeiträume für die Beduinenziegen und dreieinhalbtägige Beobachtungszeiträume für die Zannenziegen.

Die Tiere wurden an die Versuchsbedingungen gewöhnt, indem sie täglich zur gleichen Stunde am späten Nachmittag getränkt wurden. Gleichzeitig wurde das restliche Futter entfernt, gewogen und frisches, gewogenes Futter verteilt. Vor Beginn der Vorversuche wurden zwei Probedehydratationen durchgeführt, von denen die ersten einen Tag kürzer als die zweiten und alle weiteren waren. Die Beduinenziegen wurden nach der Entnahme des Biopats (Pansenepithel) für den ersten Wasserfluxversuch einer weiteren Voruntersuchung unterzogen, um eine mögliche Beeinträchtigung des Pansens, seiner Funktionen oder seiner Fähigkeit, Wasser zu speichern, auszuschließen (s. Tab. 6). Pro Beduinenziege kamen insgesamt drei Voruntersuchungen zur Auswertung. Davon entfielen zwei auf die Zeit vor und eine auf die Zeit nach der Entnahme der Biopate (erster Hauptversuch). Die Voruntersuchungsdaten der Zannenziegen, die lediglich am zweiten Hauptversuch teilnahmen, wurden für zwei De- und Rehydratationszyklen ausgewertet.

Ein De- und Rehydratationszyklus dauerte für die Beduinenziegen elf Tage:

- 1) dreitägige Kontrolle mit täglicher Tränke
- 2) viertägige Dehydratation
- 3) Rehydratationsversuch am Morgen des fünften Tages (nach viereinhalb Tagen ohne Tränke)
- 4) dreitägige Erholungsphase

Da die Zannenziegen aus tierschützerischen Gründen nur eine dreieinhalb tägige Dehydratation durchliefen, betrug die Länge ihres De- und Rehydratationszykluses lediglich zehn Tage.

Die Tiere wurden täglich gewogen und getränkt und das im Tränkeimer verbleibende Wasser nach einiger Zeit wieder entfernt (s. Tab. 5). In der Dehydratationsphase wurde den Tieren während der oben angegebenen Zeiträume das Wasser entzogen; Futter stand weiter ad libitum zur Verfügung. Nach viereinhalb Tagen erhielten die Beduinen-, nach dreieinhalb Tagen die Zannenziegen am Rehydratationstag Wasser ad libitum. Dieser Zyklus wurde von März bis Anfang August ständig wiederholt, um die Tiere an die Belastung und die Probenentnahme zu gewöhnen. Da die Zannenziegen keine Wasserfluxversuche unter Kontrollbedingungen (Biopsie, s. u.), also keinen ersten Hauptversuch zu absolvieren hatten, wurden sie erst ab Anfang Juni dem oben beschriebenen Zyklus unterworfen. Während der gesamten Zeit erhielten alle Tiere Alfalfa Heu ad libitum.

**Tab. 4: Beispiel eines Elftagezyklus' (Beduinen Ziegen)**

| Tag    | So | Mo | Di | Mi | Do | Fr | Sa | So | Mo | Di | Mi |
|--------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| Wasser | +  | +  | +  | -  | -  | -  | -  | +  | +  | +  | +  |
| Status | H  | H  | H  | D1 | D2 | D3 | D4 | R  | H  | H  |    |
| KGW    | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  |    |    |    |
| Blut   | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | *  | +  | +  | +  |

Wasser: „+“ einmal pro Tag zum gleichen Zeitpunkt (später Nachmittag) Wasser angeboten; an „R“-Tagen jedoch morgens. Die aufgenommene Wassermenge wurde ermittelt.

„-“ kein Wasser erhalten

Status: „H“ Hydratation, Wassergabe einmal täglich, Restwasser später entfernt

„D1 - D4“ Dehydratation, keine Wassergabe

„R“ Rehydratation (Wassergabe ad lib.) nach viereinhalb (Zannenziegen: dreieinhalb) Tagen ohne Wasser

KGW: „+“ Körpergewicht ermittelt (vor der Tränke)

Blut: „+“ Blutentnahme aus der V. jugularis

„\*“ am Rehydratationstag *zusätzlich* sechsmal im Abstand von je einer Stunde; erste Entnahme genau eine Stunde nach der Tränke

### 3.2. Hauptversuche (Wasserfluxversuche)

Nachdem die einzelnen Tiere wie unter 3.1. beschrieben, auf ihre Widerstandsfähigkeit gegenüber Wasserentzug hin überprüft worden waren und die gewonnenen Daten zeigten, daß die Werte mit den aus der Literatur bekannten übereinstimmten, konnten die eigentlichen Wasserfluxversuche beginnen. Hierbei wurden die Beduinenziegen je einem Hauptversuch unter Kontroll- und unter Dehydratationsbedingungen unterzogen (s. Tab. 6). Die Zannenziegen nahmen lediglich am Hauptversuch unter Dehydratationsbedingungen teil.

**Tab. 5: Datenerhebung Voruntersuchung und Hauptversuch**

|                   | KGW, F, W | Blutdaten | Wasserfluxdaten |
|-------------------|-----------|-----------|-----------------|
| Voruntersuchungen | +         | +         |                 |
| Hauptversuche     | +         | +         | +               |

KGW: Körpergewicht in kg

F: aufgenommene Futtermenge pro 24 h in kg

W: aufgenommene Wassermenge pro 24 h in kg

**Tab. 6: Zeitliche Abfolge von Voruntersuchungen und Hauptversuchen**

| Vorunter-<br>suchung | Vorunter-<br>suchung | Hauptversuch<br>in <b>Hydratation</b><br>(nur Beduinenziegen) | Vorunter-<br>suchung | Hauptversuch<br>in <b>Dehydratation</b><br>(BZ und ZZ) |
|----------------------|----------------------|---|----------------------|--|
|                      |                      |   |                      |  |

Die Voruntersuchung zwischen den beiden Hauptversuchen war notwendig, um die vollständige Erholung der Individuen von der Operation, die zur Entnahme des ersten Bioplates durchgeführt wurde, sicherzustellen. Erst diese erneute Voruntersuchung, die in keinem Fall abweichende Ergebnisse im Vergleich zu den vorangegangenen Voruntersuchungen erbrachte, stellte die Vergleichbarkeit der bei den Hauptversuchen in Hydratation und Dehydratation gewonnenen Daten sicher.

### 3.3. Bestimmung des Körpergewichtes, der Futter- und Wassermenge

Das Körpergewicht wurde jeden Morgen auf einer elektrischen Waage „Datex Model 01“ ermittelt. Das Trinkwasser wurde in Eimern abgefüllt und vor und nach dem Trinken gewogen (elektrische Waage „Datex Model 01“). Das Futter wurde jeden Nachmittag um die selbe Uhrzeit gewogen (elektrische Waage „Datex Model 01“) und in die Raufen (separat für jedes Tier) verbracht. Nach 24 Stunden wurde das restliche Futter erneut gewogen und das aufgenommene Futter als Differenz beider Gewichte errechnet.

### **3.4. Bestimmung der Blutparameter (Entnahme und Analyse)**

Die Blutentnahme erfolgte jeden Morgen als erstes in den Außenboxen aus der V. jugularis ext., wobei die Tiere nach einer kurzen Eingewöhnungsphase keinerlei Erregung zeigten. Es wurden jeweils 5 ml Blut entnommen und in Li-heparinisierte Röhrchen gefüllt.

Nach der Entnahme von Vollblut zur Bestimmung des Hämatokrit und des Hämoglobin wurde die restliche Blutprobe sofort zentrifugiert (Runne, Heidelberg, 4000 U / min, 10 min), und das gewonnene Plasma wurde dann bis zur Durchführung der Analysen bei 4 Grad Celsius gelagert. Am Rehydratationstag wurde den Tieren zusätzlich zur morgendlichen Blutentnahme sechsmal im Abstand von je einer Stunde Blut entnommen, wobei die erste dieser sechs Blutentnahmen genau eine Stunde nach der Tränke erfolgte.

Für die Bestimmung des Hämatokrit wurde ein Teil des entnommenen Vollblutes in zehn Glaskapillaren pro Probe gezogen und separat zentrifugiert (s. o.). Anschließend wurden die Glaskapillaren mit Hilfe von Millimeterpapier ausgewertet. Der durchschnittliche Hämatokrit einer Probe ergab sich als Mittelwert der Differenzen der Füllungslängen und der Plasmaanteile.

Die Hämoglobinkonzentration wurde mit dem Testbesteck Sigma-525-5 ermittelt.

Folgenden Analysen wurden mit dem gewonnenen Plasma durchgeführt: Die Plasmaosmolalität (Wescor 5100c osmometer), die Natrium- und Kaliumkonzentration des Plasma's (Corning 480 Flammenphotometer), die Chloridkonzentration (CMT 10 Radiometer), die Harnstoffkonzentration (Colorimetrische Methode nach FOSTER und HOCHHOLZER, 1971) und die Proteinkonzentration (Testbesteck Sigma-540).

### **3.5. Hauptversuche**

#### **3.5.1. Biopsie**

Die Kontrollversuche an den voll hydrierten Beduinenziegen erfolgten ausschließlich an Epithelien des Rumen, die zu diesem Zweck mit einer Biopsie in Vollnarkose im Zentrum der

linken Seite des Organs entnommen wurden. Die hierfür erforderliche Operationstechnik entspricht weitestgehend der Methode zur chirurgischen Entleerung der Vormägen. Alle Tiere erholten sich in kürzester Zeit von diesem Eingriff und zeigten nach einer zweiwöchigen Ruhepause dasselbe De- und Rehydratationsverhalten wie vor der Entnahme des etwa handteller großen Biopats. Nach der Beendigung der finalen Wasserfluxversuche in Dehydratation wurden bei den Sektionen in allen sechs Fällen eine vollständige Verheilung und Vernarbung am Pansen gefunden.

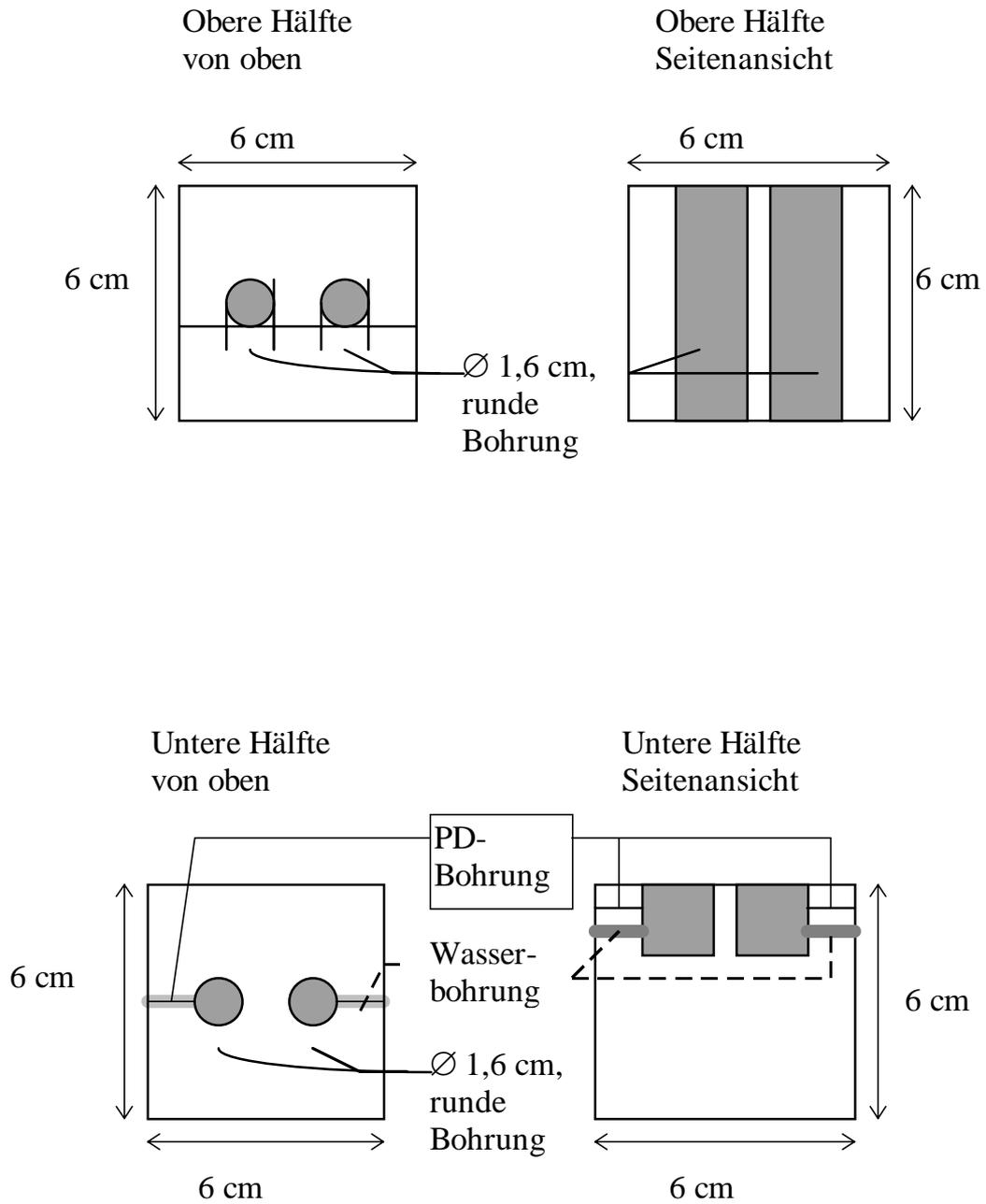
Für die finalen Wasserfluxversuche in Dehydratation wurden alle neun Ziegen wie folgt vorbereitet: Nach der allmorgendlichen Blutentnahme und Feststellung des Körpergewichtes wurden die Tiere am fünften (Zannenziegen: vierten) Tag der Dehydratation in den Operationssaal gebracht, wo ihnen Wasser durch Umschütten von einem Eimer in einen zweiten gezeigt wurde (Augen, Gehör, Geruch). DAHLBORN et al. (1988) haben gezeigt, daß dies bereits ausreicht, um den ADH-Spiegel in gleichem Maße abzusenken wie tatsächliches Trinken. Diese Maßnahme war notwendig, da die physiologische Situation unmittelbar nach der Tränke simuliert werden sollte. Nachdem die Tiere in eine tiefe Narkose gelegt worden waren, wurden Biopate vom Rumen (im Zentrum der rechten Seite des Organs), vom Abomasum und vom Omasum genommen. In einem Einzelversuch wurde auch ein Biopat vom Duodenum descendens entnommen. Nach dieser Entnahme wurden die Tiere sofort durch eine Überdosis Pentobarbital getötet. Alle Tierkörper wurden nach der vollständigen Entnahme der oben genannten Organe von der zoologischen Abteilung des Institutes für Archäologische Biologie der Universität Tel Aviv zur Archivierung und Auswertung ihres knöchernen Skelettes übernommen.

In beiden Versuchsreihen wurden die entnommenen Biopsien noch im Operationssaal mit einem körperwarmen (38,5 Grad Celsius) und begasten (Carbogen: 95 % Sauerstoff, 5 % Kohlendioxid) Puffer (s. Tab. 7) gewaschen. Anschließend wurden die Epithelien von den Muskelschichten mechanisch getrennt und in einem puffergefüllten und begasten Dewar-Gefäß ins Labor gebracht.

### 3.5.2. Wasserfluxversuche

Im Labor wurden die Epithelien nochmals in einer erwärmten und begasten Pufferlösung gereinigt und dann in eine modifizierte Kammer nach Ussing (s. Zeichnung 1) verbracht. Dabei wurde das Gewebe in allen Fällen so fixiert, daß sich die Serosa auf der „offenen“, begasten Seite und die Mucosa auf der „geschlossenen“ Seite der Kammer befand. In dieser beheizten und einseitig begasten Kammer blieb das Epithel während der gesamten Dauer der Wasserfluxversuche. Der Puffer auf der „geschlossenen“ Seite des Systems wurde etwa einmal stündlich durch neuen, körperwarmen und begasten Puffer ersetzt. Die Reihenfolge der Puffer auf dieser Seite des Systems ist Tab. 8 zu entnehmen. Wasserdurchströmte Wärmebohrungen hielten die „geschlossene“ untere Hälfte der modifizierten Ussingkammer auf einer konstanten Temperatur von 38,5 Grad Celsius. Auf der „offenen“ Seite des Systems wurden 500 ml körperwarmen Puffers (Osmolalität: 300 mosmol / kg) pro Kammer ständig mit Hilfe einer Peristaltikpumpe zwischen einem beheizten Vorratsbehälter und der Kammer zirkuliert. Gleichzeitig wurde diese Seite der Kammer ständig mit vorgewärmtem Carbogen begast.

Der Zustand der Epithelien wurde mit Hilfe von Potential-Differenz-Messungen (PD) nach der jeweiligen Equilibrierung des Systems im Anschluß an einen Puffertausch auf der „geschlossenen“ Seite und unmittelbar vor einer solchen Operation überprüft. Zu diesem Zweck befand sich oberhalb der „Wasserbohrung“ eine zweite Bohrung („PD-Bohrung“) in der unteren Hälfte der Ussingkammer. Durch sie wurden mit Agar-Agar und KCl gefüllte Plastikschläuche (Agarbrücken) in Dichtungen geführt, die über KCl gefüllte Bechergläser mit Kalomelektroden verbunden waren. Auf der offenen Seite des Systems wurden die Agarbrücken in die Ussingkammern hineingeführt und verbunden diese ebenfalls über KCl gefüllte Bechergläser mit Kalomelektroden. Diese Elektroden waren wiederum mit einem Voltmeter verbunden, das die Spannung in mV anzeigte. Die mV-Werte dienten lediglich dem Monitoring des Gewebes und zeigten den Zeitpunkt an, an dem ein Versuch abzubrechen war. Vor Versuchsbeginn wurde das Eigenpotential gemessen und anschließend abgeglichen.



**Zeichnung 1: Modifizierte Kammer nach Ussing, halboffenes System**

**Tab. 7:      Rezepte der verwendeten Puffer**

|   | MG [g / mol] | [mmol / l] | [g / 10 l] |
|---|--------------|------------|------------|
| 1) Ca Cl <sub>2</sub> · 2 H <sub>2</sub> O                              | 110,99       | 1,2        | 1,332      |
| 2) Mg Cl <sub>2</sub> · 6 H <sub>2</sub> O                              | 40,3         | 1,2        | 2,44       |
| 3) Na <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub> · 2 H <sub>2</sub> O                | 177,99       | 2,4        | 4,27       |
| 4) NaH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> · H <sub>2</sub> O                  | 137,99       | 0,4        | 0,55       |
| 5) NaHCO <sub>3</sub>   | 84,01        | 25         | 21         |
| 6) D - Glucose · H <sub>2</sub> O                                       | 180,6        | 5          | 9,03       |
| 7) K Cl   | 74,56        | 5          | 3,73       |
| 8) Na-acetat · 3 H <sub>2</sub> O                                       | 136,08       | 7          | 9,526      |
| 9) Na-propionat (Prop. C <sub>3</sub> H <sub>5</sub> O <sub>2</sub> Na) | 96,06        | 5          | 4,803      |
| 10) Na-butyrat (But. C <sub>4</sub> H <sub>7</sub> NaO <sub>2</sub> )   | 110,04       | 2          | 2,20       |

Alle verwendeten Puffer hatten einen pH-Wert von 7,4 - 7,5. Die Bezeichnung der jeweiligen Pufferlösung erfolgte aufgrund ihres osmotischen Druckes.

Die Positionen drei bis zehn wurden in zwei Liter Aqua dest. gelöst. Danach wurden weitere sechs Liter Aqua dest. zugegeben. Position zwei wurde in zwei Liter Aqua dest. separat gelöst, anschließend den ersten acht Litern Lösung zugegeben. Daraufhin wurde der pH-Wert überprüft und mit Salzsäure (HCl) auf einen Wert von 7,6 - 7,8 eingestellt. Anschließend wurde diese Lösung eine halbe Stunde mit Carbogen (95 % O<sub>2</sub> + 5 % CO<sub>2</sub>) begast. Der pH-Wert wurde wiederum kontrolliert und nötigenfalls mit Salzsäure auf 7,4 - 7,5 eingestellt. Position eins wurde in kleinen Dosen zugegeben und gelöst. Von der so gewonnenen Lösung wurde ein Liter abgefüllt. Diesen bezeichnen wir als *Pufferlösung 100 mosmol / kg*.

Ein weiterer Liter, der mit 18,21 Gramm D-Mannitol (182,17 g / mol) gemischt wurde, ergab die *Pufferlösung 200+ mosmol / kg*.

Ein dritter Liter wurde mit 3,01 Gramm Natriumchlorid (NaCl) gemischt und ergab die *Pufferlösung 200 mosmol / kg*.

Zu den verbleibenden sieben Liter wurde 42,135 Gramm Natriumchlorid (NaCl) gelöst und diese ergaben die *Pufferlösung 300 mosmol / kg*, die auch zur Reinigung und zum Transport der Gewebe benutzt wurde.

Die lediglich am Versuchsende verwandte *Pufferlösung 100+ mosmol / kg* wurde durch Auflösen von 18,21 Gramm D-Mannitol in einem Liter Aqua dest. erstellt.

Für die nur anfänglich verwendete *Pufferlösung 300+ mosmol / kg* wurden zu einem vierten Liter der oben beschriebenen Lösung 36,42 Gramm D-Mannitol gemischt.

**Tab. 8: Reihenfolge der Pufferlösungen auf der „geschlossenen“ mukosalen Seite des Systems**

| Messung  | 1.                                     | 2.                                | 3.                                 | 4.   | 5.                                | 6.   |
|--|--|-----------------------------------|------------------------------------|------|-----------------------------------|------|
| Osmolalität<br>[mosmol / kg]                   | 300                                    | 100                               | 200                                | 200+ | 100                               | 100+ |
| Simulierter<br>In-vivo-<br>Zustand im<br>Rumen | Dehydration, kurz<br>vor der<br>Tränke | unmittelbar<br>nach der<br>Tränke | mehrere<br>Std. nach<br>der Tränke |      | unmittelbar<br>nach der<br>Tränke |      |

1. - 6. Messung: Die Messungen beziehen sich auf den Zeitpunkt, an dem das Gewebe in der Ussingkammer unter Versuchsbedingungen eingespannt war. Zu diesem Zeitpunkt wurde der Computer gestartet und die quantitative Messung des Wasserflux begann. Jede Messung dauerte etwa eine bis eineinhalb Stunden, in jedem Fall aber bis zum Erreichen eines Äquilibrium. Der fünfte Puffer entspricht dem zweiten und diente der Berechnung einer Regressionsgeraden. Mit Hilfe dieser Geraden konnte der zeitabhängige Faktor eliminiert werden.

Die direkte quantitative Messung des Wasserflusses erfolgte mit dem „Nanoinjektor“ der Firma Cosinus (Dipl.-Ing. P. Verstichel, 82, Rue du Vignoble, 1420 Braine-l'Alleud, Belgien). In der für diese Versuche angefertigten und modifizierten Version handelt es sich um ein computergesteuertes Vierkanalsystem, das Wasserbewegungen im Nanoliterbereich registriert und in Sekundenfrist ausgleicht. Dadurch arbeitet das System selbst bei größeren Flußraten ständig im hydrostatischen Äquilibrium, sodaß für die auftretenden Wasserflüsse lediglich osmotische Gradienten und Transportvorgänge im gemessenen Epithel verantwortlich sein können.

Das System besteht aus einem handelsüblichen Personal Computer, der mit einer entsprechenden Hard- und Software vom Hersteller modifiziert wurde, einem on-line angeschlossenen Plotter, einer elektronischen Steuereinheit für vier Kanäle, einer Detektoreinheit für vier Kanäle und den jeweiligen Verbindungskabeln und -schläuchen (BOURGUET, 1964).

Das zugrundeliegende Prinzip ist hierbei das der „kommunizierenden Röhren“: Die „geschlossene“ Seite der modifizierten Ussingkammer (s. Kap. 3.5.2.) ist über dünne Schläuche mit der Detektoreinheit verbunden. Diese besteht aus einem Plexiglasblock mit einem Aufsatz aus dem gleichen Material. Durch den Block ist pro Kanal eine waagerechte Bohrung getrieben, deren eine Seite mit dem von der Ussingkammer kommenden Schlauch verbunden ist, während die zweite Seite die Verbindung mit einer ausgleichenden Mikropumpe (pro Kanal) herstellt. In der Mitte des Blockes ist pro Kanal eine zweite, senkrechte Bohrung angebracht, die an ihrem tiefsten Punkt auf die erste, waagerechte Bohrung trifft. Diese zweite Bohrung, die bis zur oberen Seite des Plexiglasblockes führt, verbreitert sich an ihrem oberen Ende konisch. Dadurch entsteht auf der „geschlossenen“ Seite des Systems erstmals eine Öffnung zur Atmosphäre. Folglich ändert sich der Flüssigkeitsspiegel an dieser Stelle in direkter Abhängigkeit zu einem möglichen Flüssigkeitsnettotransport im Gewebe.

Die senkrecht eingeklebte Platinnadel des Aufsatzes, die über einen elektrischen Kontakt mit der elektronischen Einheit verbunden ist, ragt bei korrekter Ausrichtung genau so weit in den Plexiglasblock hinein, daß ihre Spitze am Beginn der konischen Erweiterung der senkrechten Bohrung, die ebenfalls über einen elektrischen Kontakt mit der elektronischen Einheit verbunden ist, endet. Steht eine Flüssigkeit in diesen kommunizierenden Röhren, deren Pegel die konische Erweiterung der senkrechten Bohrung erreicht, so ist die Platinnadel des Aufsatzes in diese Flüssigkeit eingetaucht und der elektrische Stromkreis der elektronischen Einheit über die beiden Kontakte geschlossen. Wird in der Ussingkammer Flüssigkeit von der geschlossenen, mukosalen zur offenen, serosalen Seite transportiert, so sinkt der Pegel in der senkrechten Bohrung der Detektoreinheit und unterbricht dadurch den elektrischen Stromkreis. Daraufhin sendet die elektronische Einheit so lange ein Arbeitssignal an die ausgleichende Mikropumpe, bis das notwendige Volumen aufgefüllt und der Stromkreis wieder geschlossen ist. Gleichzeitig meldet sie dieses Volumen pro (vorzuwählender) Zeiteinheit an den Computer, der dieses automatisch speichert und auf dem angeschlossenen Plotter graphisch darstellt.

Als Ergebnis erhält man dann das transportierte Nettovolumen pro Zeiteinheit. Sie beträgt in dieser Versuchsreihe immer eine Minute. Der Vollständigkeit halber sei hier erwähnt, daß das gesamte System auch bei einer Transportumkehr funktioniert. Dann wird zusätzliches Volumen abgepumpt, statt fehlendes ersetzt.

Die vier Kanäle des Systems wurden nach der Entnahme der Rumenbioptate der hydrierten Beduinenziegen jeweils ausschliesslich mit diesem Epithel beschickt (Tab. 10). Es fanden also vier parallele Versuche pro Tier statt, wobei jedes der Epithelien der in Tab. 8 beschriebenen Pufferreihenfolge unterzogen wurde.

In vier Versuchen wurden der zweite und dritte Puffer vertauscht (Beduinenziege # 51, Kanal 1 und 3, Beduinenziege # 165, Kanal 2 und 4). Die Rumenbioptate der Beduinenziegen # 41 und # 47 wurden keinem 200-mosmol / kg-Puffer, dafür aber einem 300+-mosmol / kg-Puffer ausgesetzt (Tab. 9).

**Tab. 9a: Abweichende Reihenfolge der Pufferlösungen auf der „geschlossenen“ Seite des Systems bei den Versuchen mit den Biopsien der hydrierten Beduinenziege # 41**

|                                      | 1. Messung                         | 2. Messung                  | 3. Messung | 4. Messung | 5. Messung                  |
|--------------------------------------|------------------------------------|-----------------------------|------------|------------|-----------------------------|
| Osmolalität [mosmol / kg]            | 300                                | 100                         | 200+       | 300+       | 100                         |
| Simulierter In-vivo-Zustand im Rumen | Dehydratation, kurz vor der Tränke | unmittelbar nach der Tränke |            |            | unmittelbar nach der Tränke |

1. - 5. Messung: Die Messungen beziehen sich auf den Zeitpunkt, an dem das Gewebe in der Ussingkammer unter Versuchsbedingungen eingespannt war. Zu diesem Zeitpunkt wurde der Computer gestartet und die quantitative Messung des Wasserflux begann. Jede Messung dauerte etwa eine bis eineinhalb Stunden, in jedem Fall aber bis zum Erreichen eines Äquilibrium. Der fünfte Puffer entspricht dem zweiten und diente der Berechnung einer Regressionsgeraden. Mit Hilfe dieser Geraden konnte der zeitabhängige Faktor eliminiert werden.

**Tab. 9b: Abweichende Reihenfolge der Pufferlösungen auf der „geschlossenen“ Seite des Systems bei den Versuchen mit den Biopsien der hydrierten Beduinenziege # 47**

|                                      | 1. Messung                         | 2. Messung                  | 3. Messung | 4. Messung                         |
|--------------------------------------|------------------------------------|-----------------------------|------------|------------------------------------|
| Osmolalität [mosmol / kg]            | 300                                | 100                         | 200+       | 300                                |
| Simulierter In-vivo-Zustand im Rumen | Dehydratation, kurz vor der Tränke | unmittelbar nach der Tränke |            | Dehydratation, kurz vor der Tränke |

1. - 4. Messung: Die Messungen beziehen sich auf den Zeitpunkt, an dem das Gewebe in der Ussingkammer unter Versuchsbedingungen eingespannt war. Zu diesem Zeitpunkt wurde der Computer gestartet und die quantitative Messung des Wasserflux begann. Jede Messung dauerte etwa eine bis eineinhalb Stunden, in jedem Fall aber bis zum Erreichen eines Äquilibrium. Der vierte Puffer entspricht dem ersten und diente der Berechnung einer Regressionsgeraden. Mit Hilfe dieser Geraden konnte der zeitabhängige Faktor eliminiert werden.

Von den vier Kanälen des Systems wurden beim finalen Wasserfluxversuch der dehydrierten Beduinenziegen (D5) und der dehydrierten Zannenziegen (D4) jeweils zwei mit Rumen-, einer mit Abomasum und einer mit Omasumepithel (Tab. 10 und 11) beschickt. Es fanden also vier Versuche pro Tier statt, wobei jedes der Epithelien der in Tab. 8 beschriebenen Pufferreihenfolge unterzogen wurde.

**Tab. 10: Gemessene Epithelien pro Beduinenziege im Hauptversuch**

|                                 | Kanal 1 | Kanal 2 | Kanal 3  | Kanal 4 |
|---------------------------------|---------|---------|----------|---------|
| 1. Wasserfluxversuch (hydriert) | Rumen   | Rumen   | Rumen    | Rumen   |
| 2. Wasserfluxversuch (D5)       | Rumen   | Rumen   | Abomasum | Omasum  |

**Tab. 11: Gemessene Epithelien pro Zannenziege im Hauptversuch**

|                           | Kanal 1 | Kanal 2 | Kanal 3  | Kanal 4 |
|---------------------------|---------|---------|----------|---------|
| Wasserfluxversuch<br>(D4) | Rumen   | Rumen   | Abomasum | Omasum  |

### 3.6. Gewicht und Oberfläche der untersuchten Vormagenepithelien

Unmittelbar nach der Entnahme der Biopate und der Tötung der Tiere wurden Rumen, Omasum und Abomasum exenteriert, von Muskelschicht und Bindegewebe befreit, gereinigt und gewaschen. Anschließend wurde das Gewicht im frischen Zustand festgestellt und die Epithelien in einen Trockenofen verbracht. Dort wurden sie solange getrocknet, bis beim täglichen Wiegen kein Gewichtsverlust mehr feststellbar war. Dieses letzte Gewicht wurde zum jeweiligen Biopattrockengewicht addiert und ergab das Trockengewicht (ebenso beim Gewicht im frischen Zustand) des gesamten Organs des Tieres.

Das Biopatgewicht im frischen und im getrockneten Zustand setzte sich aus den Gewichten der eigentlichen Meßbezirke (der Ussingkammern) und den Gewichten des umgebenden Gewebes zusammen. Dieses Restgewebe wurde zudem in einem planimetrischen Verfahren untersucht, so daß das Verhältnis zwischen ermittelter Fläche (in cm<sup>2</sup>) und bekanntem Gewicht im frischen oder getrockneten Zustand (in g) errechnet werden konnte. Mit diesem Verhältnis und dem Trockengewicht ließ sich die Gesamtoberfläche der untersuchten Organe hinreichend genau bestimmen.

Der Oberflächenvergrößerungsfaktor wurde bei diesen Berechnungen nicht berücksichtigt, da es sich um annähernd denselben Faktor für den Meßbezirk und das gesamte Organ handelt. Dieser Faktor wurde von SCHNORR und VOLLMERHAUS (1967) für das Rind mit 7, von HOFMANN und SCHNORR (1982) mit 10 - 25 („Extreme waren 5 und 40“) angegeben. Auf mündliche Anfrage teilte HOFMANN 1996 mit, daß unter den gegebenen Versuchsbedingungen mit einem „Oberflächenvergrößerungsfaktor von 6 bis 7“ zu rechnen sei.

#### 4. Statistik

In der vorliegenden Arbeit wurde für die Anzahl der Tiere die Abkürzung „N“ und für die Anzahl der Messungen die Abkürzung „n“ verwendet. Als Lagemaß wurde der arithmetische Mittelwert und als Streuungsmaß der mittlere Fehler des Mittelwertes (Standardfehler), englisch: Standard Error of Means (S. E. M.), berechnet. Dieser Standardfehler S. E. M. kann auch als Standardabweichung der Mittelwerte betrachtet werden und ergibt sich als

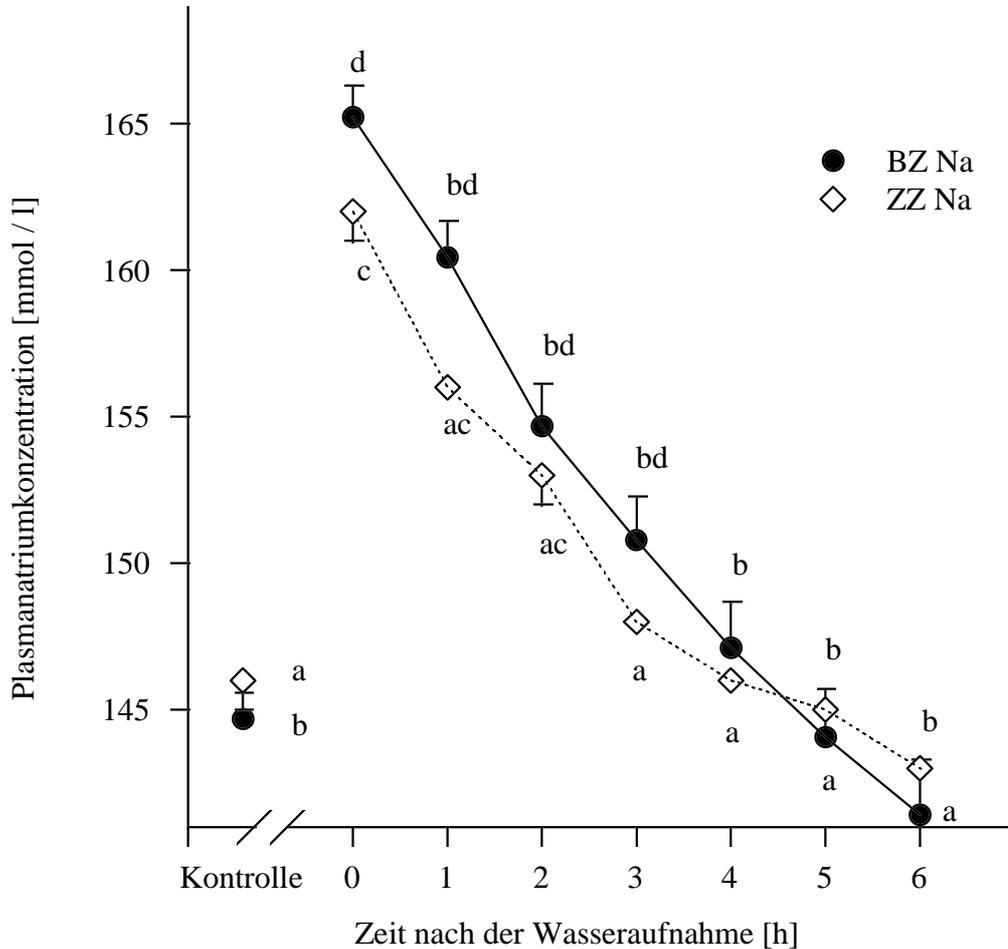
$$\text{S. E. M.} = s \cdot (\text{Wurzel aus } n)^{-1}$$

wobei *s* die Standardabweichung der jeweiligen Werte und *n* die Anzahl dieser Werte ist, aus denen der Mittelwert gebildet wird. Die Fehlerbalken, die diese S. E. M. in den Graphen symbolisieren, sind aus Übersichtsgründen in einigen Fällen nur in eine Richtung dargestellt. Die dargestellten Regressionsgeraden durch die arithmetischen Mittelwerte wurden durch die Gleichung  $Y = a \cdot X + b$  beschrieben. Sie wurden nur für solche Wasserfluxdaten erstellt, die mindestens drei verschiedene osmotische Gradienten als Grundlage der Messreihe aufwiesen. Andernfalls wurden die arithmetischen Mittelwerte durch Interpolation verbunden.

Die Daten der Voruntersuchungen wurden zunächst einer zweifachen Varianzanalyse unterzogen, wobei die zwei Einflußfaktoren Zeit [Tage] und Rassen, also Beduinen- oder Zannenziegen, waren. Anschließend wurde der Tukey-Test durchgeführt, der zwei multiple Vergleiche gegenüberstellte: Zum einen der Vergleich zum Kontrollzustand „N“ und zum anderen der Vergleich zum Zeitpunkt Null. Der Zeitpunkt Null war bei den Zannenziegen nach dreieinhalb und bei den Beduinenziegen nach viereinhalb Tagen Dehydratation erreicht. Die Daten der Wasserfluxversuche wurden mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test daraufhin geprüft, ob für die Differenz der zu vergleichenden Paare eine Normalverteilung angenommen werden darf. Aufgrund der Ergebnisse wurde anschließend der nicht parametrische Wilcoxon-Vorzeichen-Rangtest für den Vergleich von zwei abhängigen Stichproben (Individuen im Kontroll- und Dehydratationszustand) durchgeführt.

Die graphische Darstellung der Versuchsergebnisse wurde mit dem Computerprogramm SigmaPlot v. 2.01 (Jandel Scientific) erstellt, die statistischen Berechnungen erfolgten mit SigmaStat v. 1.0 (Jandel Scientific). Die Graphen selbst sind unterschiedlich für die

Ergebnisse der Voruntersuchungen einerseits und die der Wasserfluxversuche andererseits. Sie werden nachfolgend beispielhaft dargestellt.



**Abb. 1: Beispiel eines Graphen für die Voruntersuchungsdaten:  
Verlauf der Plasmanatriumkonzentration nach der Rehydratation**

Zannenz.: N = 3 n = 99

c = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Kontrolle

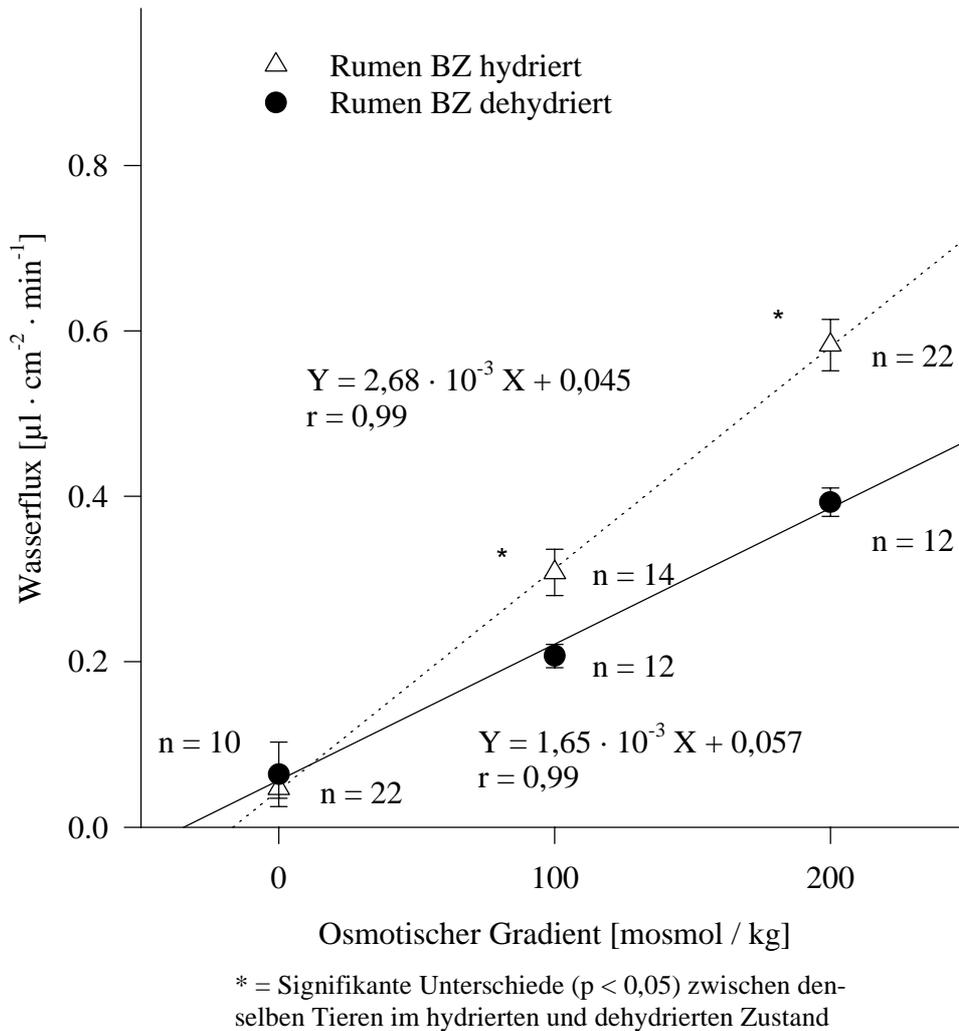
a = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Zeit 0 (Dehydratation)

Beduinez.: N = 6 n = 198

d = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Kontrolle

b = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Zeit 0 (Dehydratation)

Die einzelnen Punkte in diesen Graphen stellen die arithmetischen Mittelwerte zum jeweiligen Zeitpunkt dar. Der S. E. M. wird als Fehlerbalken in eine Richtung dargestellt. Das in der Legende angegebene Signifikanzniveau von 5 % ( $p < 0,05$ ) ist ein *lokales* Signifikanzniveau. Die Interpolation ist lediglich für die Zeit zwischen „0“ und „6“ h zulässig. Zwischen den Zeitpunkten „Kontrolle“ und „0“ liegen dreieinhalb (Beduineziegen) oder viereinhalb (Zannenziegen) Tage. Aus diesem Grund sind die Zeitachse und die Interpolation zwischen diesen Zeitpunkten unterbrochen.



**Abb. 2: Beispiel eines Graphen für die Wasserflux- oder Hauptuntersuchungsdaten: Fluxraten des Rumen in hydrierten und dehydrierten Beduinenziegen**  
 Y Wasserflux [µl] für einen bestimmten osmotischen Gradienten X  
 X osmotischer Gradient [mosmol / kg]  
 r Pearson Korrelationskoeffizient

Die einzelnen Punkte in diesen Graphen stellen die arithmetischen Mittelwerte  $\pm$  S. E. M. beim jeweils angelegten osmotischen Gradienten dar. Das in der Legende angegebene Signifikanzniveau von 5 % ( $p < 0,05$ ) ist ein *globales* Signifikanzniveau. Die Skalierung der Y-Achse ist im Ergebnisteil den absoluten Größenordnungen der jeweiligen durchschnittlichen Fluxraten angepaßt und daher für die verschiedenen Gewebe unterschiedlich. Im Diskussionsteil ist sie dagegen aus Gründen der Vergleichbarkeit auf einen Wasserflux von  $1,0 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  vereinheitlicht.

## IV. ERGEBNISSE

### 1. Einleitung

Nachfolgend werden die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen, die zwischen November 1994 und August 1995 in Tel-Aviv, Israel, durchgeführt wurden, besprochen. Diese gliedern sich einerseits in die Ergebnisse der Voruntersuchungen mit den zwei Unterkapiteln „Körpergewicht, Wasser- und Futteraufnahme“ sowie „Blutparameter“ und andererseits in die Ergebnisse der „Haupt- oder Wasserfluxversuche“. Die Ergebnisse der ersteren dienen lediglich der Überprüfung der einzelnen Versuchstiere und ihrer Vergleichbarkeit mit den in der Literatur angegebenen Daten. Aus diesem Grunde werden die Ergebnisse der Unterkapitel „Körpergewicht, Wasser- und Futteraufnahme“ und „Blutparameter“ nur kurz besprochen.

### 2. Voruntersuchungen

#### 2.1. Körpergewicht, Wasser- und Futteraufnahme

Das Körpergewicht und alle nachfolgend gemessenen Daten der Voruntersuchungen wurden jeweils für die Dauer von drei Perioden (s. Tab. 4) täglich bestimmt. Sie sind in Tabelle 12 als Durchschnittswerte dieser drei Perioden für die sechs Beduinen- und drei Zannenziegen angegeben.

**Tab. 12: Durchschnittliches Körpergewicht und Wasseraufnahme der Ziegen**

| Tage                 | KGW Beduinenziegen [kg] | KGW Zannenziegen [kg] |
|----------------------|-------------------------|-----------------------|
| Durchschnitt N1 - N4 | 29,82 ± 2,33            | 35,66 ± 1,86          |
| D1                   | 27,57 ± 2,17            | 32,98 ± 1,97          |
| D2                   | 25,74 ± 2,03            | 30,99 ± 1,95          |
| D3                   | 24,49 ± 1,91            | 29,82 ± 1,91          |
| D4                   | 23,53 ± 1,85            |                       |
| Wasseraufnahme [kg]  | 6,80 ± 0,32             | 7,10 ± 0,30           |

N1 - N4      Kontrolltage, einmal täglich Wasser ad lib., Futter ad lib.

D1 - D4      Dehydratationstage, kein Wasser, Futter ad lib.

Beduinez.:    N = 6                      n = 144;              Zannenz.:      N = 3                      n = 63

Die Daten der Tab. 12 lassen sich ebenfalls als prozentuale Abnahme des Körpergewichtes im Verhältnis zu den ersten drei Kontrolltagen (= 100 %) darstellen. Nach der Tränke am dritten (Zannenziegen) und vierten Tag (Beduinenziegen) ergibt sich das „prozentuale wiederhergestellte Körpergewicht“ als Summe der Prozentgewichte des letzten Dehydratationstages und der aufgenommenen Wassermenge (s. u.) im Verhältnis zum Durchschnittswert der vorangegangenen Kontrolltage. Die errechneten Werte lauten wie folgt:

**Tab. 13: Durchschnittliches prozentuales Körpergewicht der Ziegen**

| Tage                                 | Beduinenziegen [%] | Zannenziegen [%] |
|--------------------------------------|--------------------|------------------|
| Durchschnitt N1 - N4                 | 100,00 ± 7,8       | 100,00 ± 5,2     |
| D1                                   | 92,48 ± 7,3        | 92,40 ± 5,5      |
| D2                                   | 86,34 ± 6,8        | 86,80 ± 5,5      |
| D3                                   | 82,21 ± 6,4        | 83,52 ± 5,4      |
| D4                                   | 78,99 ± 6,2        |                  |
| Tränkwasser in % von<br>D4 / D3      | 28,84 ± 1,4        | 25,92 ± 1,0      |
| wiederhergestelltes<br>Körpergewicht | 103,28 ± 7,6       | 105,43 ± 6,4     |

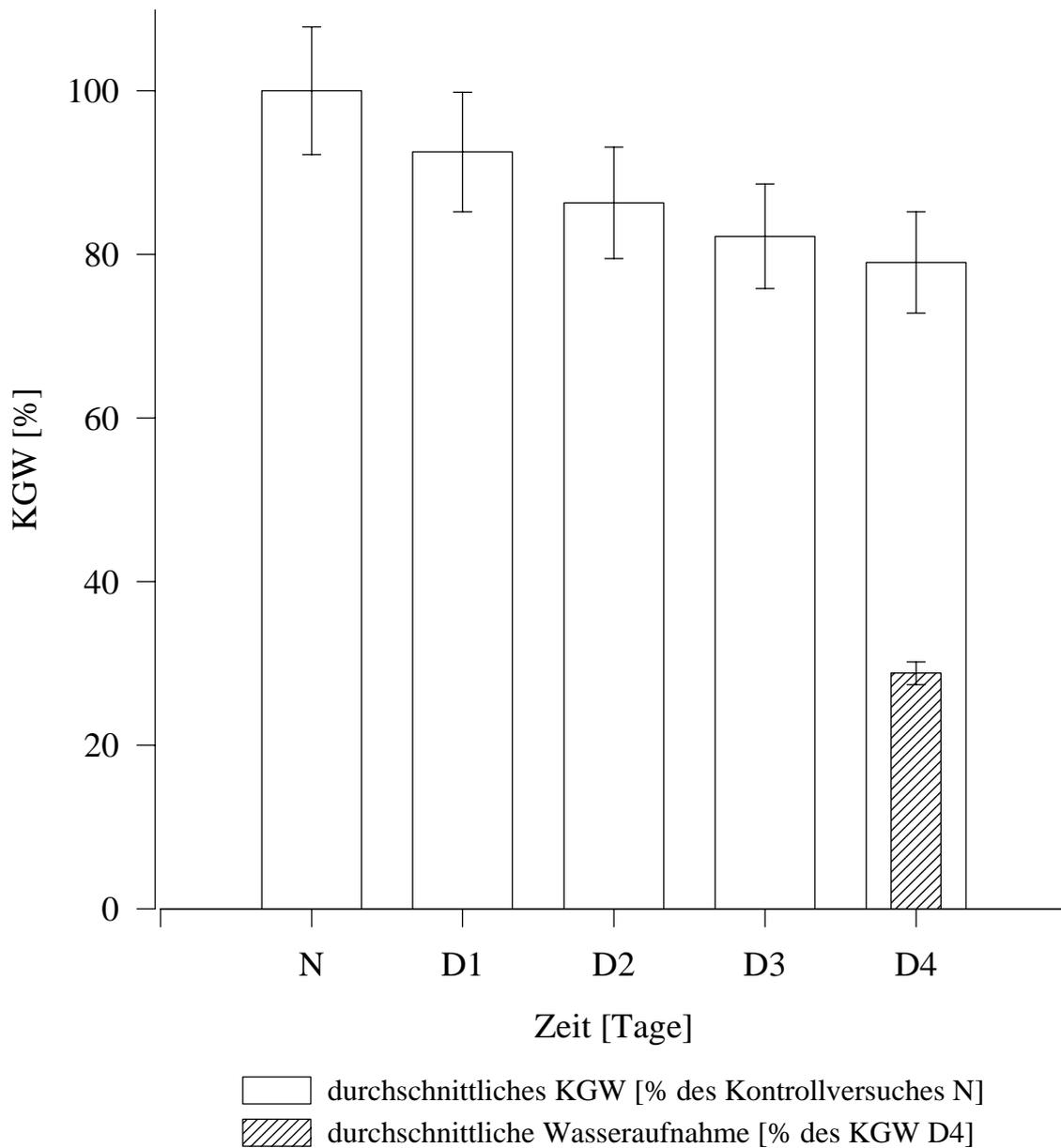
N1 - N4      Kontrolltage, einmal täglich Wasser ad lib., Futter ad lib.

D1 - D4      Dehydratationstage, kein Wasser, Futter ad lib.

Beduinenz.:    N = 6            n = 108

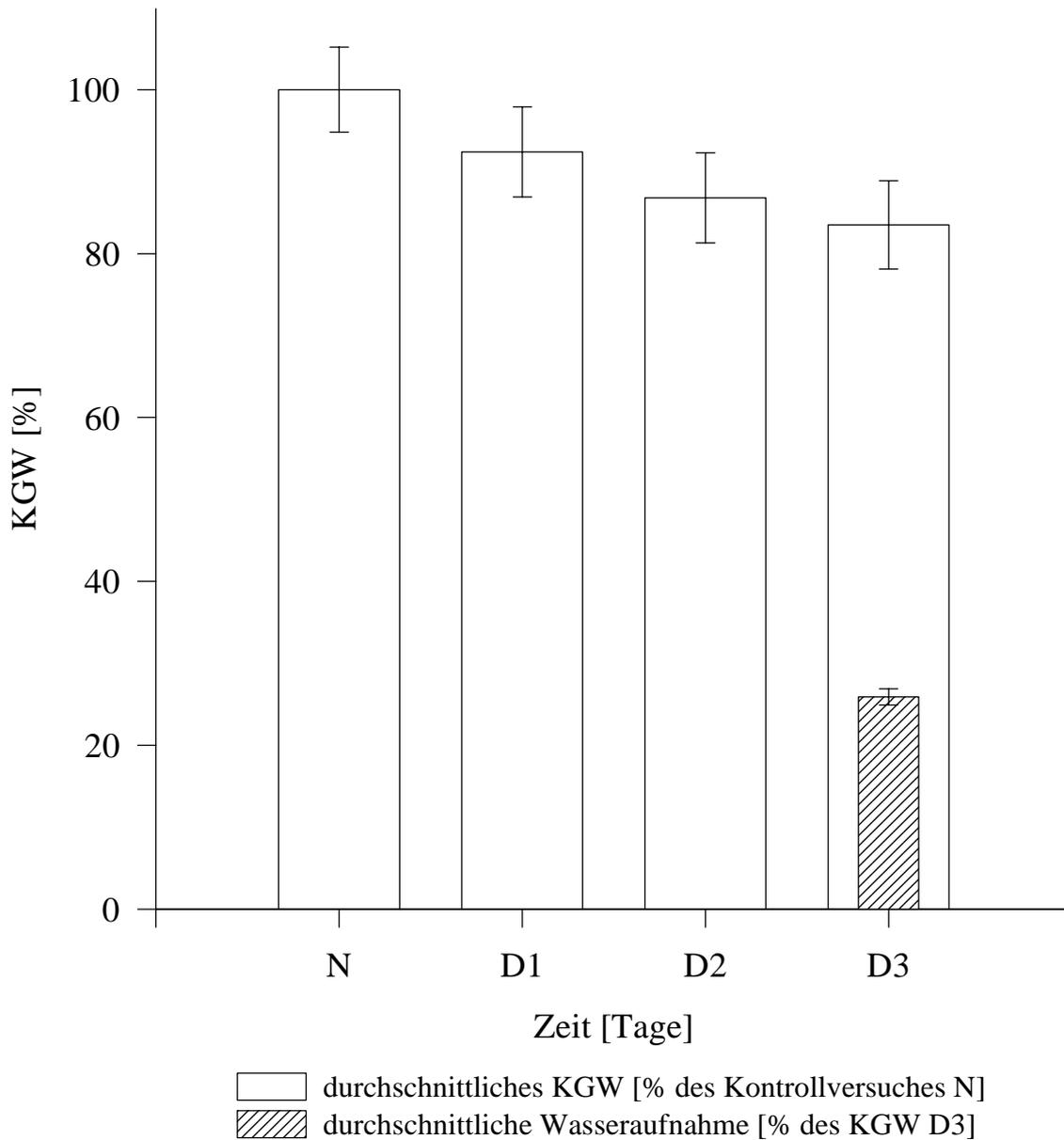
Zannenz.:      N = 3            n = 54

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, daß beide Rassen im Versuchszeitraum einen vergleichbaren prozentualen Verlust an Körpergewicht zeigen. Dabei verlieren die Zannenziegen zwischen 16 und 17 % ihres ursprünglichen Körpergewichtes in dreieinhalb (Abb. 4) und die Beduinenziegen 21 % in viereinhalb Tagen ohne Tränke (Abb. 3). Trotz des höheren Dehydratationsgrades nehmen die Beduinenziegen mit knapp 29 % nur etwa 3 % mehr Tränkwasser auf als die Zannenziegen.



**Abb. 3: Abnahme des Körpergewichtes (KGW) der Beduinziegen in der Dehydratation und Wasseraufnahme am letzten Dehydratationstag (D4)**

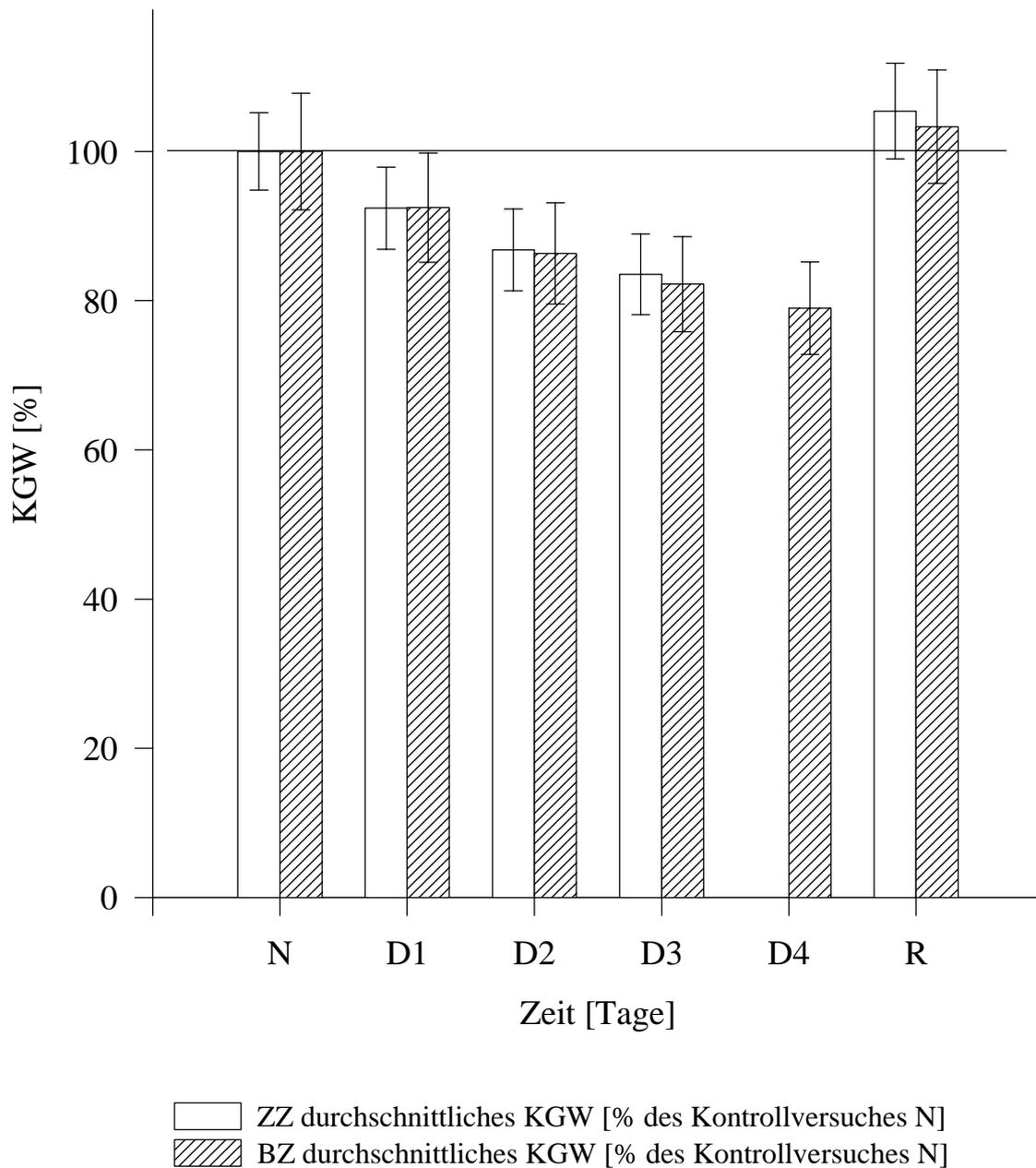
„N“                      Durchschnitt der Kontrolltage  
 „D1 - D4“              Durchschnitt der Dehydratationstage  
 Beduinziegen:    N = 6                      n = 162



**Abb. 4: Abnahme des Körpergewichtes (KGW) der Zannenziegen in der Dehydratation und Wasseraufnahme am letzten Dehydratationstag (D3)**

„N“                      Durchschnitt der Kontrolltage  
 „D1 - D4“            Durchschnitt der Dehydratationstage  
 Zannenziegen:      N = 3                      n = 72

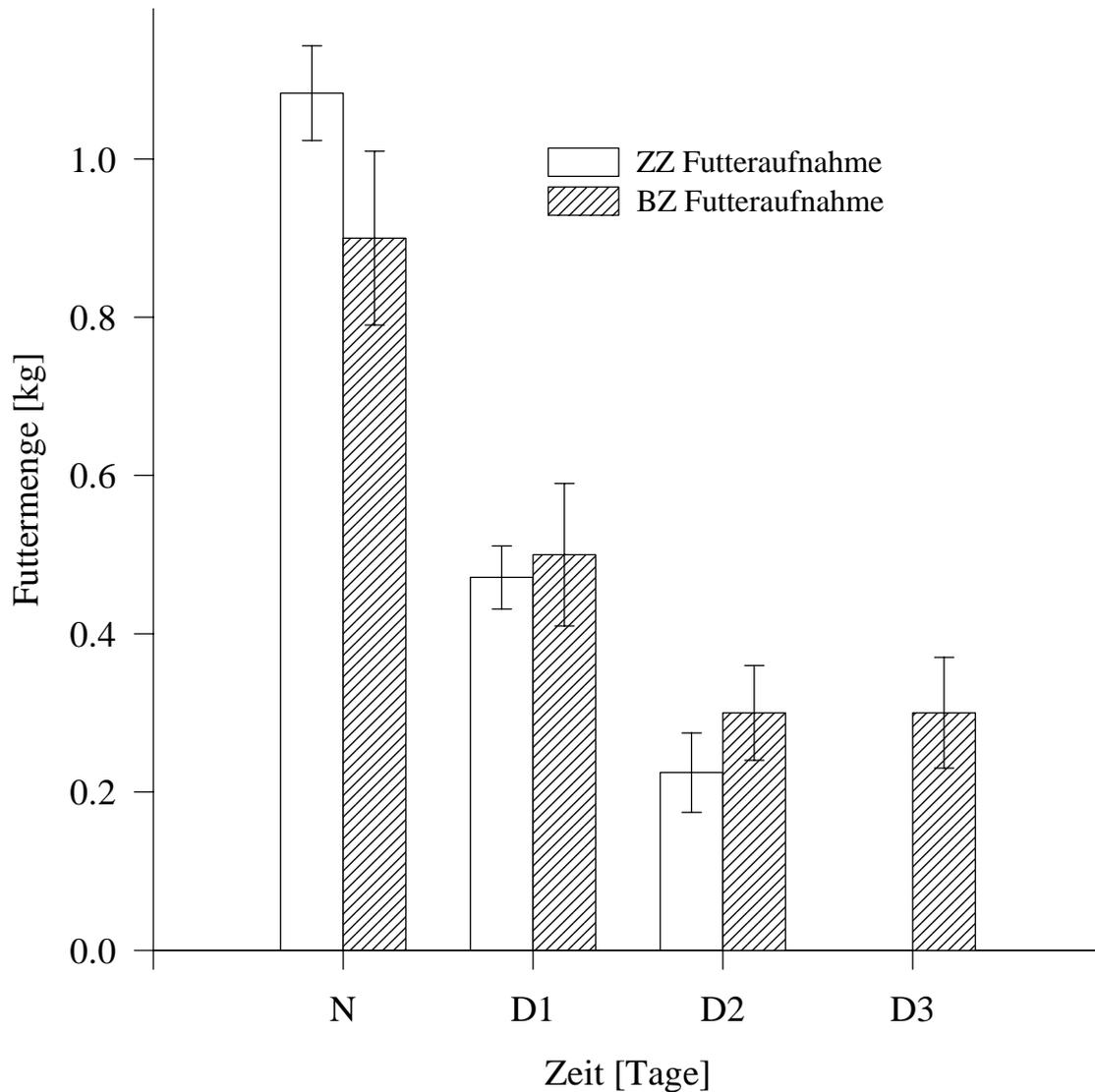
Vergleicht man beide Rassen, ergibt sich folgendes Bild:



**Abb. 5: Wiederherstellung des Körpergewichtes (KGW) der Beduineziegen (D3) und Zannenziegen (D4) nach der De- und Rehydratation**

|                |                                     |         |
|----------------|-------------------------------------|---------|
| „N“            | Durchschnitt der Kontrolltage       |         |
| „D1 - D4“      | Durchschnitt der Dehydratationstage |         |
| Beduineziegen: | N = 6                               | n = 162 |
| Zannenziegen:  | N = 3                               | n = 72  |

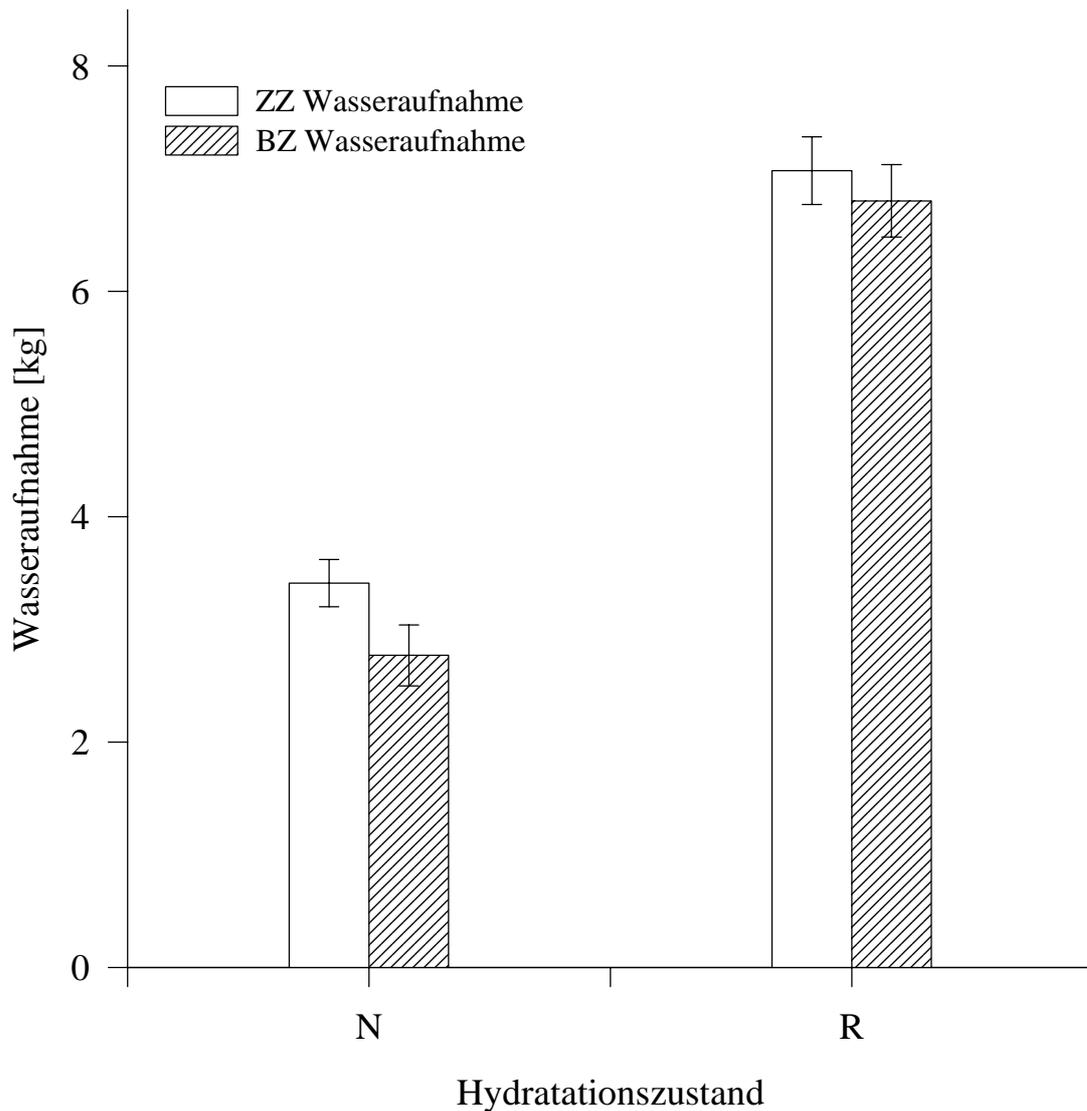
Die Beduinenziegen nehmen an Kontrolltagen im Durchschnitt 2,8 kg Wasser und 0,9 kg Alfalfa Heu auf. Für die Zannenziegen liegen die entsprechenden Werte bei 3,4 kg Wasser und 1,1 kg Alfalfa Heu. Wie aus Abb. 6 ersichtlich, nimmt die Futtermenge für beide Rassen in der Dehydratation deutlich ab. Die Daten des jeweils letzten Dehydratationstages wurden aus versuchstechnischen Gründen nicht berücksichtigt.



**Abb. 6: Futtermenge der Beduinenziegen und Zannenziegen unter Kontroll- und Dehydratationsbedingungen**

|                 |                                     |         |
|-----------------|-------------------------------------|---------|
| „N“             | Durchschnitt der Kontrolltage       |         |
| „D1 - D3“       | Durchschnitt der Dehydratationstage |         |
| Beduinenziegen: | N = 6                               | n = 126 |
| Zannenziegen:   | N = 3                               | n = 54  |

Die absolute Wasseraufnahme nach viereinhalbtägiger Dehydratation beträgt für die Beduinenziegen durchschnittlich 6,8 kg Wasser und nach dreieinhalbtägiger Dehydratation durchschnittlich 7,1 kg Wasser für die Zannenziegen. Das in Tab. 13 angegebene Tränkwasser dagegen ist in Prozenten des Körpergewichtes im dehydrierten Zustand angegeben.



**Abb. 7: Wasseraufnahme der Beduinenziegen (D4) und Zannenziegen (D3) unter Kontroll- und rehydratationsbedingungen**

|                 |                                     |        |
|-----------------|-------------------------------------|--------|
| „N“             | Durchschnitt der Kontrolltage       |        |
| „R“             | Durchschnitt der Rehydratationstage |        |
| Beduinenziegen: | N = 6                               | n = 90 |
| Zannenziegen:   | N = 3                               | n = 45 |

### 3. Gewichte und Oberflächen des Rumen, Omasum und Abomasum

Die Organgewichte wurden zur Berechnung der Organoberflächen benutzt. Außerdem geben sie, bezogen auf ein einheitliches Flächenmaß, Aufschluß über den Oberflächenvergrößerungsfaktor (OVF): Je größer das Organgewicht pro Oberfläche in [g / cm<sup>2</sup>], desto mehr Zotten finden sich beispielsweise im Rumen und desto größer ist der OVF. Dieser spielt insbesondere beim Rumen und der Beurteilung seiner Fluxraten eine entscheidende Rolle.

Die folgende Tabelle zeigt die Organgewichte pro Oberfläche für alle untersuchten Organe und für beide Ziegenrassen im dehydrierten Zustand.

**Tab. 14: Durchschnittliche Organgewichte pro Oberfläche**

| Gewebearten und Ziegenrassen | Ø Organgewichte pro Oberfläche in getrocknetem Zustand<br>[g / cm <sup>2</sup> ] |
|------------------------------|--|
| Rumen Beduinenziege          | 0,018 ± 0,001  |
| Rumen Zannenziege            | 0,023 ± 0,002  |
| Omasum Beduinenziege         | 0,01 ± 0,001   |
| Omasum Zannenziege           | 0,01 ± 0,001   |
| Abomasum Beduinenziege       | 0,02 ± 0,001   |
| Abomasum Zannenziege         | 0,02 ± 0,002   |

Aus Tab. 14 ist ersichtlich, daß es für das Omasum und Abomasum keine Unterschiede der durchschnittlichen Organgewichte pro Oberfläche zwischen den Rassen gibt. Lediglich die durchschnittlichen Rumengewichte pro cm<sup>2</sup> sind für die Zannenziegen 28 % höher als die Vergleichsgewichte der Beduinenziegen. Daraus läßt sich auf einen ebenfalls erheblich größeren OVF schließen.

Die Organoberflächen wurden aus den Trocken- und Feuchtgewichten errechnet. Sie werden nach Organen getrennt in den folgenden Tabellen wiedergegeben.

**Tab. 15: Durchschnittliche Rumenoberflächen**

| Tierart                   | Rumenoberfläche<br>(aus Feuchtgewichten errechn.) | Rumenoberfläche<br>(aus Trockengewichten errechn.) |
|---------------------------|---|--|
| Beduinenziegen<br>(N = 6) | 3905 ± 173 cm <sup>2</sup>                        | 3490 ± 160 cm <sup>2</sup>                         |
| Zannenziegen<br>(N = 3)   | 3331 ± 162 cm <sup>2</sup>                        | 3181 ± 151 cm <sup>2</sup>                         |

**Tab. 16: Durchschnittliche Omasumoberflächen**

| Tierart                   | Omasumoberfläche<br>(aus Feuchtgewichten errechn.) | Omasumoberfläche<br>(aus Trockengewichten errechn.) |
|---------------------------|--|---|
| Beduinenziegen<br>(N = 6) | 1202 ± 48 cm <sup>2</sup>                          | 1209 ± 62 cm <sup>2</sup>                           |
| Zannenziegen<br>(N = 3)   | 1095 ± 60 cm <sup>2</sup>                          | 1123 ± 67 cm <sup>2</sup>                           |

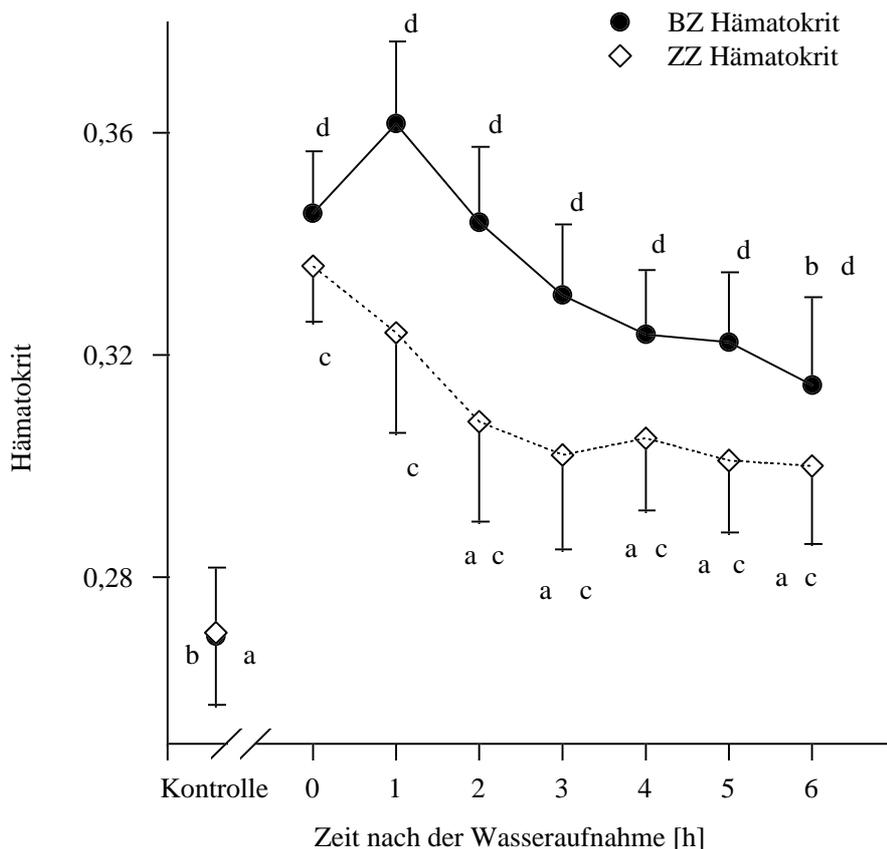
**Tab. 17: Durchschnittliche Abomasumoberflächen**

| Tierart                   | Abomasumoberfläche<br>(aus Feuchtgewichten errechn.) | Abomasumoberfläche<br>(aus Trockengewichten errechn.) |
|---------------------------|--|---|
| Beduinenziegen<br>(N = 6) | 860 ± 40 cm <sup>2</sup>                             | 893 ± 33 cm <sup>2</sup>                              |
| Zannenziegen<br>(N = 3)   | 1603 ± 101 cm <sup>2</sup>                           | 1557 ± 103 cm <sup>2</sup>                            |

Die berechneten Oberflächen waren, mit Ausnahme der Werte für den Rumen, in etwa gleich groß, unabhängig davon, ob sie aus den Feucht- oder Trockengewichten ermittelt wurden. Für den Rumen gilt, daß seine zottige Oberflächenstruktur in besonderem Maße Wasser zurückhält, so daß die Feuchtgewichte des Rumen relativ zu hoch ausfallen. Dieser systematische Fehler ist bekannt, weshalb in der Regel die Trockengewichte zur Oberflächenberechnung herangezogen werden. Aus diesem Grunde wurden einheitlich für alle untersuchten Gewebe die Oberflächenwerte, die sich aus den Trockengewichten ergaben, als relevant betrachtet.

**4. Blutparameter**

Der **Hämatokrit** der Beduinenziegen stieg im Verlauf der Dehydratation kontinuierlich vom durchschnittlichen Kontrollwert von 0,269 (S. E. M. = 0,012 ) auf 0,345 (S. E. M. = 0,011) nach viereinhalb Tagen Dehydratation an. Der höchste Wert wurde mit 0,362 (S. E. M. = 0,015) eine Stunde *nach* der Tränke erreicht. Danach fiel dieser Wert, wie aus Abb. 8 ersichtlich, bis auf 0,315 (S. E. M. = 0,016) sechs Stunden nach der Tränke. Im Vergleich dazu zeigten die Zannenziegen einen gleich hohen Ausgangswert von 0,271 (S. E. M. = 0,013), der bis auf 0,336 (S. E. M. = 0,011) nach dreieinhalb Tagen Dehydratation anstieg und zugleich im Unterschied zu den Beduinenziegen den höchsten Wert darstellte (zum Vergleich: Die Beduinenziegen erreichten in diesem Zeitraum nur 0,313 (S. E. M. = 0,015)). Von hier aus fiel der Hämatokrit bis auf 0,30 sechs Stunden nach der Tränke.

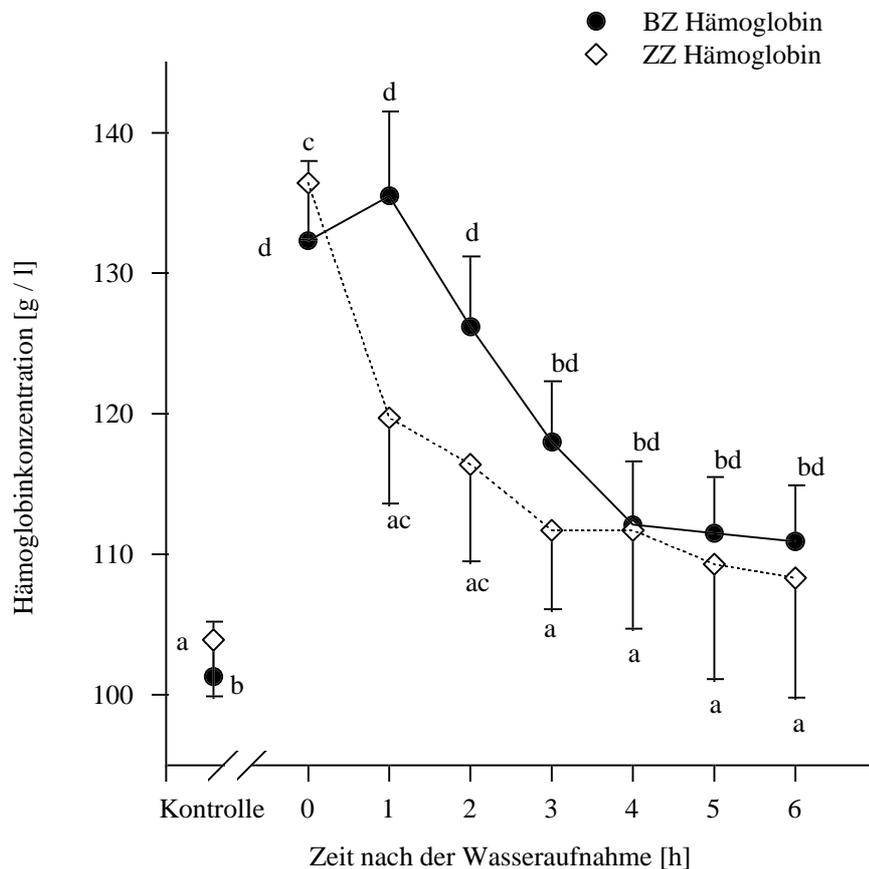


**Abb. 8: Hämatokritverlauf nach Rehydratation**

Zannenz.: N = 3      n = 99  
 c = signifikante Unterschiede (p < 0,05) zur Kontrolle  
 a = signifikante Unterschiede (p < 0,05) zur Zeit 0 (Dehydratation)

Beduinez.: N = 6      n = 198  
 d = signifikante Unterschiede (p < 0,05) zur Kontrolle  
 b = signifikante Unterschiede (p < 0,05) zur Zeit 0 (Dehydratation)

Die **Hämoglobinkonzentration** des Blutes der Beduinenziegen stieg im Verlauf der Dehydratation kontinuierlich vom durchschnittlichen Kontrollwert von 101 g/l (S. E. M. = 3,9) auf 132 g/l (S. E. M. = 5,7) nach viereinhalb Tagen Dehydratation an. Der höchste Wert wurde mit 136 g/l (S. E. M. = 6,0) wiederum eine Stunde *nach* der Tränke erreicht. Danach fiel dieser Wert, wie aus Abb. 9 ersichtlich, bis auf 111 g/l (S. E. M. = 4,0) sechs Stunden nach der Tränke. Im Vergleich dazu zeigten die Zannenziegen einen geringgradig höheren Ausgangswert von 104 g/l (S. E. M. = 4,0), der bis auf 136 g/l (S. E. M. = 4,0) nach dreieinhalb Tagen Dehydratation anstieg und zugleich im Unterschied zu den Beduinenziegen den höchsten Wert darstellte (zum Vergleich: Die Beduinenziegen erreichten in diesem Zeitraum nur 120 g/l (S. E. M. = 5,4)). Von hier aus fiel die Hämoglobinkonzentration des Blutes bis auf 108 g/l (S. E. M. = 8,5) sechs Stunden nach der Tränke.

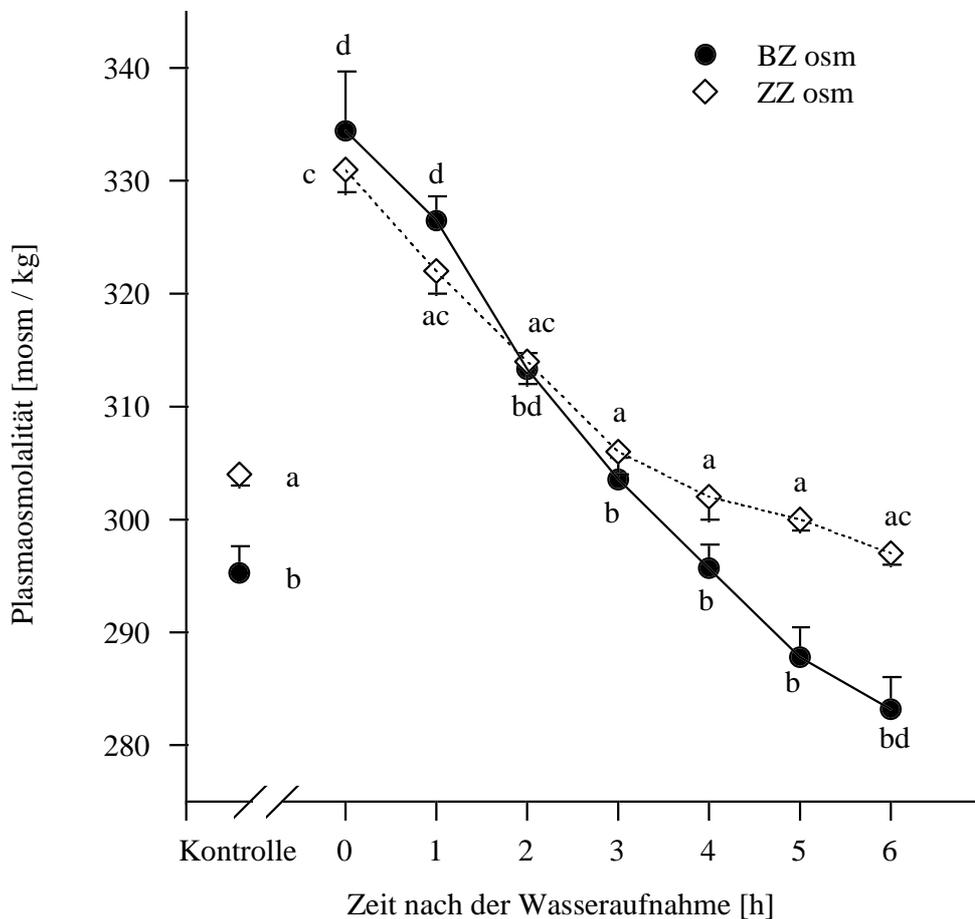


**Abb. 9: Hämoglobinkonzentration nach Rehydratation**

Zannenz.: N = 3 n = 99  
 c = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Kontrolle  
 a = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Zeit 0 (Dehydratation)

Beduinenz.: N = 6 n = 198  
 d = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Kontrolle  
 b = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Zeit 0 (Dehydratation)

Im Gegensatz zu den bisher vorgestellten Parametern zeigten beide Rassen die höchste **Plasmaosmolalität** am jeweils letzten Dehydratationstag unmittelbar *vor* der Tränke: Die Werte der Beduinenziegen stiegen im Verlauf der Dehydratation kontinuierlich vom durchschnittlichen Kontrollwert von 295,3 mosm / kg (S. E. M. = 2,4) auf 334,4 mosm / kg (S. E. M. = 5,3) nach viereinhalb Tagen Dehydratation an. Nach der Tränke fiel dieser Wert, wie aus Abb. 10 ersichtlich, bis auf 283,2 mosm / kg (S. E. M. = 2,9). Im Vergleich dazu zeigten die Zannenziegen einen deutlich höheren Ausgangswert von 304,1 mosm / kg (S. E. M. = 0,7), der bis auf 330,6 mosm / kg (S. E. M. = 2,3) nach dreieinhalb Tagen Dehydratation anstieg (zum Vergleich: Die Beduinenziegen erreichten in diesem Zeitraum nur 326,1 mosm / kg (S. E. M. = 5,0)). Von hier aus fiel die Plasmaosmolalität bis auf 297,3 mosm / kg (S. E. M. = 0,8) sechs Stunden nach der Tränke.

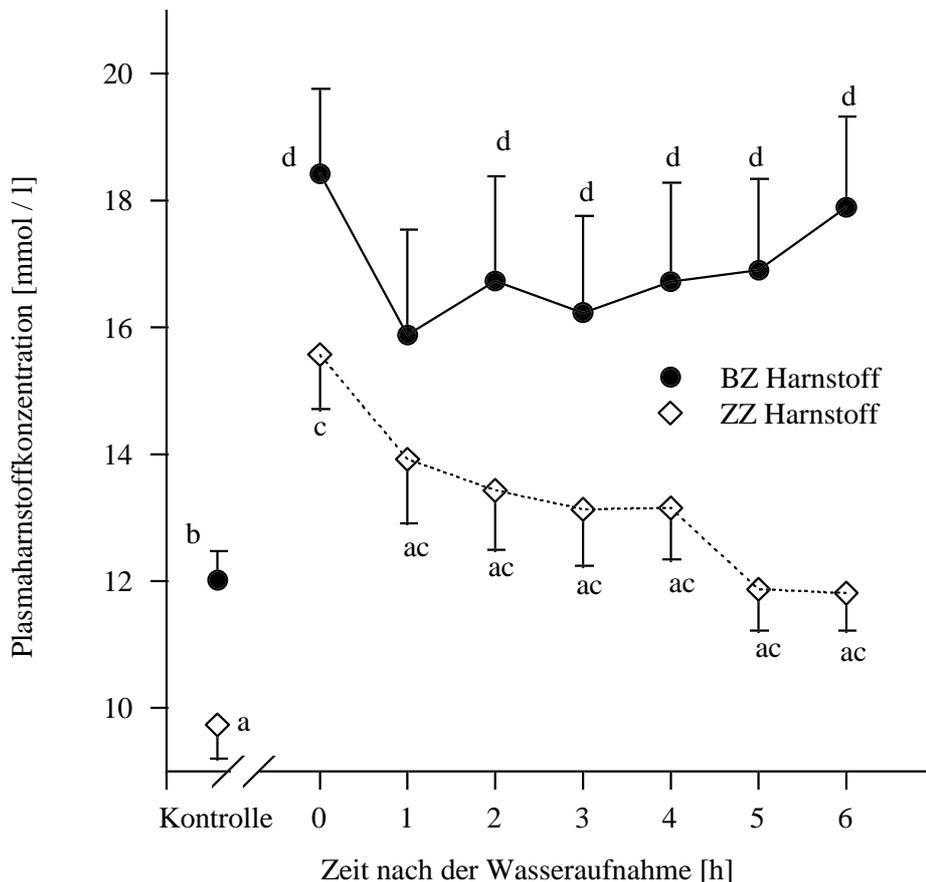


**Abb. 10: Verlauf der Plasmaosmolalität nach Rehydratation**

Zannenz.: N = 3            n = 99  
 c = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Kontrolle  
 a = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Zeit 0 (Dehydratation)

Beduinenz.: N = 6            n = 198  
 d = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Kontrolle  
 b = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Zeit 0 (Dehydratation)

Die **Harnstoffkonzentration** des Plasmas verändert sich im Untersuchungszeitraum wie folgt: Die Werte der Beduinenziegen stiegen im Verlauf der Dehydratation kontinuierlich vom durchschnittlichen Kontrollwert von 12,0 mmol/l (S. E. M. = 0,5) auf 18,4 mmol/l (S. E. M. = 1,3) nach viereinhalb Tagen Dehydratation an. Nach der Tränke fiel dieser Wert, wie aus Abb. 11 ersichtlich, bis auf 17,9 mmol/l (S. E. M. = 1,4) sechs Stunden nach der Tränke, erreichte aber seinen niedrigsten Wert mit 16,0 mmol/l (S. E. M. = 1,7) bereits eine Stunde nach der Wasseraufnahme. Im Vergleich dazu zeigten die Zannenziegen einen deutlich niedrigeren Ausgangswert von 9,7 mmol/l (S. E. M. = 0,5), der bis auf 15,6 mmol/l (S. E. M. = 0,9) nach dreieinhalb Tagen Dehydratation anstieg (zum Vergleich: Die Beduinenziegen erreichten in diesem Zeitraum, ausgehend von einem deutlich höheren Kontrollwert, 15,6 mmol/l (S. E. M. = 0,8)). Von hier aus fiel die Harnstoffkonzentration des Plasmas bis auf 11,8 mmol/l (S. E. M. = 0,6) sechs Stunden nach der Tränke.

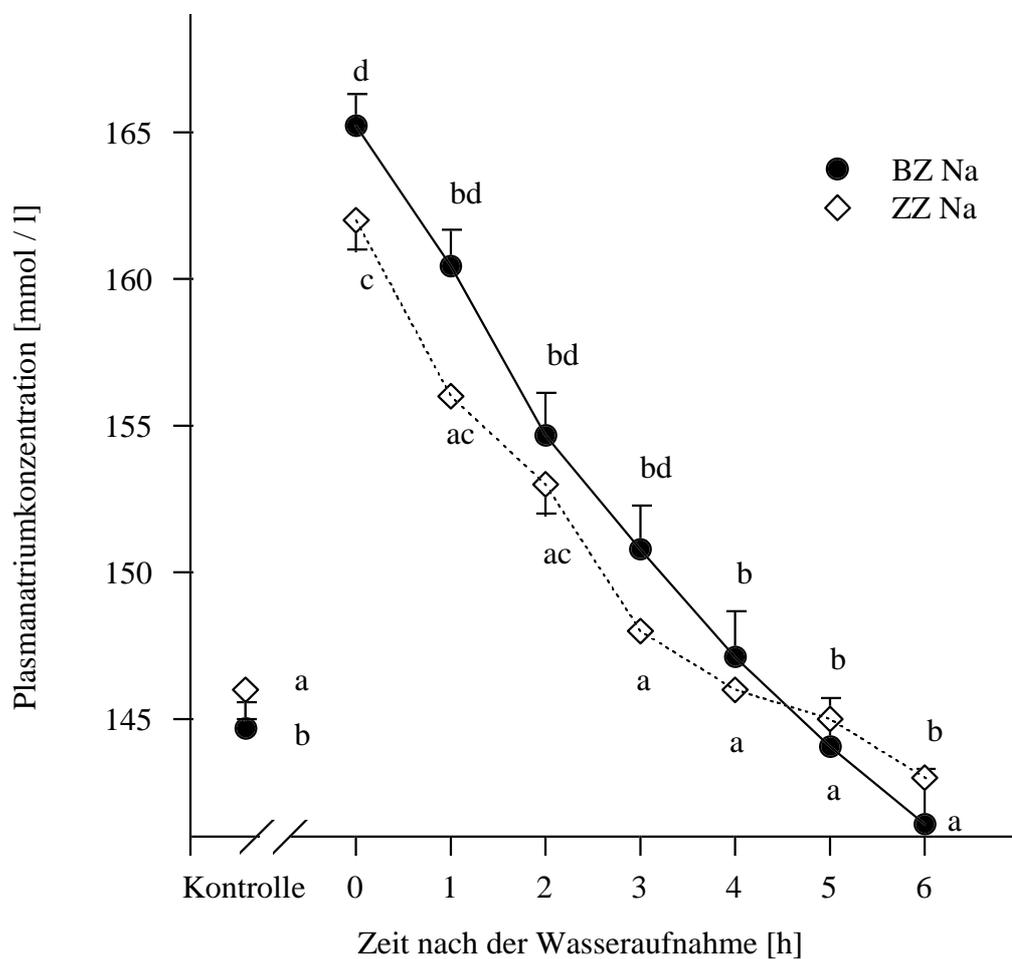


**Abb. 11: Plasmaharnstoffkonzentration nach Rehydratation**

Zannenz.: N = 3      n = 99  
 c = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Kontrolle  
 a = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Zeit 0 (Dehydratation)

Beduinenz.: N = 6      n = 198  
 d = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Kontrolle  
 b = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Zeit 0 (Dehydratation)

Die **Natriumkonzentration** im Plasma der Beduinenziegen stieg im Verlauf der Dehydratation kontinuierlich vom durchschnittlichen Kontrollwert von 144,7 mmol/l (S. E. M. = 0,9) auf 165,2 mmol/l (S. E. M. = 1,1) nach viereinhalb Tagen Dehydratation an. Nach der Tränke fiel dieser Wert, wie aus Abb. 12 ersichtlich, bis auf 141,4 mmol/l (S. E. M. = 1,9) sechs Stunden nach der Tränke. Im Vergleich dazu zeigten die Zannenziegen einen ähnlichen Ausgangswert von 146,4 mmol/l (S. E. M. = 0,5), der bis auf 162,3 mmol/l (S. E. M. = 1,2) nach dreieinhalb Tagen Dehydratation anstieg (zum Vergleich: Die Beduinenziegen erreichten in diesem Zeitraum ebenfalls 162,6 mmol/l (S. E. M. = 1,5)). Von hier aus fiel die Plasmanatriumkonzentration bis auf 143,1 mmol/l (S. E. M. = 0,4) sechs Stunden nach der Tränke.

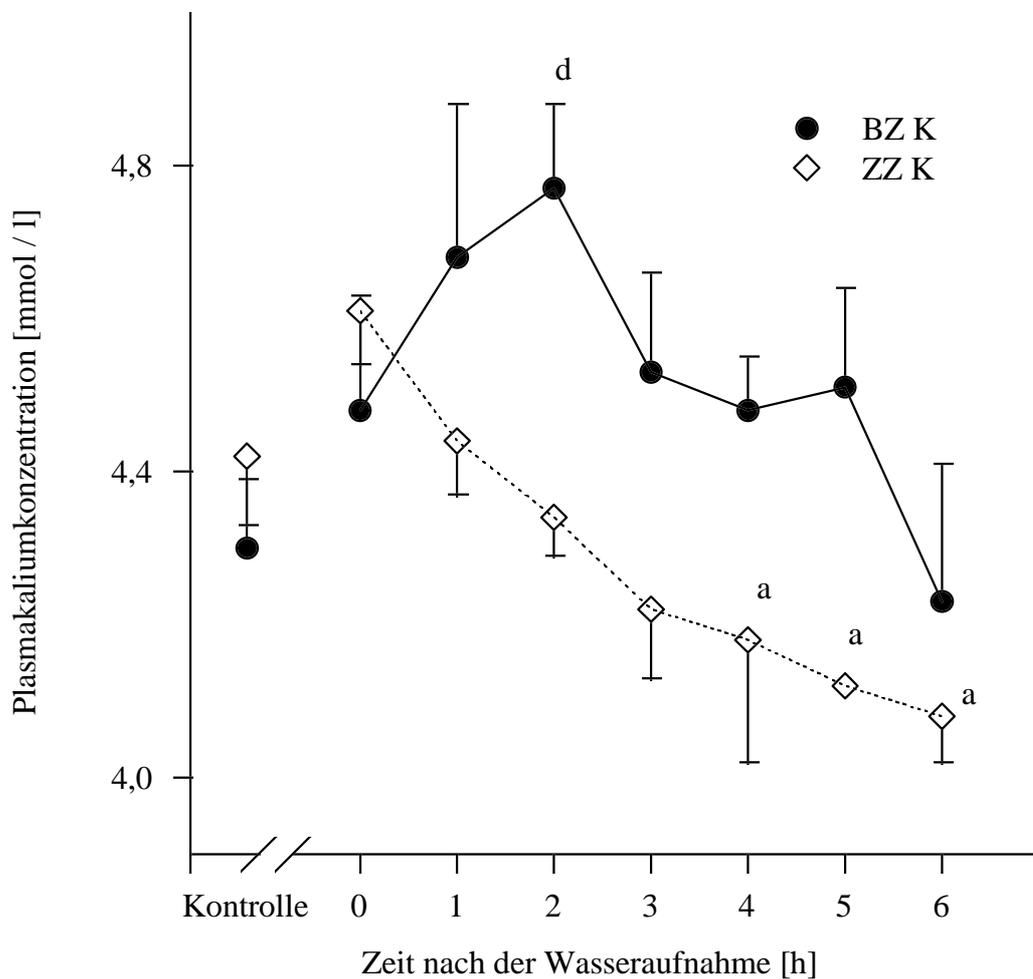


**Abb. 12: Plasmanatriumkonzentration nach Rehydratation**

Zannenz.: N = 3      n = 99  
 c = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Kontrolle  
 a = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Zeit 0 (Dehydratation)

Beduinez.: N = 6      n = 198  
 d = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Kontrolle  
 b = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Zeit 0 (Dehydratation)

Die **Kaliumkonzentration** im Plasma der Beduinenziegen stieg im Verlauf der Dehydratation vom durchschnittlichen Kontrollwert von 4,3 mmol/l (S. E. M. = 0,09) auf 4,5 mmol/l (S. E. M. = 0,09) nach dreieinhalb *und* viereinhalb Tagen Dehydratation an. Der höchste Wert wurde mit 4,8 mmol/l (S. E. M. = 0,11) zwei Stunden *nach* der Tränke erreicht. Dieser Wert fiel, wie aus Abb. 13 ersichtlich, bis auf 4,2 mmol/l (S. E. M. = 0,18) sechs Stunden nach der Tränke. Im Vergleich dazu zeigten die Zannenziegen einen höheren Ausgangswert von 4,4 mmol/l (S. E. M. = 0,09), der bis auf 4,6 mmol/l (S. E. M. = 0,07) nach dreieinhalb Tagen Dehydratation anstieg und im Gegensatz zu den Beduinenziegen gleichzeitig den höchsten Wert darstellte. Von hier aus fiel die Plasmakaliumkonzentration bis auf 4,1 mmol/l (S. E. M. = 0,06) sechs Stunden nach der Tränke.

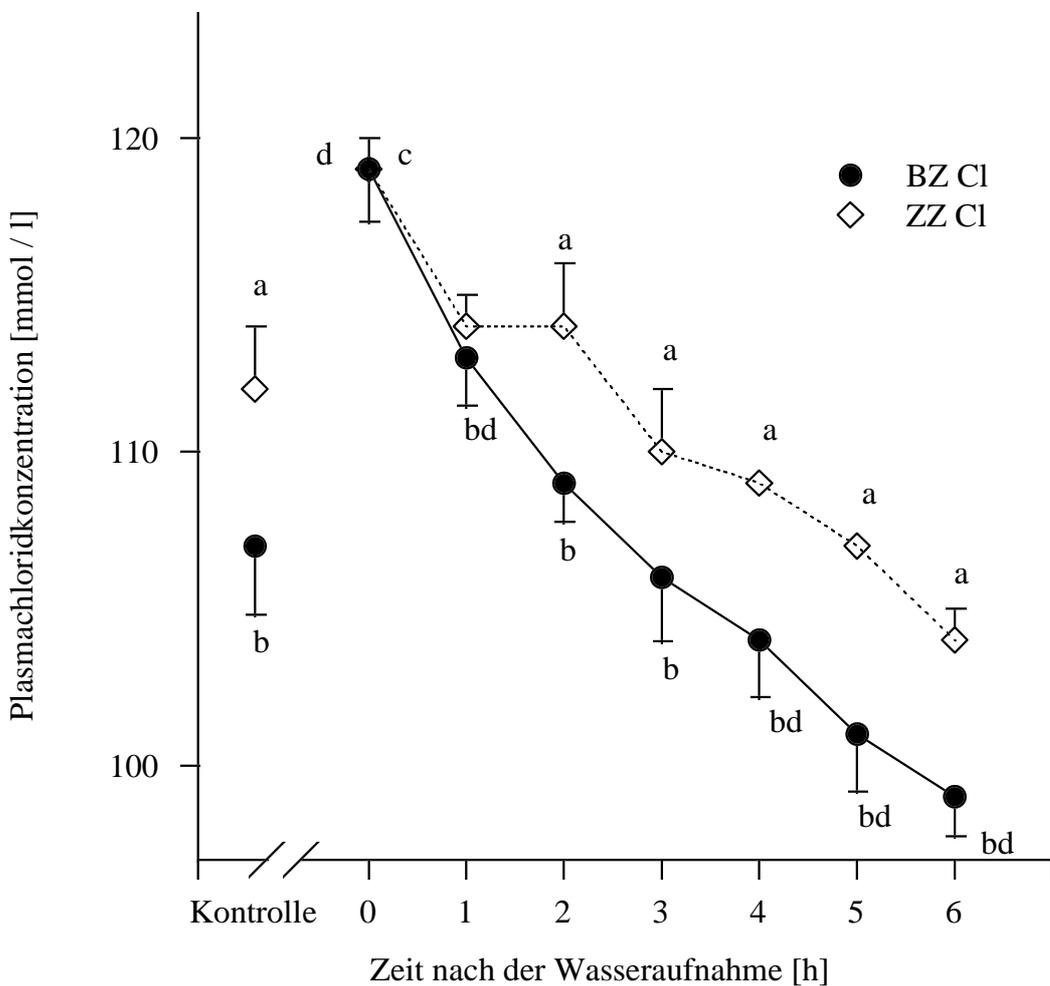


**Abb. 13: Plasmakaliumkonzentration nach Rehydratation**

Zannenz.: N = 3      n = 99  
 c = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Kontrolle  
 a = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Zeit 0 (Dehydratation)

Beduinenz.: N = 6      n = 198  
 d = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Kontrolle  
 b = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Zeit 0 (Dehydratation)

Die **Chloridkonzentration** im Plasma der Beduinenziegen stieg im Verlauf der Dehydratation kontinuierlich vom durchschnittlichen Kontrollwert von 107,4 mmol/l (S. E. M. = 2,2) auf 119,1 mmol/l (S. E. M. = 1,7) nach viereinhalb Tagen Dehydratation an. Dieser Wert fiel, wie aus Abb. 14 ersichtlich, bis auf 99,4 mmol/l (S. E. M. = 1,3) sechs Stunden nach der Tränke. Im Vergleich dazu zeigten die Zannenziegen einen höheren Ausgangswert von 111,9 mmol/l (S. E. M. = 1,6), der bis auf 118,9 mmol/l (S. E. M. = 1,5) nach dreieinhalb Tagen Dehydratation anstieg (zum Vergleich: Die Beduinenziegen erreichten in diesem Zeitraum ebenfalls 118,1 mmol/l (S. E. M. = 1,8)). Von hier aus fiel die Plasmachloridkonzentration bis auf 104,1 mmol/l (S. E. M. = 1,3) sechs Stunden nach der Tränke.



**Abb. 14: Plasmachloridkonzentration nach Rehydratation**

Zannenz.: N = 3      n = 99

c = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Kontrolle

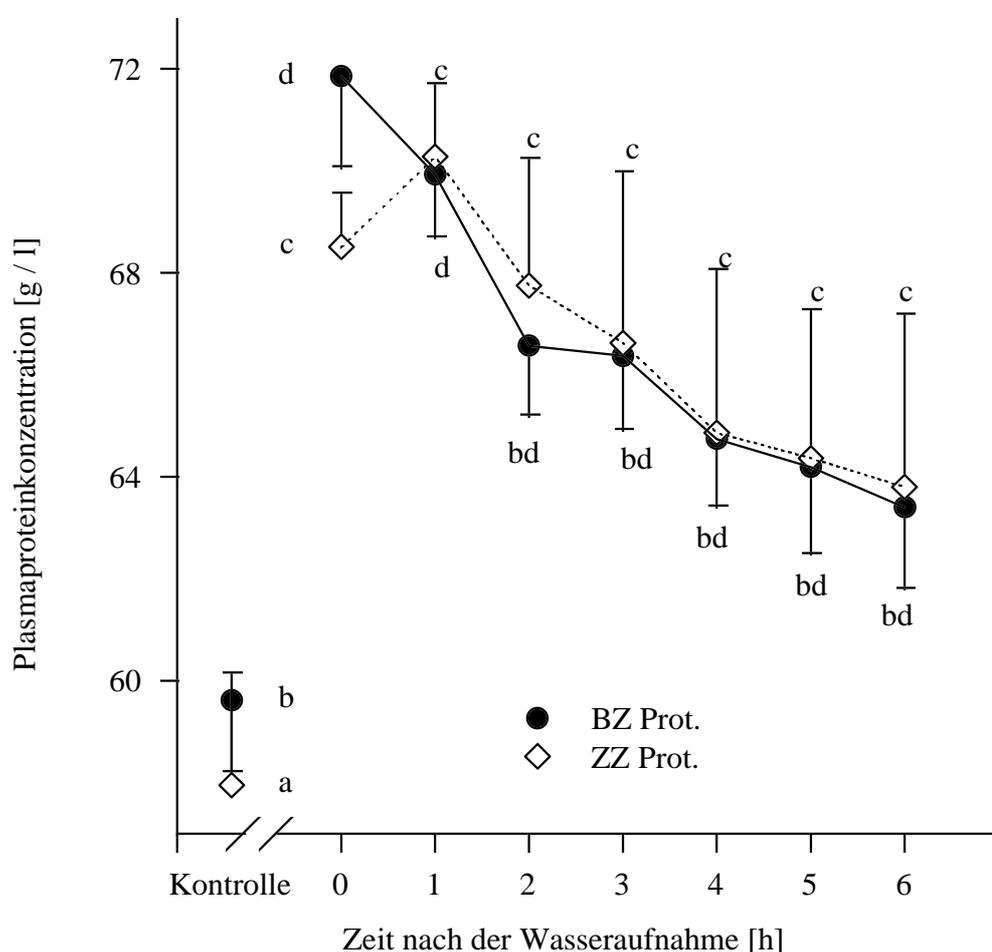
a = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Zeit 0 (Dehydratation)

Beduinenz.: N = 6      n = 198

d = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Kontrolle

b = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Zeit 0 (Dehydratation)

Der **Proteingehalt** im Plasma der Beduinenziegen stieg im Verlauf der Dehydratation kontinuierlich vom durchschnittlichen Kontrollwert von 59,6 g/l (S. E. M. = 1,4) auf 71,9 g/l (S. E. M. = 1,8) nach viereinhalb Tagen Dehydratation an. Dieser Wert fiel, wie aus Abb. 15 ersichtlich, bis auf 63,4 g/l sechs Stunden nach der Tränke. Im Vergleich dazu zeigten die Zannenziegen einen niedrigeren Ausgangswert von 57,9 g/l (S. E. M. = 2,2), der bis auf 68,5 g/l (S. E. M. = 1,1) nach dreieinhalb Tagen Dehydratation anstieg (zum Vergleich: Die Beduinenziegen erreichten in diesem Zeitraum ebenfalls 69,9 g/l (S. E. M. = 1,8)). Der höchste Wert wurde bei dieser Rasse aber erst eine Stunde *nach* der Tränke mit 70,3 g/l (S. E. M. = 1,4) erreicht. Von hier aus fiel der Plasmaproteingehalt bis auf 63,8 g/l (S. E. M. = 3,4) sechs Stunden nach der Tränke.



**Abb. 15: Plasmaproteinkonzentration nach Rehydratation**

Zannenz.: N = 3      n = 99  
 c = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Kontrolle  
 a = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Zeit 0 (Dehydratation)

Beduinenz.: N = 6      n = 198  
 d = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Kontrolle  
 b = signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zur Zeit 0 (Dehydratation)

## 5. Wasserfluxversuche

### 5.1. Einleitung

Die Wasserfluxversuche wurden an den Biotaten der Beduinenziegen im hydrierten Zustand für den Rumen und im dehydrierten Zustand (D5) für den Rumen, das Abomasum und das Omasum durchgeführt (Tab. 10). Die Biotate der Zannenziegen wurden im dehydrierten Zustand (D4) für den Rumen, das Abomasum und das Omasum gemessen (Tab. 11). Alle osmotischen Gradienten (Tab. 9) führten zu sehr geringen Wasserfluxraten. Diese bewegten sich im Bereich zwischen keinem meßbaren Flux (isoosmotisch) und einem Maximum von etwa  $1 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  bei einzelnen Messungen während eines osmotischen Gradienten von  $200 \text{ mosmol} \cdot \text{kg}^{-1}$ , wobei der Mittelwert jedoch deutlich niedriger lag.

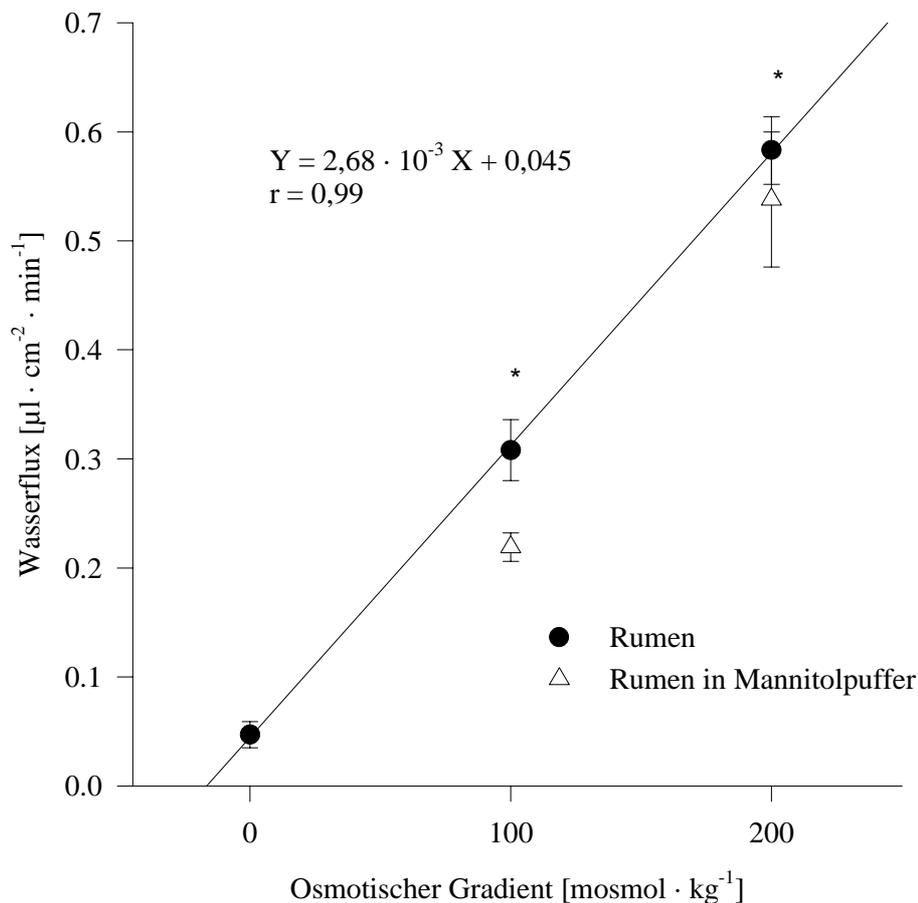
### 5.2. Wasserfluxversuche am Rumen hydrierter Beduinenziegen

Pro Tier wurden vier Gewebebezirke des Rumen unter dem Einfluß der fünf in Tab. 8 bezeichneten Puffer gemessen. Die angegebenen Werte sind als Mittelwerte dieser vier gemessenen Bezirke pro osmotischem Gradienten und Tier in der Plateauphase zu verstehen. Die in Tab. 18 angegebenen Werte beziehen sich auf die Gruppe der verwendeten Beduinenziegen.

**Tab. 18: Wasserflux Rumen der hydrierten Beduinenziegen**

| Osmotischer Gradient<br>[mosmol · kg <sup>-1</sup> ]         | 0<br>(iso-<br>osmotisch) | 0+<br>(isoosm. mit<br>Mannitol) | 100   | 100+<br>(mit<br>Mannitol) | 200   | 200+<br>(mit<br>Mannitol) |
|--|--------------------------|---------------------------------|-------|---------------------------|-------|---------------------------|
| Ø Wasserflux<br>[µl · cm <sup>-2</sup> · min <sup>-1</sup> ] | 0,047                    | 0,041                           | 0,308 | 0,219                     | 0,583 | 0,538                     |
| S. E. M.   | 0,012                    | 0,038                           | 0,028 | 0,013                     | 0,031 | 0,062                     |
| n  | 22                       | 4                               | 14    | 21                        | 22    | 8                         |
| N  | 6                        | 1                               | 4     | 6                         | 6     | 2                         |

Hierbei zeigte sich, daß es zu einem geringgradigen isoosmotischen Flux kam, der sich bei einem osmotischen Gradienten von  $100 \text{ mosmol} \cdot \text{kg}^{-1}$  um das 6,6-fache und bei einem osmotischen Gradienten von  $200 \text{ mosmol} \cdot \text{kg}^{-1}$  um das 12,4-fache steigerte. Aus einer Verdoppelung des osmotischen Gradienten resultierte eine annähernde Verdoppelung (1,9-fache) der Wasserfluxrate. Betrachtet man die Ergebnisse der Gewebe in Mannitolpuffer, so ergibt sich wiederum ein geringgradiger isoosmotischer Flux, der sich bei einem osmotischen Gradienten von  $100 \text{ mosmol} \cdot \text{kg}^{-1}$  um das 5,3-fache und bei einem osmotischen Gradienten von  $200 \text{ mosmol} \cdot \text{kg}^{-1}$  um das 13,1-fache steigerte. Es ist auffällig, daß die Verwendung von Puffern mit Mannitol zu signifikant geringeren Fluxraten führt. Im einzelnen erreichten die Gewebe in Mannitolpuffern 87,2 % (isoosmotisch), 71,1 % (osm. Gradient  $100 \text{ mosmol} \cdot \text{kg}^{-1}$ ) und 92,3 % (osm. Gradient  $200 \text{ mosmol} \cdot \text{kg}^{-1}$ ) der Fluxraten derselben Gewebe in mannitolfreien Puffern.



\* = Signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zwischen denselben Geweben in Puffern mit und ohne Mannitol

**Abb. 16: Fluxraten des Rumen in hydrierten Beduinenziegen**

Die Daten des isoosmotischen Puffers mit Mannitol wurden nicht im Graphen dargestellt, da in diesem Fall  $N = 1$  und  $n = 4$  war.

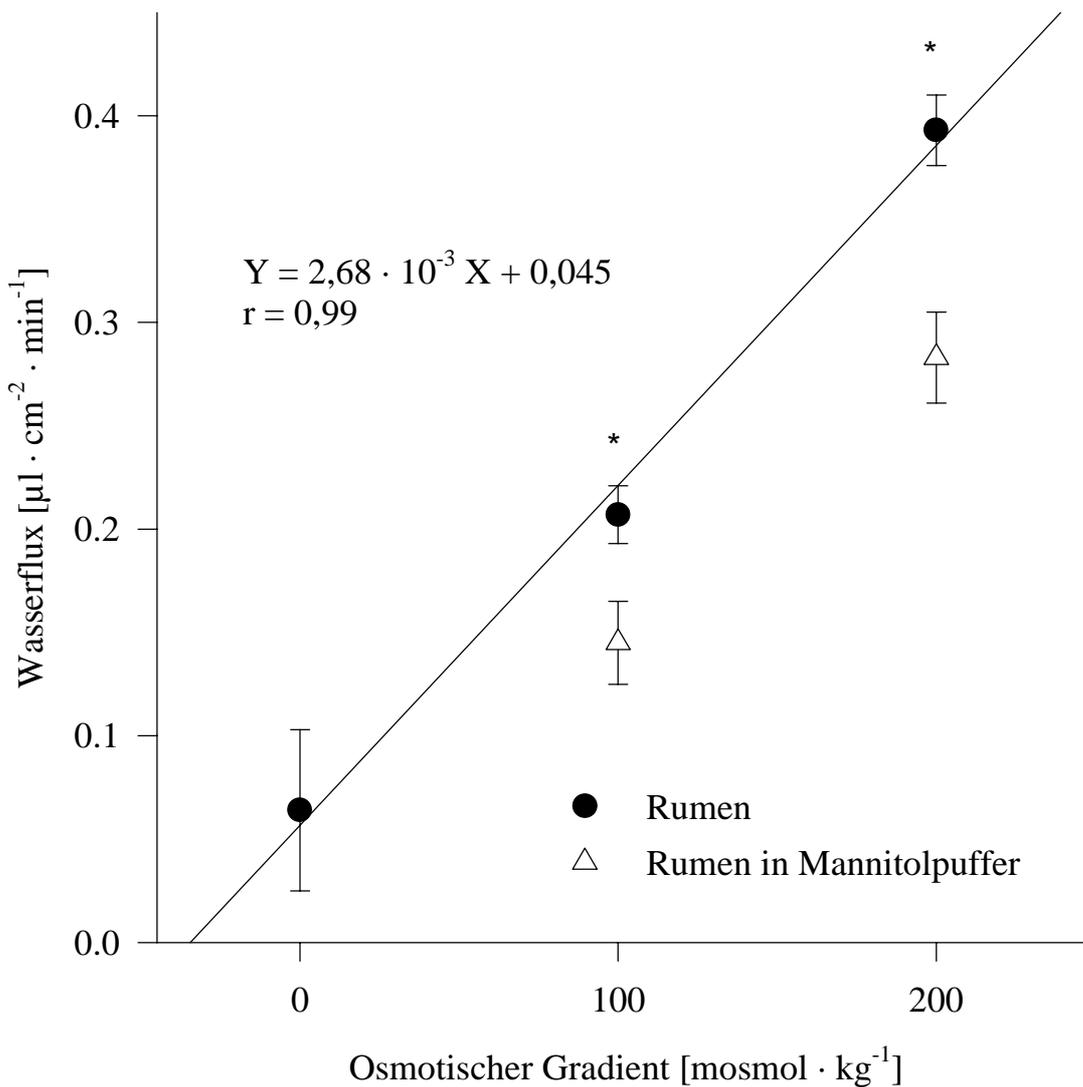
### 5.3. Wasserfluxversuche am Rumen dehydrierter Beduinenziegen (D5)

Pro Tier wurden zwei Gewebebezirke des Rumen unter dem Einfluß der fünf in Tab. 8 bezeichneten Puffer gemessen. Die angegebenen Werte sind als Mittelwerte dieser zwei gemessenen Bezirke pro osmotischem Gradienten und Tier in der Plateauphase zu verstehen. Die in Tab. 19 angegebenen Werte beziehen sich auf die Gruppe der verwendeten Beduinenziegen.

**Tab. 19: Wasserflux Rumen der dehydrierten Beduinenziegen (D5)**

| Osmotischer Gradient<br>[mosmol · kg <sup>-1</sup> ]         | 0<br>(isoosmotisch) | 100   | 100+<br>(mit<br>Mannitol) | 200   | 200+<br>(mit<br>Mannitol) |
|--|---------------------|-------|---------------------------|-------|---------------------------|
| Ø Wasserflux<br>[µl · cm <sup>-2</sup> · min <sup>-1</sup> ] | 0,064               | 0,207 | 0,145                     | 0,393 | 0,283                     |
| S. E. M.   | 0,039               | 0,014 | 0,020                     | 0,017 | 0,022                     |
| n  | 10                  | 12    | 12                        | 12    | 12                        |
| N  | 5                   | 6     | 6                         | 6     | 6                         |

Hierbei zeigte sich, daß es zu einem geringgradig höheren isoosmotischen Flux als unter hydrierten Bedingungen kam, der sich bei einem Gradienten von 100 mosmol · kg<sup>-1</sup> um das 3,2-fache und bei einem Gradienten von 200 mosmol · kg<sup>-1</sup> um das 6,1-fache steigerte. Aus einer Verdoppelung des osmotischen Gradienten resultierte wiederum eine annähernde Verdoppelung (1,9-fache) der Wasserfluxrate, wobei allerdings beide Einzelsteigerungen deutlich geringer ausfielen als im Versuch unter hydrierten Bedingungen. Auch bei diesem Versuchsansatz verursachten osmotische Gradienten mit mannitolhaltigen Puffern signifikant geringere Wasserfluxraten. Im einzelnen erreichten die Gewebe in Mannitolpuffern 70,1 % (osm. Gradient 100 mosmol · kg<sup>-1</sup>) und 72,0 % (osm. Gradient 200 mosmol · kg<sup>-1</sup>) der Fluxraten derselben Gewebe in mannitolfreien Puffern. Aus einer Verdoppelung des osmotischen Gradienten resultierte bei den mannitolhaltigen Puffern eine Verdoppelung der Wasserfluxrate.

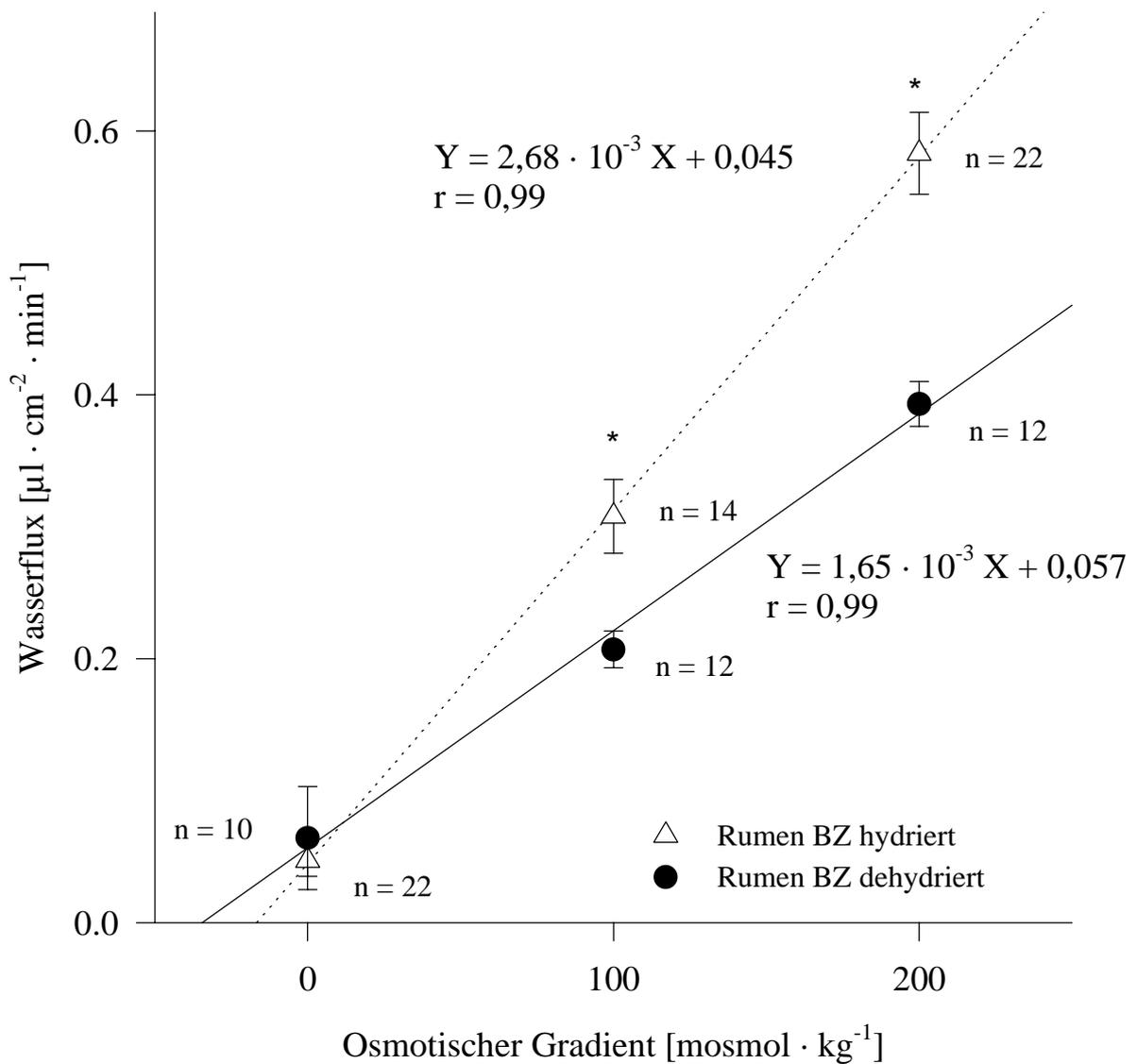


\* = Signifikante Unterschiede (p < 0,05) zwischen denselben Geweben in Puffern mit und ohne Mannitol

**Abb. 17: Fluxraten des Rumen in dehydrierten Beduinenziegen**

Die Daten des isoosmotischen Puffers mit Mannitol wurden nicht im Graphen dargestellt, da in diesem Fall n = 0 war.

Der wichtigste Befund ergab sich jedoch beim Vergleich derselben Tiere im hydrierten und dehydrierten Zustand. Es zeigte sich, daß die Dehydratation die Wasserfluxraten signifikant erniedrigte. Die graphische Darstellung dieser Daten zeigt die folgende Abbildung.



\* = Signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zwischen denselben Tieren im hydrierten und dehydrierten Zustand

**Abb. 18: Fluxraten des Rumen in hydrierten und dehydrierten Beduinenziegen**

#### 5.4. Wasserfluxversuche am Rumen dehydrierter Zannenziegen (D4)

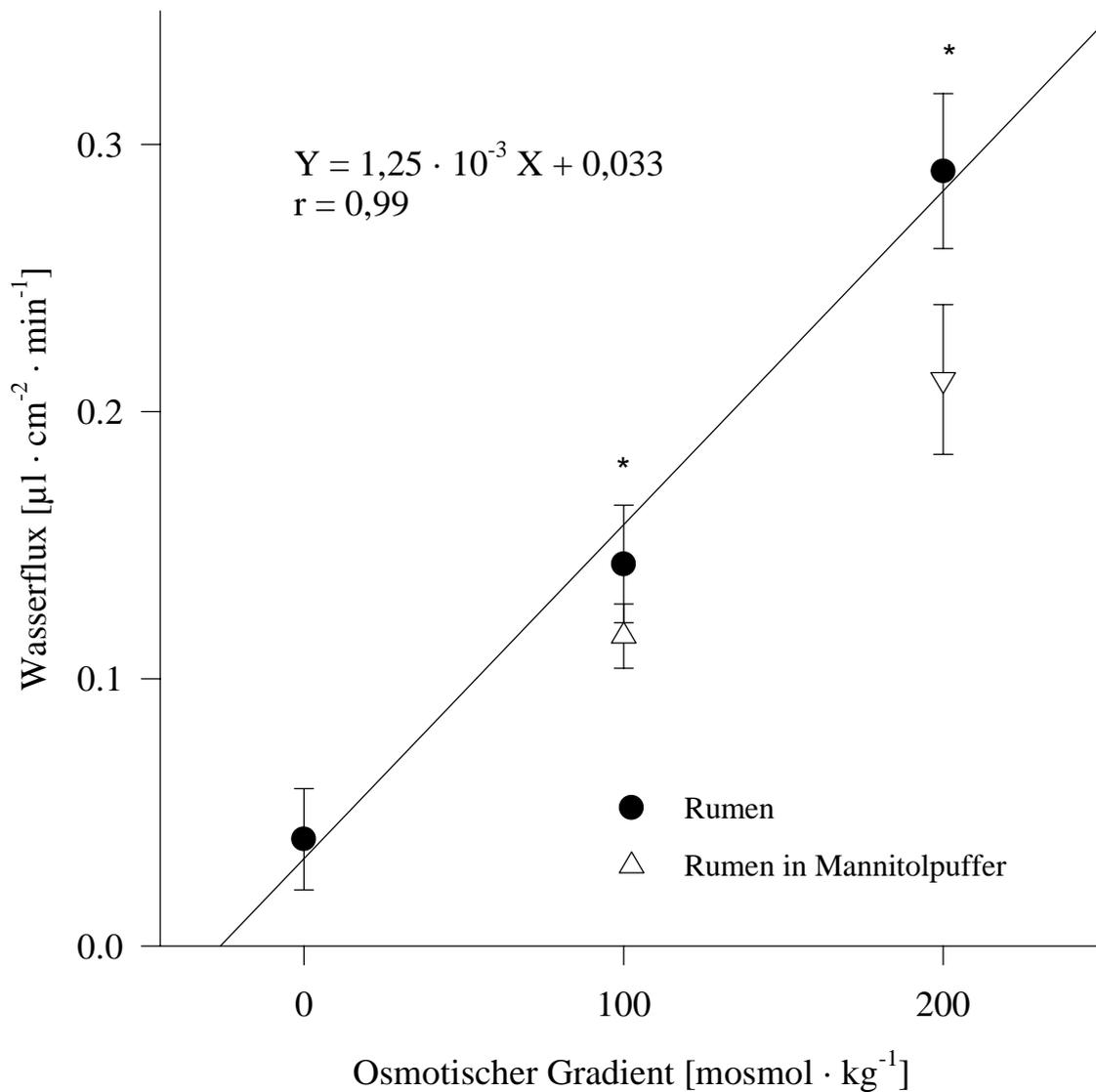
Pro Tier wurden zwei Gewebebezirke des Rumen unter dem Einfluß der fünf in Tab. 8 bezeichneten Puffer gemessen. Die angegebenen Werte sind als Mittelwerte dieser zwei gemessenen Bezirke pro osmotischem Gradienten und Tier in der Plateauphase zu verstehen. Die in Tab. 20 angegebenen Werte beziehen sich auf die gesamte Gruppe der Zannenziegen.

**Tab. 20: Wasserflux Rumen der dehydrierten Zannenziegen (D4)**

| Osmotischer Gradient<br>[mosmol · kg <sup>-1</sup> ]         | 0<br>(isoosmotisch) | 100   | 100+<br>(mit<br>Mannitol) | 200   | 200+<br>(mit<br>Mannitol) |
|--|---------------------|-------|---------------------------|-------|---------------------------|
| Ø Wasserflux<br>[µl · cm <sup>-2</sup> · min <sup>-1</sup> ] | 0,040               | 0,143 | 0,116                     | 0,290 | 0,212                     |
| S. E. M.   | 0,019               | 0,022 | 0,012                     | 0,029 | 0,028                     |
| n  | 6                   | 6     | 6                         | 6     | 6                         |
| N  | 3                   | 3     | 3                         | 3     | 3                         |

Hierbei (D4) zeigte sich, daß es zu einem geringgradig niedrigeren isoosmotischen Flux als unter dehydrierten Bedingungen (D5) bei den Beduinenziegen kommt, der sich bei einem osmotischen Gradienten von 100 mosmol · kg<sup>-1</sup> um das 3,6-fache und bei einem osmotischen Gradienten von 200 mosmol · kg<sup>-1</sup> um das 7,1-fache steigerte. Aus einer Verdoppelung des osmotischen Gradienten resultierte erneut eine Verdoppelung (2,0-fache) der Wasserfluxrate, wobei allerdings beide Einzelsteigerungen deutlich geringer ausfielen als in den beiden Hauptversuchen mit Beduinenziegen.

Wiederum wurden signifikant geringere Wasserfluxraten für osmotische Gradienten mit mannitolhaltigen Puffern festgestellt. Im einzelnen erreichten die Gewebe in Mannitolpuffern 81,1 % (osm. Gradient 100 mosmol · kg<sup>-1</sup>) und 73,1 % (osm. Gradient 200 mosmol · kg<sup>-1</sup>) der Fluxraten derselben Gewebe in mannitolfreien Puffern. Aus einer Verdoppelung des osmotischen Gradienten resultierte bei den mannitolhaltigen Puffern eine annähernde Verdoppelung (1,8-fache) der Wasserfluxrate.



\* = Signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zwischen denselben Tieren im hydrierten und dehydrierten Zustand

**Abb. 19: Fluxraten des Rumen in dehydrierten Zannenziegen**

Die Daten des isoosmotischen Puffers mit Mannitol wurden nicht im Graphen dargestellt, da in diesem Fall  $n = 0$  war.

### 5.5. Wasserfluxversuche am Omasum dehydrierter Beduinenziegen (D5)

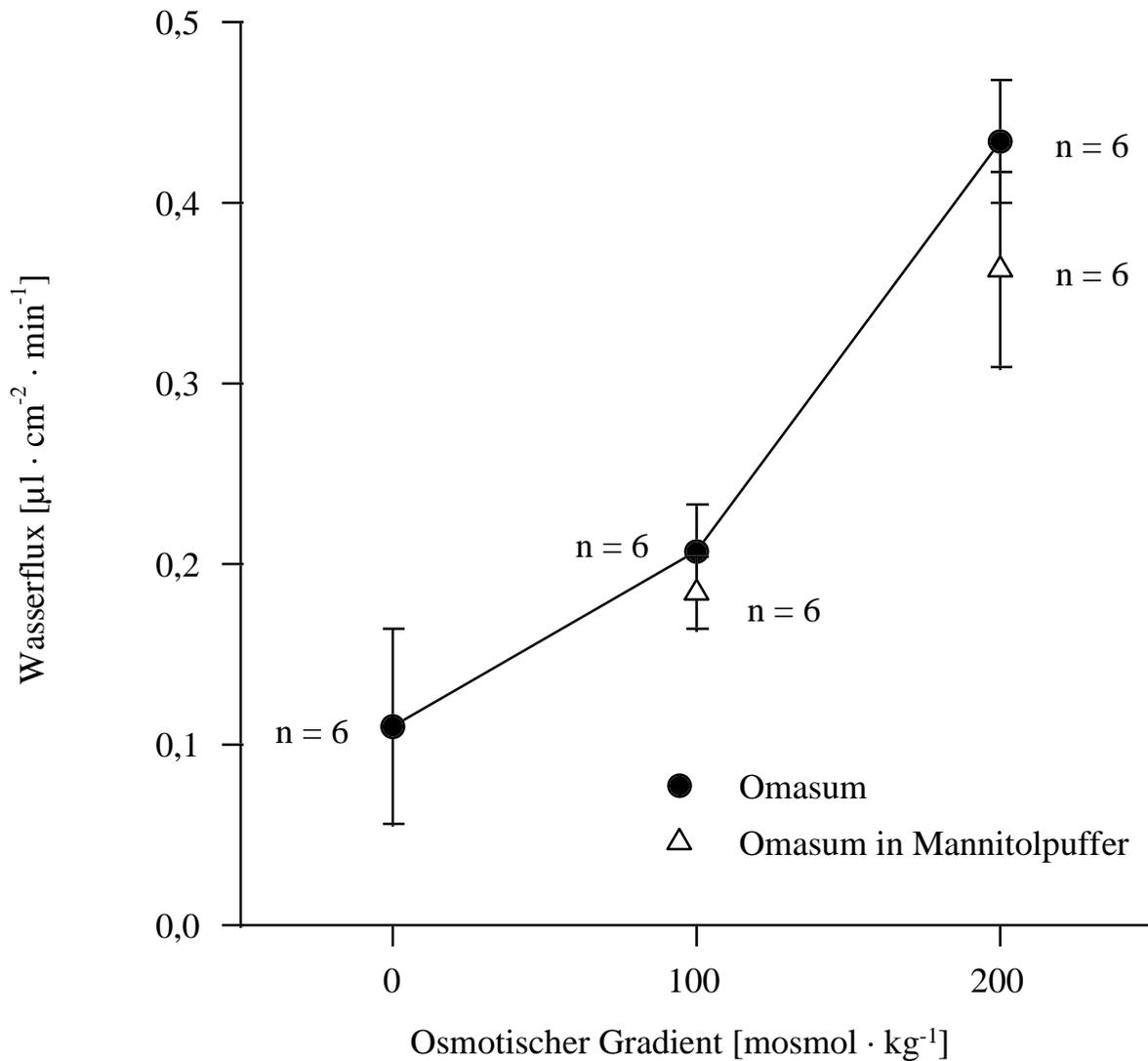
Pro Tier wurde nur ein Gewebebezirk des Omasum unter dem Einfluß der fünf in Tab. 8 bezeichneten Puffer gemessen. Daher war der Stichprobenumfang für dieses Gewebe relativ klein. Die angegebenen Werte sind als Mittelwerte dieses gemessenen Gewebebezirkes pro osmotischem Gradienten und Tier in der Plateauphase zu verstehen. Die in Tab. 21 angegebenen Werte beziehen sich auf die Gruppe der verwendeten Beduinenziegen.

**Tab. 21: Wasserflux Omasum der dehydrierten Beduinenziegen (D5)**

| Osmotischer Gradient<br>[mosmol · kg <sup>-1</sup> ]         | 0<br>(isoosmotisch) | 100   | 100+<br>(mit<br>Mannitol) | 200   | 200+<br>(mit<br>Mannitol) |
|--|---------------------|-------|---------------------------|-------|---------------------------|
| Ø Wasserflux<br>[µl · cm <sup>-2</sup> · min <sup>-1</sup> ] | 0,110               | 0,207 | 0,184                     | 0,434 | 0,363                     |
| S. E. M.   | 0,054               | 0,026 | 0,020                     | 0,034 | 0,054                     |
| n  | 6                   | 6     | 6                         | 6     | 6                         |
| N  | 6                   | 6     | 6                         | 6     | 6                         |

Hierbei zeigte sich am Omasum, daß es zu einem relativ hohen isoosmotischen Flux kam, der sich bei einem osmotischen Gradienten von 100 mosmol · kg<sup>-1</sup> um das 1,9-fache und bei einem osmotischen Gradienten von 200 mosmol · kg<sup>-1</sup> um das 3,9-fache steigerte. Aus einer Verdoppelung des osmotischen Gradienten resultierte wiederum eine annähernde Verdoppelung (2,1-fache) der Wasserfluxrate.

Bei diesem Versuchsansatz und dem geringen Stichprobenumfang verursachten osmotische Gradienten mit mannitolhaltigen Puffern keine signifikant geringeren Wasserfluxraten. Im einzelnen erreichten die Gewebe in Mannitolpuffern 88,9 % (osm. Gradient 100 mosmol · kg<sup>-1</sup>) und 83,6 % (osm. Gradient 200 mosmol · kg<sup>-1</sup>) der Fluxraten derselben Gewebe in mannitolfreien Puffern. Aus einer Verdoppelung des osmotischen Gradienten resultierte bei den mannitolhaltigen Puffern eine Verdoppelung der Wasserfluxrate.



\* = Signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zwischen denselben Geweben in Puffern mit und ohne Mannitol

**Abb. 20: Fluxraten des Omasum dehydrierter Beduinenziegen**

Die Daten des isoosmotischen Puffers mit Mannitol wurden nicht im Graphen dargestellt, da in diesem Fall  $n = 0$  war. Auf eine Regressionsgerade wurde aufgrund des geringen Stichprobenumfanges zugunsten einer Interpolation verzichtet.

### 5.6. Wasserfluxversuche am Omasum dehydrierter Zannenziegen (D4)

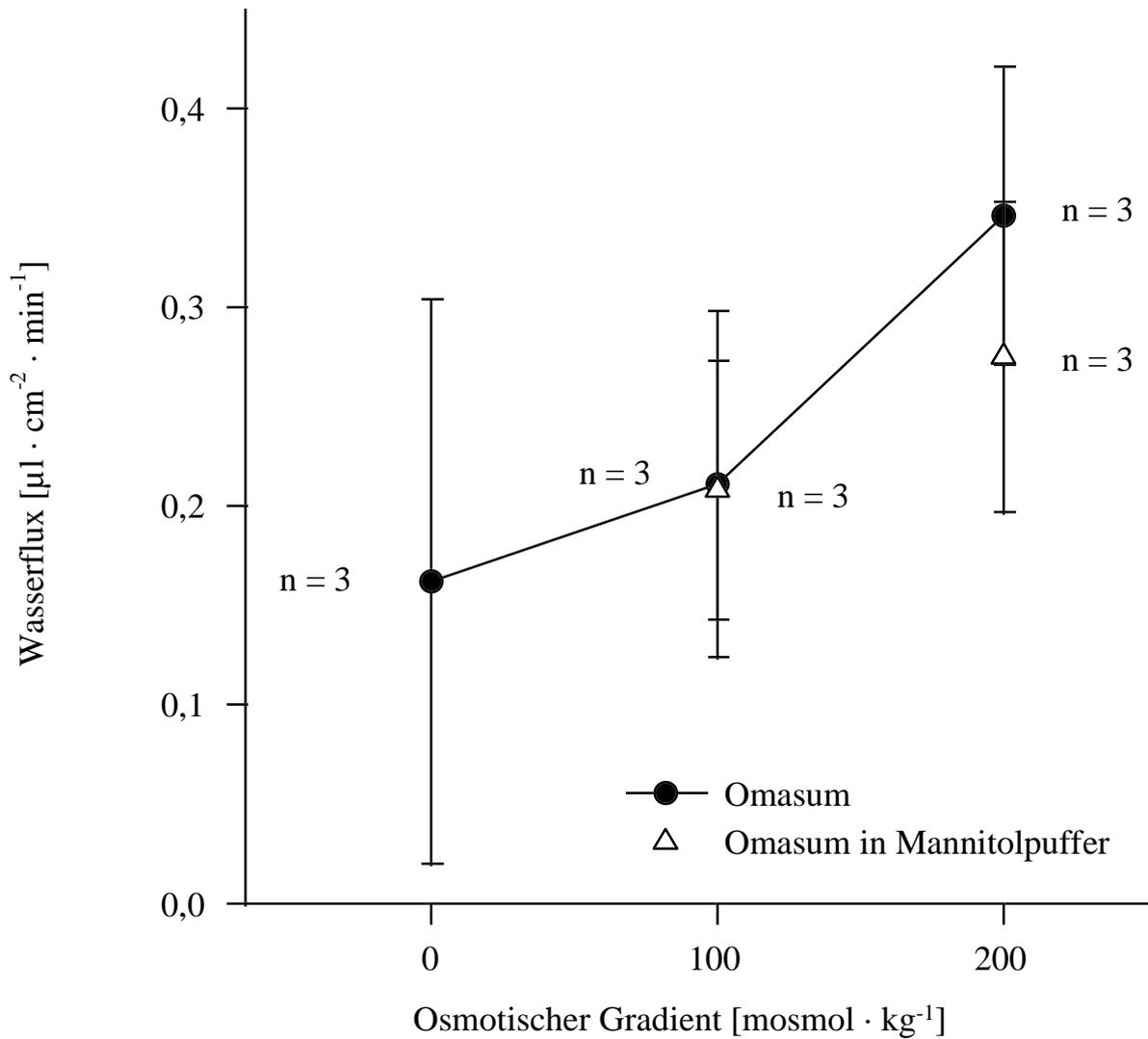
Pro Tier wurde nur ein Gewebebezirk des Omasums unter dem Einfluß der fünf in Tab. 8 bezeichneten Puffer gemessen. Die angegebenen Werte sind als Mittelwerte dieses gemessenen Gewebebezirkes pro osmotischem Gradienten und Tier in der Plateauphase zu verstehen. Die in Tab. 22 angegebenen Werte beziehen sich auf die Gruppe der Zannenziegen als Gesamtheit.

**Tab. 22: Wasserflux Omasum der dehydrierten Zannenziegen (D4)**

| Osmotischer Gradient<br>[mosmol · kg <sup>-1</sup> ]         | 0<br>(isoosmotisch) | 100   | 100+<br>(mit<br>Mannitol) | 200   | 200+<br>(mit<br>Mannitol) |
|--|---------------------|-------|---------------------------|-------|---------------------------|
| Ø Wasserflux<br>[µl · cm <sup>-2</sup> · min <sup>-1</sup> ] | 0,162               | 0,211 | 0,208                     | 0,346 | 0,275                     |
| S. E. M.   | 0,142               | 0,087 | 0,065                     | 0,075 | 0,078                     |
| n  | 3                   | 3     | 3                         | 3     | 3                         |
| N  | 3                   | 3     | 3                         | 3     | 3                         |

Hierbei (D4) zeigte sich, daß es zu einem gegenüber den Werten des Omasum der dehydrierten Beduinenziegen (D5) nochmals deutlich gesteigerten, sehr hohen isoosmotischen Flux kam, der sich bei einem osmotischen Gradienten von 100 mosmol · kg<sup>-1</sup> um das 1,3-fache und bei einem osmotischen Gradienten von 200 mosmol · kg<sup>-1</sup> um das 2,1-fache steigerte. Aus einer Verdoppelung des osmotischen Gradienten resultierte lediglich eine Zunahme um 60 % (1,6-fache) der Wasserfluxrate.

Bei diesem Versuchsansatz und dem sehr geringen Stichprobenumfang verursachten osmotische Gradienten mit mannitolhaltigen Puffern wiederum keine signifikant geringeren Wasserfluxraten. Im einzelnen erreichten die Gewebe in Mannitolpuffern 98,5 % (osm. Gradient 100 mosmol · kg<sup>-1</sup>) und 79,5 % (osm. Gradient 200 mosmol · kg<sup>-1</sup>) der Fluxraten derselben Gewebe in mannitolfreien Puffern. Aus einer Verdoppelung des osmotischen Gradienten resultierte bei den mannitolhaltigen Puffern lediglich eine Steigerung auf das 1,3-fache der Wasserfluxrate.



\* = Signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zwischen denselben Geweben in Puffern mit und ohne Mannitol

**Abb. 21: Fluxraten des Omasum in dehydrierten Zannenziegen**

Die Daten des isoosmotischen Puffers mit Mannitol wurden nicht im Graphen dargestellt, da in diesem Fall  $n = 0$  war. Auf eine Regressionsgerade wurde aufgrund des sehr geringen Stichprobenumfangs zugunsten einer Interpolation verzichtet.

### 5.7. Wasserfluxversuche am Abomasum dehydrierter Beduinenziegen (D5)

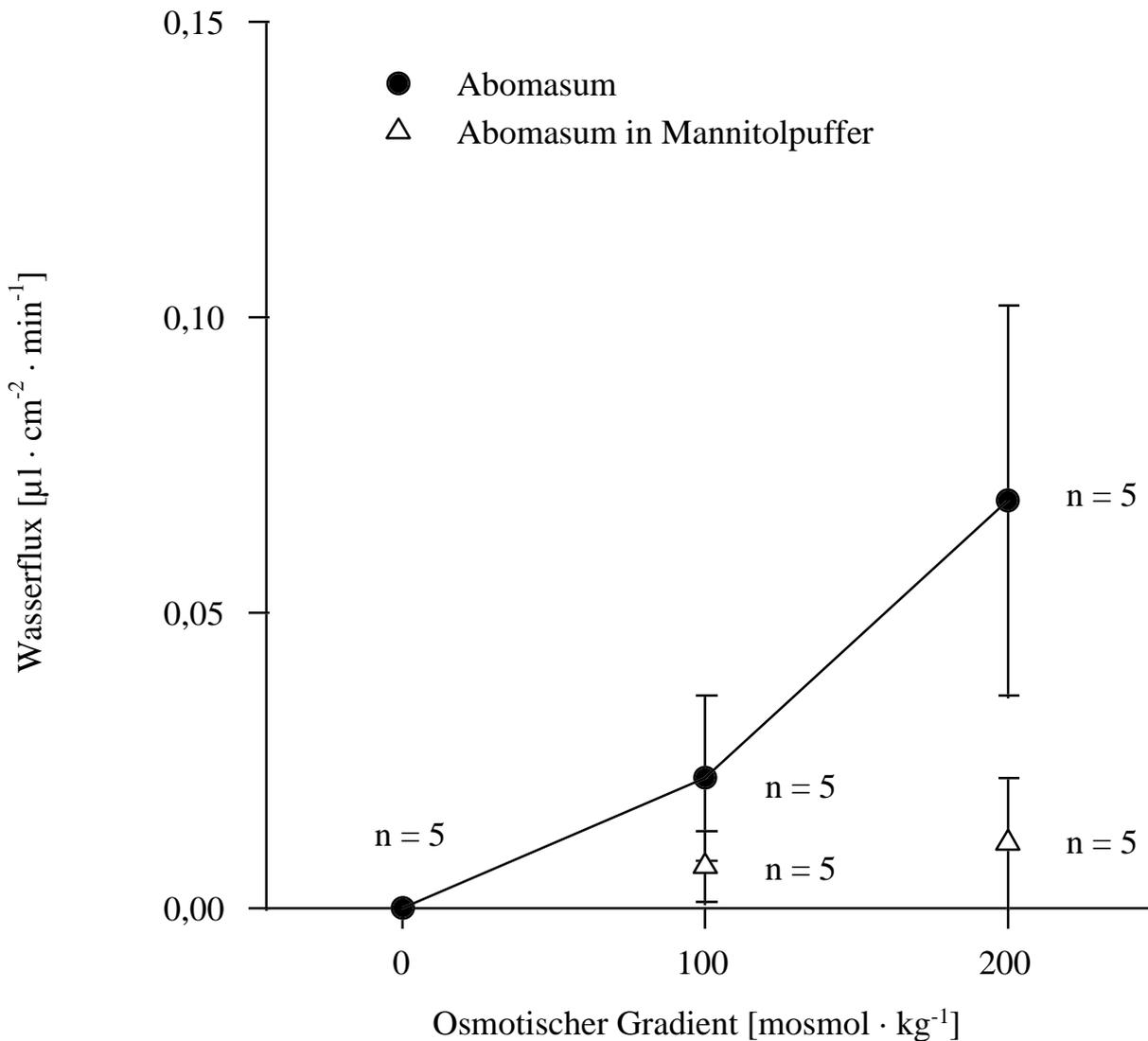
Pro Tier wurde lediglich ein Gewebebezirk des Abomasum unter dem Einfluß der fünf in Tab. 8 bezeichneten Puffer gemessen. Die angegebenen Werte sind als Mittelwerte dieses gemessenen Gewebebezirkes pro osmotischem Gradienten und Tier in der Plateauphase zu verstehen. Die in Tab. 23 angegebenen Werte beziehen sich auf die Gruppe der verwendeten Beduinenziegen.

**Tab. 23: Wasserflux Abomasum der dehydrierten Beduinenziegen (D5)**

| Osmotischer Gradient<br>[mosmol · kg <sup>-1</sup> ]         | 0<br>(isoosmotisch) | 100   | 100+<br>(mit<br>Mannitol) | 200   | 200+<br>(mit<br>Mannitol) |
|--|---------------------|-------|---------------------------|-------|---------------------------|
| Ø Wasserflux<br>[µl · cm <sup>-2</sup> · min <sup>-1</sup> ] | 0,000               | 0,022 | 0,007                     | 0,069 | 0,011                     |
| S. E. M.   | 0,000               | 0,014 | 0,006                     | 0,033 | 0,011                     |
| n  | 5                   | 5     | 5                         | 5     | 5                         |
| N  | 5                   | 5     | 5                         | 5     | 5                         |

Hierbei zeigte sich am Abomasum, daß es zu keinem meßbaren isoosmotischen Flux kam, der bei einem osmotischen Gradienten von 100 mosmol · kg<sup>-1</sup> nur geringgradig und bei einem osmotischen Gradienten von 200 mosmol · kg<sup>-1</sup> mäßig ansteigt. Aus einer Verdoppelung des osmotischen Gradienten resultierte eine Verdreifachung der Wasserfluxrate.

Bei diesem Versuchsansatz und dem geringen Stichprobenumfang verursachten osmotische Gradienten mit mannitolhaltigen Puffern erneut keine signifikant geringeren Wasserfluxraten. Aus einer Verdoppelung des osmotischen Gradienten resultierte bei den mannitolhaltigen Puffern eine Zunahme der Wasserfluxrate um 50 %.



**Abb. 22: Fluxraten des Abomasum in dehydrierten Beduinenziegen**

Die Daten des isoosmotischen Puffers mit Mannitol wurden nicht im Graphen dargestellt, da in diesem Fall  $n = 0$  war. Auf eine Regressionsgerade wurde aufgrund des geringen Stichprobenumfanges zugunsten einer Interpolation verzichtet. \* = Signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zwischen den selben Geweben in Puffern mit und ohne Mannitol. Für ein erhöhtes Signifikanzniveau ( $p < 0,10$ ) gilt: Signifikante Unterschiede beim osmotischen Gradienten von 200 mosmol · kg<sup>-1</sup>.

### 5.8. Wasserfluxversuche am Abomasum dehydrierter Zannenziegen (D4)

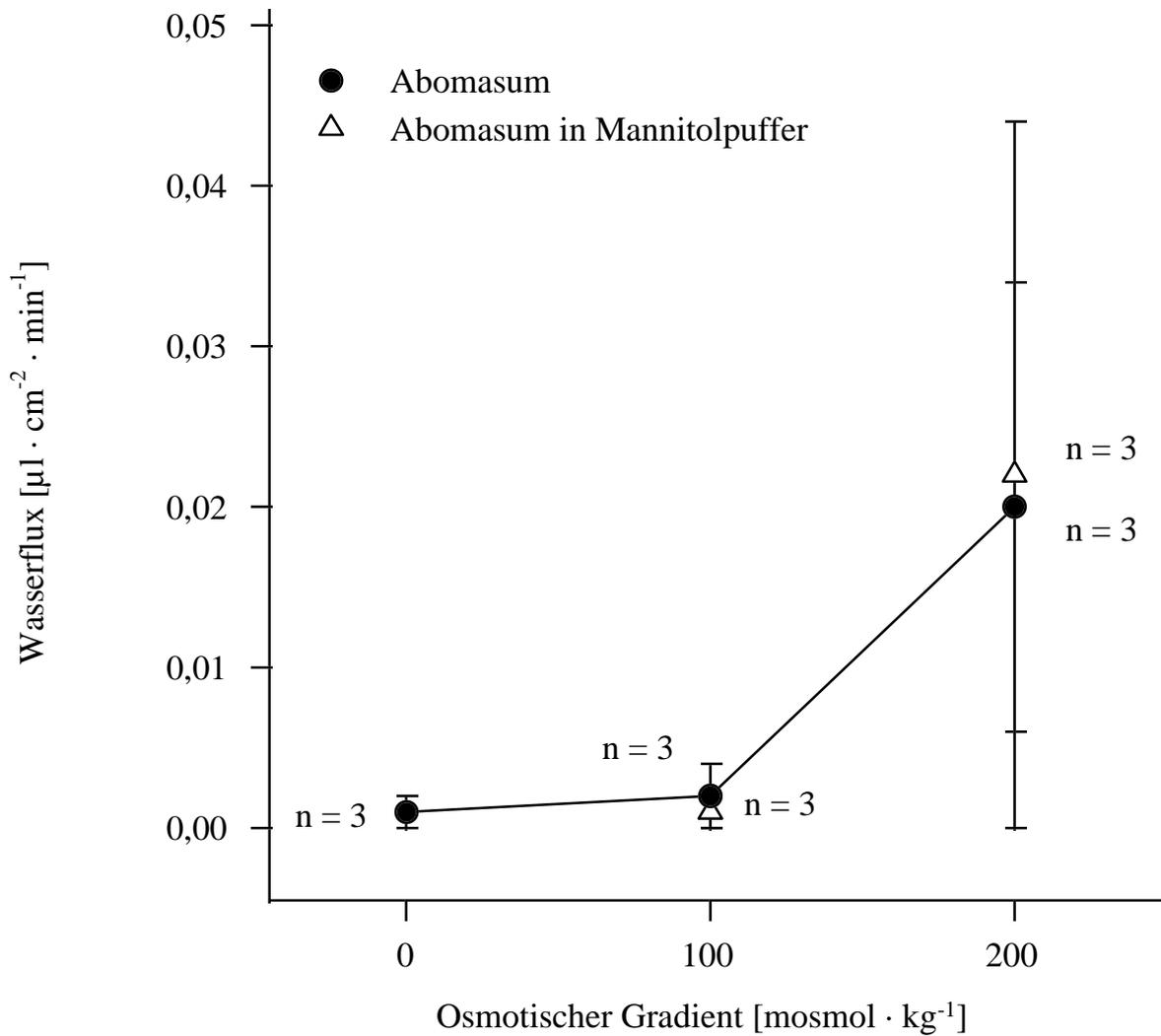
Pro Tier wurde nur ein Gewebebezirk des Abomasum unter dem Einfluß der fünf in Tab. 8 bezeichneten Puffer gemessen. Die angegebenen Werte sind als Mittelwerte dieses gemessenen Gewebebezirkes pro osmotischem Gradienten und Tier in der Plateauphase zu verstehen. Die in Tab. 24 angegebenen Werte beziehen sich auf die Gruppe der Zannenziegen als Gesamtheit.

**Tab. 24: Wasserflux Abomasum der dehydrierten Zannenziegen (D4)**

| Osmotischer Gradient<br>[mosmol · kg <sup>-1</sup> ]       | 0<br>(isoosmotisch) | 100   | 100+<br>(mit<br>Mannitol) | 200   | 200+<br>(mit<br>Mannitol) |
|--|---------------------|-------|---------------------------|-------|---------------------------|
| Wasserflux<br>[µl · cm <sup>-2</sup> · min <sup>-1</sup> ] | 0,001               | 0,002 | 0,001                     | 0,020 | 0,022                     |
| S. E. M.   | 0,001               | 0,002 | 0,001                     | 0,014 | 0,022                     |
| n  | 3                   | 3     | 3                         | 3     | 3                         |
| N  | 3                   | 3     | 3                         | 3     | 3                         |

Hierbei zeigte sich am Abomasum, daß es zu einem kaum meßbaren isoosmotischen Flux kam. Auch bei einem osmotischen Gradienten von 100 mosmol · kg<sup>-1</sup> war ein Wasserflux kaum meßbar. Erst ein osmotischer Gradient von 200 mosmol · kg<sup>-1</sup> ließ den Flux auf einen relativ geringen Wert ansteigen.

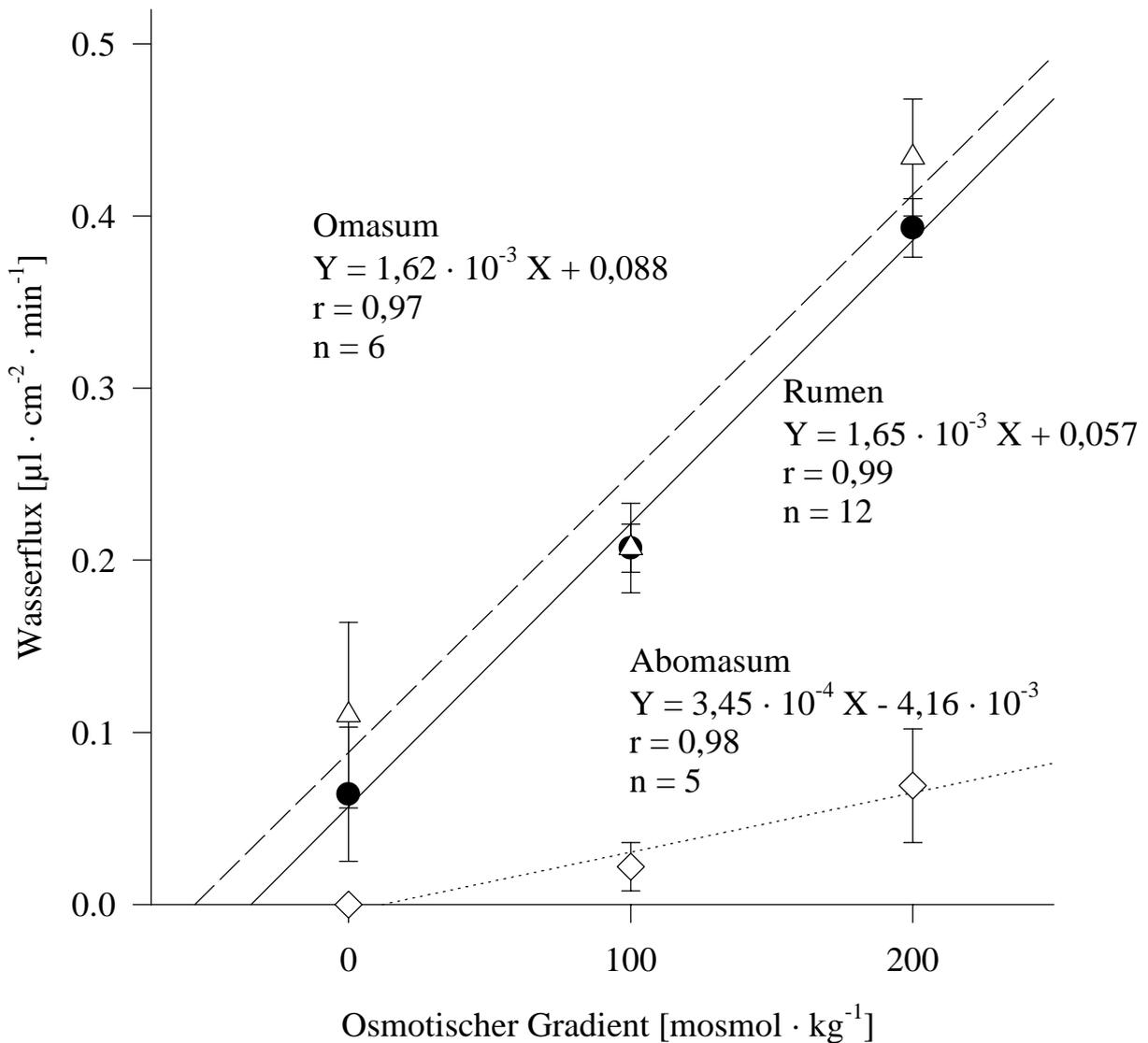
Ein signifikanter Unterschied zwischen den Fluxraten, die mit und ohne mannitolhaltige Puffer zustande kamen, war bei dem sehr geringen Stichprobenumfang nicht feststellbar. Auffallend war außerdem, daß die Verdoppelung des osmotischen Gradienten mit und ohne Mannitol einen Wasserflux induzierte, der um eine Zehnerpotenz und mehr über dem Ausgangswert lag, wobei die absoluten Zahlen sehr gering blieben.



**Abb. 23: Fluxraten des Abomasum in dehydrierten Zannenziegen**

Die Daten des isoosmotischen Puffers mit Mannitol wurden nicht im Graphen dargestellt, da in diesem Fall  $n = 0$  war. Auf eine Regressionsgerade wurde aufgrund des sehr geringen Stichprobenumfanges zugunsten einer Interpolation verzichtet. \* = Signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zwischen denselben Geweben in Puffern mit und ohne Mannitol.

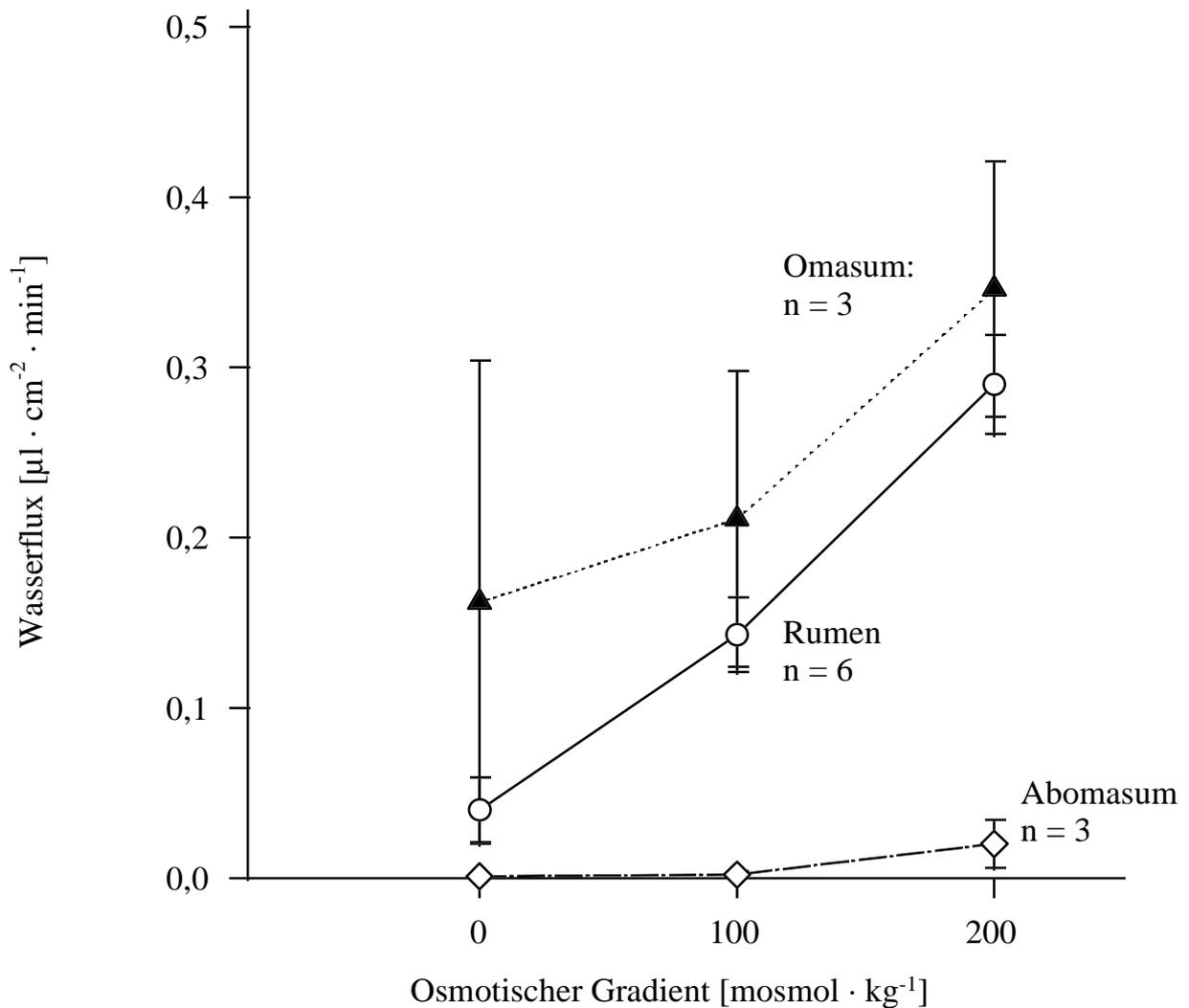
Zusammenfassend ergab sich für die Beduinenziege im dehydrierten Zustand folgendes Bild der Fluxraten.



**Abb. 24: Fluxraten der gemessenen Gewebe dehydrierter Beduinenziegen**

Die Daten der Puffer mit Mannitol wurden in diesem gewebevergleichenden Graphen nicht dargestellt.

Für die Zannenziegen sieht diese zusammengefaßte Abbildung wie folgt aus.



**Abb. 25: Fluxraten der gemessenen Gewebe dehydrierter Zannenziegen**

Die Daten der Puffer mit Mannitol wurden in diesem gewebevergleichenden Graphen nicht dargestellt. Auf Regressionsgeraden wurde aufgrund des geringen Stichprobenumfangs zugunsten von Interpolationen verzichtet.

## V. DISKUSSION

### *1. Einleitung*

Die Diskussion gliedert sich einerseits in die Besprechung der Voruntersuchungsergebnisse mit den zwei Unterkapiteln „Körpergewicht, Wasser- und Futteraufnahme“ sowie „Blutparameter“ und andererseits in die Erörterung der Haupt- oder „Wasserfluxergebnisse“. Die Voruntersuchungsergebnisse dienen lediglich der Kontrolle der De- und Rehydratation. Sie sind aus den Untersuchungen anderer Autoren weitgehend bekannt. Deshalb werden sie an dieser Stelle nur kurz und ohne Methodenkritik diskutiert. Die Diskussion der Wasserfluxergebnisse erfolgt im zweiten Teil dieses Kapitels.

### *2. Voruntersuchungen*

#### **2.1. Körpergewicht, Wasser- und Futteraufnahme**

Die Verluste des *Körpergewichtes* wurden für die Beduinenziegen bei viertägiger Dehydratation in der Literatur mit 25 - 30 % angegeben. Im Gegensatz zu diesen Literaturangaben zeigten die Beduinenziegen im viertägigen Beobachtungszeitraum der eigenen Versuche nur einen Verlust von etwa 21 % des ursprünglichen Körpergewichtes, die Zannenziegen nach einer dreitägigen Dehydratation einen Verlust von 16,5 %. Die geringeren *prozentualen* Verluste der Beduinenziegen sind auf ihr höheres *absolutes* Körpergewicht zurückzuführen: CHOSHNIAK und SHKOLNIK (1978) ermittelten ein durchschnittliches Körpergewicht von 17,65 kg. WEICH (1993) fand ein Durchschnittsgewicht von 19,5 kg. In diesen Versuchen wurden ausschließlich weibliche Tiere verwendet, die ein deutlich geringeres Körpergewicht aufwiesen. Das durchschnittliche Körpergewicht der weiblichen Beduinenziegen lag im eigenen Versuchszyklus bei 26,5 kg gegenüber 33,1 kg für die männlichen Tiere.

Die von SHKOLNIK, BORUT und CHOSHNIAK (1972), CHOSHNIAK und SHKOLNIK (1978) und WEICH (1993) angegebenen Werte für die Wasseraufnahme schwankten

zwischen 30 und 40 % des dehydrierten Körpergewichtes der Beduinenziegen. Der im vorliegenden Experiment ermittelte Wert von 29 % des dehydrierten Körpergewichtes lag nur wenig unterhalb der Literaturwerte und ließ sich mit dem geringeren Dehydratationsgrad erklären. Die Zannenziegen, die im Verlaufe einer dreitägigen Dehydratation lediglich 16,5 % des ursprünglichen Körpergewichtes verloren, nahmen mit 25,9 % Tränkwasser relativ viel Flüssigkeit auf. Sowohl die Beduinenziegen (101,7 %) als auch die Zannenziegen (103,5 %) überschritten nach der Rehydratation ihre ursprüngliche Körpermasse unter Kontrollbedingungen. Dieses Phänomen wurde in allen Dehydratationsexperimenten mit den Beduinenziegen beobachtet und wurde von den oben genannten Autoren als „Vorratstrinken“ interpretiert. Die mit der Dauer der Dehydratation abnehmende Futtermenge beider Rassen stimmte mit den früheren Beobachtungen überein (s. o.) und wurde auf eine geringere Speichelmenge zurückgeführt.

### **2.2. Blutparameter**

Die *Plasma-Osmolalität* der Beduinenziegen stieg nach viereinhalbtägiger Dehydratation von einem niedrigeren Ausgangsniveau deutlich stärker an als die der Zannenziegen nach dreieinhalbtägiger Dehydratation. Vergleicht man das Niveau nach jeweils dreieinhalbtägigem Wasserentzug, so ergab sich ein ähnlicher Anstieg. Während die Zannenziegen bereits eine Stunde nach der Rehydratation eine signifikant niedrigere Plasmaosmolalität aufwiesen als im Zustand der Dehydratation, trat dieser Unterschied bei den Beduinenziegen erst zwei Stunden nach der Tränke auf. Daraus wurde auf eine verlangsamte Wasseraufnahme aus dem Magen-Darm-Trakt geschlossen. 6 Stunden nach der Wassergabe wurde für beide Rassen eine Plasmaosmolalität ermittelt, die signifikant unter den Kontrollwerten lag. CHOSHNIAK et al. (1984) und WEICH (1993) ermittelten einen etwas geringeren Abfall dieser Werte innerhalb von vier Stunden nach der Tränke. Betrachtet man die Werte der vorliegenden Arbeit vier Stunden nach der Rehydratation, so stimmen die Ergebnisse mit den Angaben in der Literatur relativ gut überein.

Die *Plasma-Harnstoffkonzentrationen* beider Rassen stiegen von unterschiedlichen Niveaus ausgehend um etwa den gleichen Wert (BZ: 6,4 mmol / l oder 53 %, ZZ: 5,9 mmol / l oder 61 %) im Verlaufe der Dehydratation an. Sie waren dabei für beide Rassen durch die Antidiurese signifikant höher als im Kontrollzustand. Dabei muß aber beachtet werden, daß

die Dehydratation der Beduinenziegen 24 Stunden länger dauerte als die der Zannenziegen. Die Zannenziegen wiesen bereits eine Stunde nach der Tränke und für den gesamten weiteren Beobachtungszeitraum eine im Vergleich zum Dehydratationsniveau signifikant niedrigere Plasma-Harnstoffkonzentration auf. Demgegenüber waren für die Beduinenziegen alle Werte im Beobachtungszeitraum nicht signifikant verschieden vom Dehydratationsniveau. Diese Beobachtung deckte sich mit denen von SILANIKOVE (1983) und WEICH (1993), die 4 Stunden nach der Tränke Plasma-Harnstoffkonzentrationen für die Beduinenziegen feststellten, die den Werten am Ende der Dehydratation entsprachen.

Die *Plasma-Natriumkonzentrationen* beider Rassen stiegen, von ähnlichen Niveaus ausgehend um etwa den gleichen Wert im Verlaufe der ersten dreieinhalb Tage der Dehydratation an. Die Beduinenziegen, die danach noch weitere 24 Stunden dehydriert wurden, erreichten unmittelbar vor der Rehydratation einen deutlich höheren Wert als beide Rassen nach dreitägigem Wasserentzug. Bereits drei Stunden nach der Tränke war die Plasma-Natriumkonzentration der Zannenziegen auf ein Niveau abgefallen, das nicht mehr signifikant über dem Kontrollwert lag. Die Beduinenziegen erreichten diesen Zustand erst nach vier Stunden, was mit der schon erwähnten verzögerten Wasseraufnahme aus dem Magen-Darm-Trakt erklärt werden kann. Vergleicht man diese Ergebnisse mit den in der Literatur angegebenen Werten, so zeigt sich, daß der Anstieg von demselben Kontrollniveau aus etwas stärker ausfiel als erwartet. Das gleiche gilt für den Abfall der Werte nach der Rehydratation, wobei diese Ergebnisse durch das höhere Dehydratationsniveau und den längeren Beobachtungszeitraum beeinflußt wurden. Insgesamt können die Veränderungen der Plasma-Natriumkonzentration deshalb als mit den Literaturdaten übereinstimmend betrachtet werden.

Die *Plasma-Kaliumkonzentrationen* der Beduinenziegen stiegen im Verlaufe der viereinhalbtägigen Dehydratation nicht signifikant über das Kontrollniveau. Während des gesamten Beobachtungszeitraumes wurde lediglich zwei Stunden *nach* der Rehydratation die Kaliumkonzentration signifikant über dem Kontrollniveau gemessen. Zu keinem Zeitpunkt war ein signifikanter Unterschied zum Dehydratationsniveau nachweisbar. Im Gegensatz dazu zeigten die Zannenziegen zu keinem Zeitpunkt einen signifikanten Unterschied zum Kontrollniveau, allerdings ab der vierten Stunde nach der Tränke signifikant niedrigere Werte als am Ende der Dehydratation. Diese Rassenunterschiede können wiederum mit einer

verzögerten Wasseraufnahme aus dem Magen-Darm-Trakt der Beduinenziege erklärt werden. Die Literaturangaben zur Kalium-Konzentration weisen ebenfalls weitgehend unveränderte Niveaus im Verlaufe der Dehydratation aus. Nach der Rehydratation ergibt sich ein uneinheitliches Bild, wobei aber die neueste Arbeit (WEICH 1993) ebenfalls von einem leichten Anstieg nach der Rehydratation berichtet. Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß die Plasma-Kaliumkonzentration während der De- und Rehydratation bei beiden Rassen weitestgehend konstant gehalten wird, was sich in guter Übereinstimmung mit den Literaturdaten befindet.

Die *Plasma-Chloridkonzentrationen* beider Rassen verhielten sich ähnlich wie die Natrium-Konzentration: Von leicht unterschiedlichen Kontrollniveaus ausgehend wurde für die Beduinenziegen im Vergleich zu den Zannenziegen ein etwas deutlicherer Anstieg vor und ein stärkerer Abfall nach der Rehydratation festgestellt. Dabei muß wiederum die längere Dehydratationsdauer der Beduinenziegen berücksichtigt werden. Auffallend ist jedoch, daß die Zannenziegen bereits eine Stunde nach der Tränke und für den Rest des Beobachtungszeitraumes keine signifikanten Unterschiede zum Kontrollniveau mehr aufwiesen. Im Gegensatz dazu zeigten die Beduinenziegen lediglich in der 2. und 3. Stunde nach der Rehydratation keine signifikanten Unterschiede zum Kontrollniveau (vorher über, nachher unter diesem Wert). Dies erklärt sich durch den niedrigeren Ausgangswert der Beduinenziegen. Im Vergleich zu den Literaturdaten wurde ein etwas stärkerer Anstieg respektive Abfall gemessen, wobei sich sowohl das Niveau als auch die Veränderungen in guter Übereinstimmung mit den Daten von CHOSHIAK et al. (1984) und WEICH (1993) befinden.

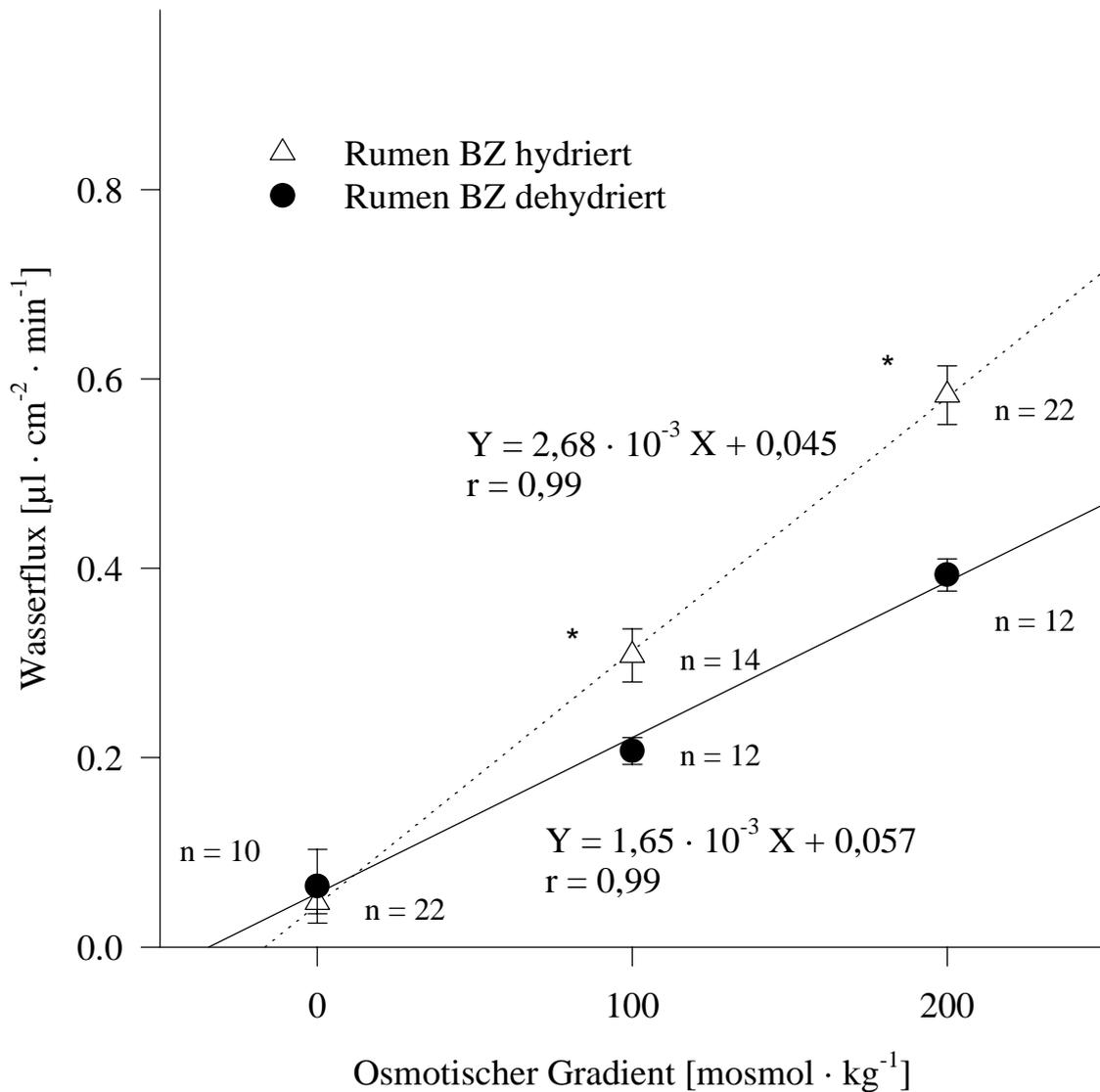
### **3. Wasserfluxversuche**

#### **3.1. Wasserfluxversuche am Rumen**

##### **3.1.1. Vergleich zwischen Kontroll- und Dehydratationszustand**

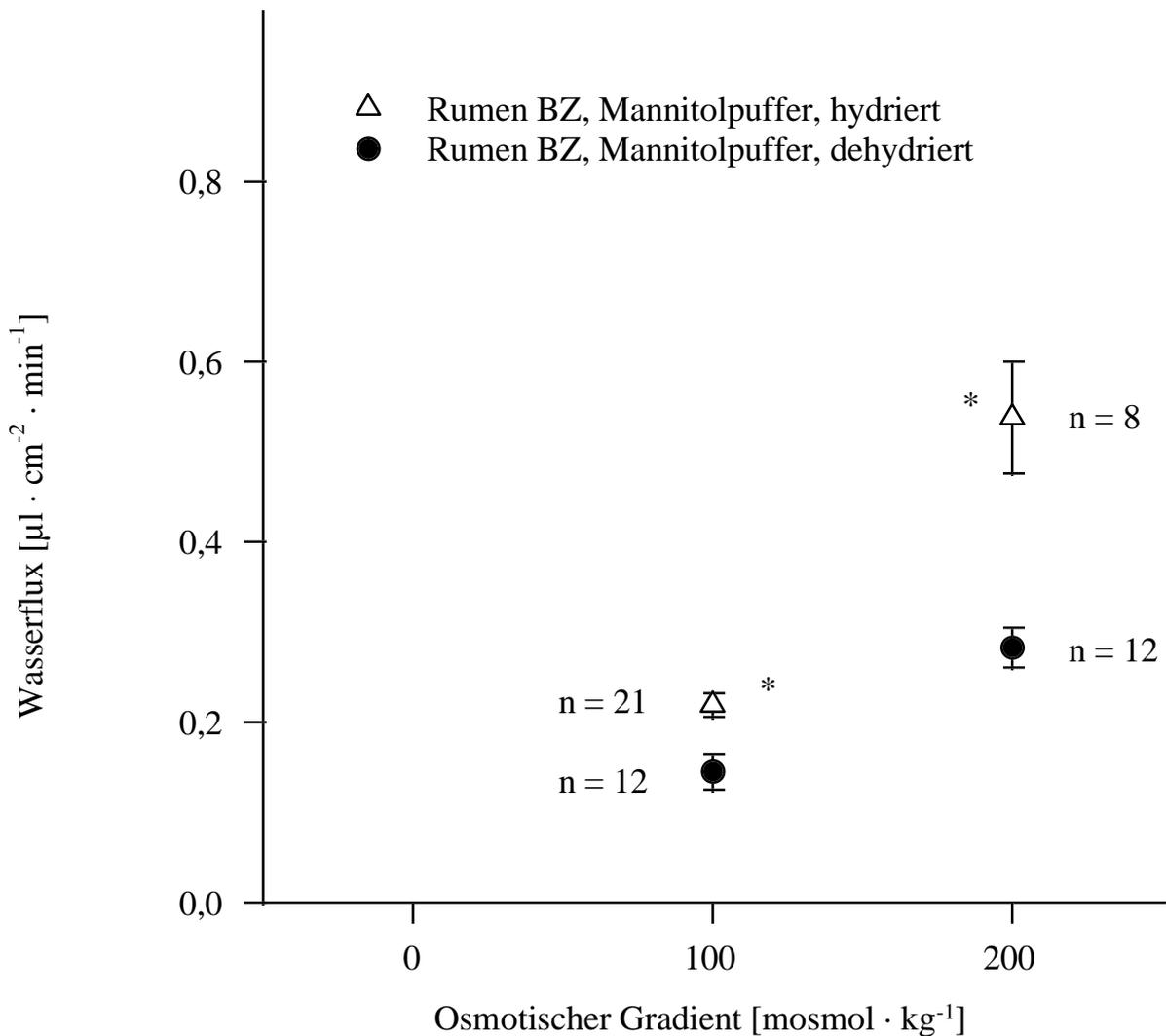
Für den Vergleich der Wasserfluxraten im Kontroll- und Dehydratationszustand kamen lediglich die Werte der Beduinenziegen zur Auswertung, da nur diese Tiere an *beiden*

Versuchsreihen teilgenommen hatten. Dabei zeigte sich, daß unter allen Versuchsbedingungen außer dem isoosmotischen Zustand in der Dehydratation signifikant geringere Werte als in der Kontrolle erreicht wurden. Dies gilt für alle Versuchsansätze, unabhängig davon, ob der osmotische Gradient mit oder ohne Mannitol erzeugt wurde. Die nachfolgenden Graphen veranschaulichen diese signifikanten Unterschiede für osmotische Gradienten mit und ohne mannitolhaltige Puffer.



\* = Signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zwischen denselben Tieren im hydrierten und dehydrierten Zustand

**Abb. 26: Fluxraten Rumen hydrierter und dehydrierter Beduinenziegen**  
 Puffer *ohne* Mannitol.



\* = Signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zwischen denselben Tieren im hydrierten und dehydrierten Zustand

**Abb. 27: Fluxraten Rumen hydrierter und dehydrierter Beduinenziegen**

Puffer *mit* Mannitol (nur für die osmotischen Gradienten 100 und 200 mosmol · kg<sup>-1</sup> gemessen).

Aus beiden Abbildungen geht das wichtigste Ergebnis der vorliegenden Arbeit hervor: Die Permeabilität des Rumeneithels der Beduinenziege für Wasser nimmt im Zustand der Dehydratation signifikant ab. Dies gilt unabhängig von der Verwendung von Mannitol zur Erzeugung eines osmotischen Gradienten und unabhängig von der Größe dieses Gradienten, sofern er von Null verschieden ist. Daß es keinen signifikanten Unterschied in den Fluxraten

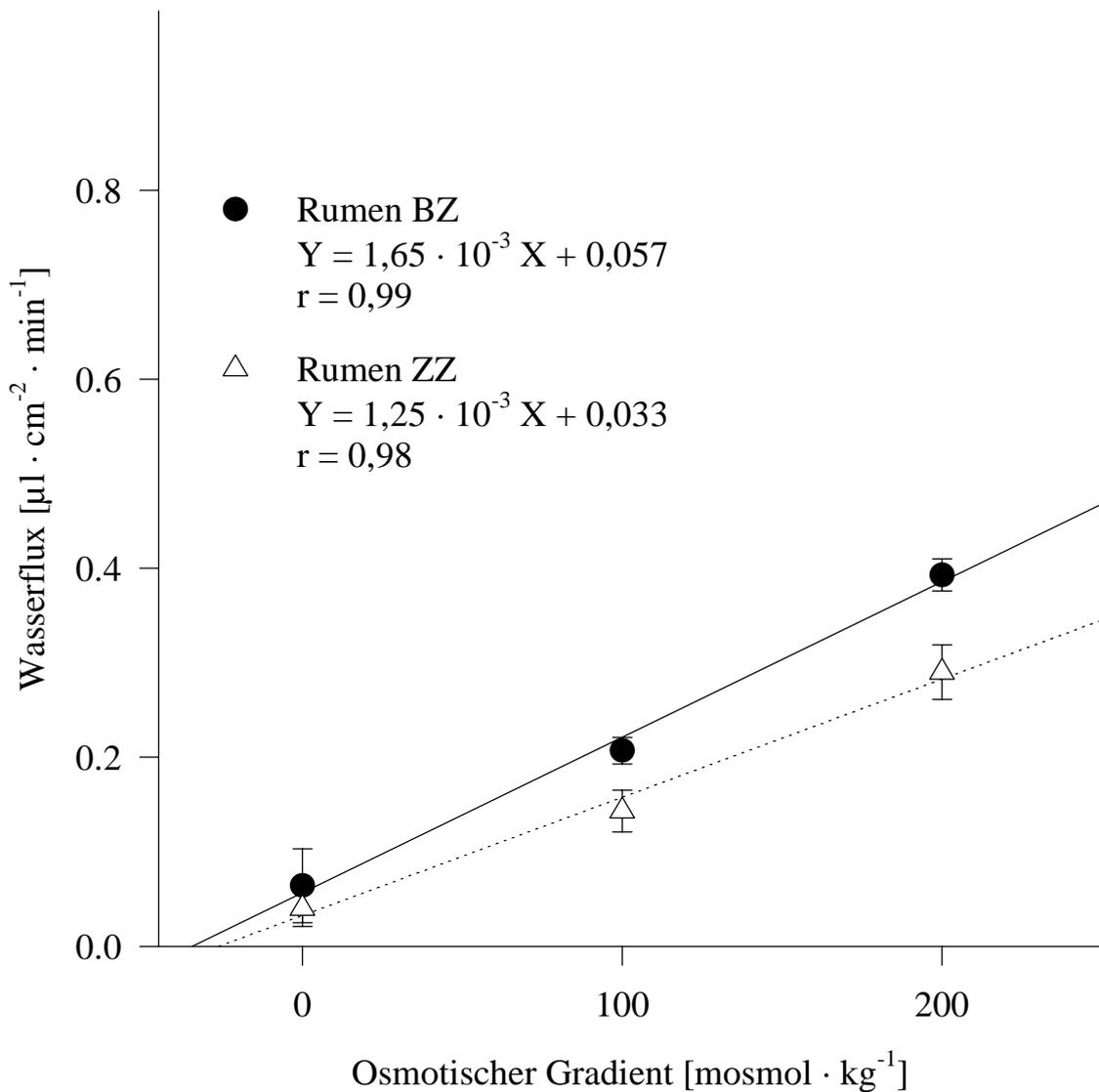
am isoosmotischen Punkt gibt, kann auf die sehr geringe Wasserresorption (die absoluten Werte waren äußerst klein) in diesem Zustand zurückgeführt werden.

Der Grund für die signifikante Abnahme der Fluxraten unter hypotonen Versuchsbedingungen könnte *einerseits* in einer durch die Dehydratation verursachten Hormonausschüttung (Renin, Angiotensin, Aldosteron oder ADH) mit nachfolgenden Veränderungen auf zellulärer Ebene zu suchen sein. DIGIOVANNI et al. (1994) und SABOLIC et al. (1995) haben für den Aquaporin 2 (AQP 2 oder WCH-CD) bereits einen vasopressinabhängigen Einbaumechanismus in die Membran nachgewiesen. Im vorliegenden Fall müßte es sich allerdings um einen Ausbau aus der Membran oder um ein Abdichten des Interzellularspaltes handeln, um die vorliegenden Ergebnisse zu erklären.

*Andererseits* muß in Betracht gezogen werden, daß die Tiere im Verlauf der Dehydratation die Futteraufnahme stark reduzierten. HOLTENIUS und DAHLBORN (1990) stellten aufgrund ihrer Untersuchungsergebnisse an hungrigen Schafen die Theorie auf, daß die Veränderung in der Zusammensetzung des Rumeninhaltes, die im Verlauf einer Hungerperiode auftritt, die Absorption von Natrium und Wasser verschlechtert. Dabei betrachteten sie die verminderte Wasserresorption als Folge der verminderten Natriumaufnahme. Auch GÄBEL et al. (1993) fanden eine hochsignifikante Abnahme der Wasser-, SCFA-, Natrium-, Chlorid- und Magnesiumabsorption im Reticulorumen von Schafen, die zwei Tage gehungert hatten. Sie führten dies auf eine Beeinflussung der zellulären Transportmechanismen und letztlich der Zellen selbst im Hungerzustand zurück. In diesem Zusammenhang muß auf die eigenen Versuche mit mannitolhaltigen Puffern (Natrium und Chlorid wurden ersetzt) verwiesen werden, die diese Theorie für eine bestimmte Fraktion des Wasserflusses bestätigen (s. Kap. DISKUSSION, Vergleich zwischen Versuchsbedingungen mit und ohne mannitolhaltige Puffer).

### **3.1.2. Vergleich zwischen Beduinen- und Zannenziegen**

Der Vergleich der Wasserfluxraten durch die Rumenepithelien der Beduinen- und der Zannenziege zeigt, daß in beiden Fällen geringe isoosmotische Fluxe gemessen wurden. Diese steigen übereinstimmend deutlich und proportional zum osmotischen Gradienten. Die nachfolgende Abbildung verdeutlicht dies.



**Abb. 28:** Fluxraten Rumen dehydrierter Beduinen- und Zannenziegen  
 Puffer *ohne* Mannitol.

Bei weitgehender Übereinstimmung beider Regressionsgeraden fällt auf, daß diejenige der Beduenziegen über der der Zannenziegen liegt. Dieses Ergebnis wird durch die unterschiedlichen durchschnittlichen Oberflächenvergrößerungsfaktoren relativiert: Die durchschnittlichen Rumengewichte pro  $\text{cm}^2$  sind für die Zannenziegen 28 % höher (s. ERGEBNISSE, Kap. Organgewichte und -oberflächen) als die Vergleichsgewichte der Beduenziegen. Daraus läßt sich auf einen ebenfalls erheblich größeren Oberflächenvergrößerungsfaktor (OVF) schließen. Aufgrund dieser größeren tatsächlichen

Oberfläche (größere Dichte und Länge der Pansenzotten) pro nominaler Oberfläche stand eine größere Fläche für den Wasserflux zur Verfügung. Daraus erklärt sich das im obigen Graphen dargestellte Phänomen. Abschließend läßt sich festhalten, daß die flächenkorrigierten Wasserfluxraten des Rumen der Beduinen- und Zannenziegen gleich waren.

### 3.1.3. Vergleich mit den Literaturdaten

Im Vergleich der eigenen Ergebnisse mit den Literaturdaten, die ausschließlich aus In-vivo-Versuchen gewonnen wurden, fällt am isoosmotischen Punkt zunächst auf, daß es bei den Werten für den gesamten Rumen in  $[l / h]$  einen erheblichen Unterschied zwischen kleinen und großen Wiederkäuern gibt. Dies erklärt sich aus der um ein Vielfaches größeren Oberfläche des Kuhrumen gegenüber dem Rumen der kleinen Wiederkäuer. Vergleicht man die Fluxraten der eigenen Untersuchungen mit denen des Schafrumens aus der Literatur, so ergibt sich folgendes Bild: WARNER und STACY (1968 und 1972) errechneten 0,05 und 0,04 l / h für das Gesamtorgan. ZHAO et al. (1995) kamen mit einer verbesserten Methode auf einen Wert von 0,025 l / h. Diese In-vivo-Werte entsprechen in ihrer Größenordnung den in den eigenen Untersuchungen gemessenen Werten von 0,011 l / h für die Kontrolltiere und 0,015 l / h für die Beduinenziegen im dehydrierten Zustand. Die geringfügigen Unterschiede erklären sich aus dem gewählten In-vitro-Ansatz (s. 3.5. Diskussion der Fehlermöglichkeiten). Lediglich die absoluten Werte für den Rumen der Jersey- (DOBSON et al., 1976) und der Holstein-Kuh (TABARU et al., 1990) lagen mit 0,12 und 0,72 l / h aus den oben genannten Gründen deutlich über denen der eigenen Untersuchungen.

Zur besseren Vergleichbarkeit der verschiedenen Spezies wurden, sofern in den Arbeiten die Rumenoberfläche oder der Rumeninhalt angegeben waren, die Wasserfluxe für das Gesamtorgan auf *Wasserfluxe pro Flächen- und Zeiteinheit* in  $[\mu l \cdot cm^{-2} \cdot min^{-1}]$  umgerechnet. Vergleicht man diese am *isoosmotischen Punkt*, so zeigt sich, daß die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen (0,047 und 0,064  $\mu l \cdot cm^{-2} \cdot min^{-1}$  unter Kontroll-, respektive Dehydratationsbedingungen) um etwa eine Zehnerpotenz unter denen der In-vivo-Versuche liegen: Aus den Daten von WARNER und STACY (1968) errechnet sich ein Wert von 0,7  $\mu l \cdot cm^{-2} \cdot min^{-1}$  für das Schaf, für die Jersey Kuh (DOBSON et al., 1976) ein Wert von 0,24  $\mu l \cdot cm^{-2} \cdot min^{-1}$ , und ZHAO et al. (1995) ermittelten wiederum für das Schaf Daten, aus

denen sich ein Flux von  $0,46 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  errechnet. Diese Unterschiede können einerseits auf die erstmals verwendete In-vitro-Methode zurückgeführt werden (s. 3.5. Diskussion der Fehlermöglichkeiten). Andererseits ist bis zum Vorliegen von In-vitro-Ergebnissen für Schaf und Kuh nicht auszuschließen, daß es innerhalb der Wiederkäuer tierartliche Unterschiede im Resorptionsmuster des Rumen gibt.

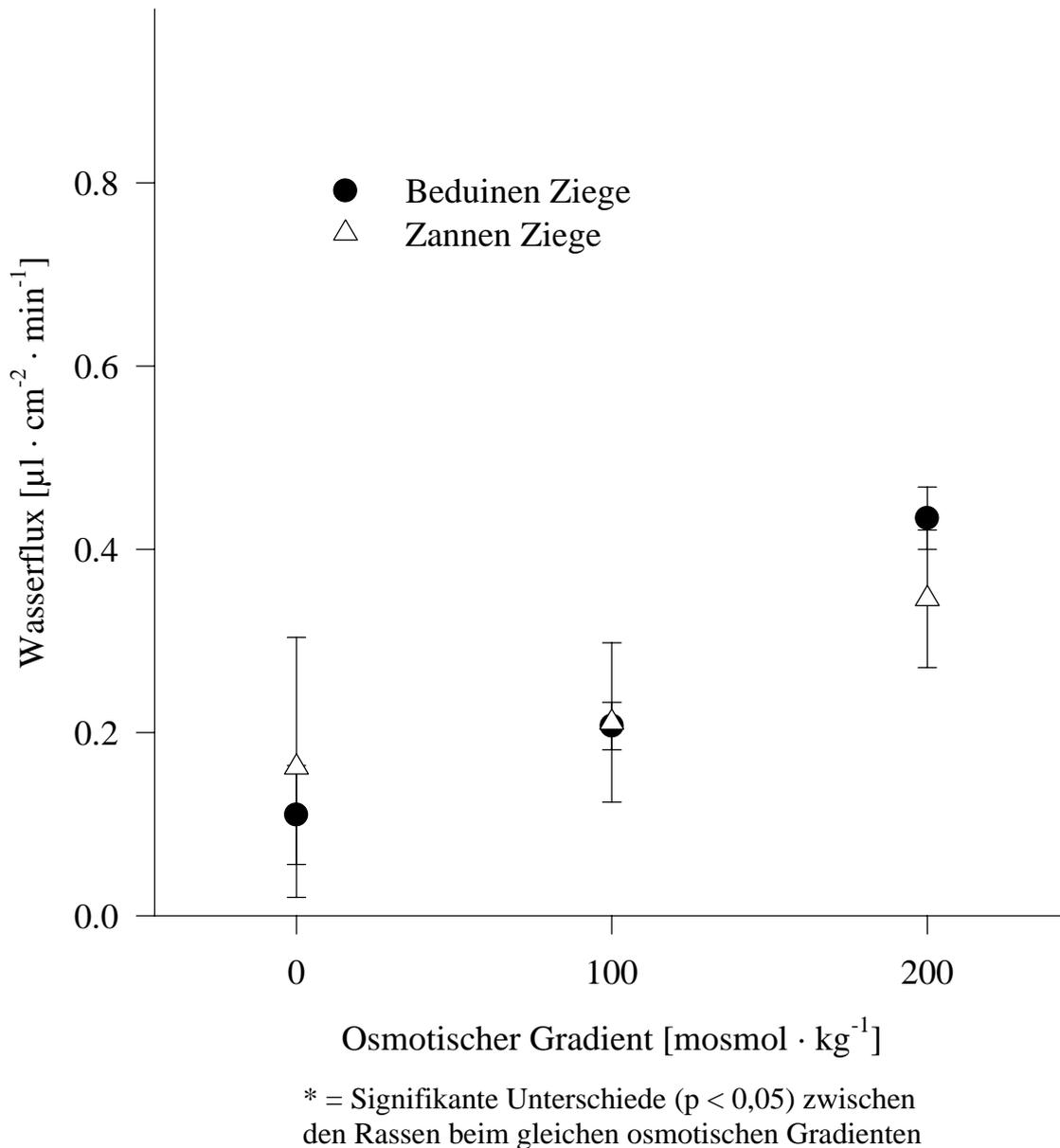
Für einen *osmotischen Gradienten von 100 [mosmol · kg<sup>-1</sup>]* ergibt sich das gleiche Bild: Die signifikant voneinander verschiedenen Ergebnisse der eigenen Untersuchungen ( $0,308$  und  $0,207 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  unter Kontroll- respektive Dehydratationsbedingungen) liegen wiederum eine Zehnerpotenz unter denen der in vivo gewonnenen und umgerechneten Literaturdaten. WARNER und STACY (1968) ermittelten Daten für das Schaf, aus denen sich ein Wert von  $2,0 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  errechnet, für die Jersey Kuh (DOBSON et al., 1976) ergibt sich ein Flux von  $2,53 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ , und ZHAO et al. (1995) ermittelten wiederum für das Schaf Daten, aus denen sich auf einen Wert von  $2,08 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  schließen läßt.

Abschließend ergibt sich für die Wasserfluxraten am Rumen der Beduinenziege, daß sich die gemessenen Werte in derselben Größenordnung wie die Literaturdaten für das gesamte Organ der kleinen Wiederkäuer befinden. Werden die Literaturangaben auf Wasserfluxe pro Flächen- und Zeiteinheit in [ $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ] umgerechnet, so zeigt sich unabhängig von angelegten osmotischen Gradienten und der untersuchten Wiederkäuerspezies ein einheitliches Bild der In-vivo-Daten. Demgegenüber sind die eigenen In-vitro-Daten um etwa eine Zehnerpotenz kleiner. Die Ursache dieses Unterschiedes kann methodischer oder tierartlicher Natur sein.

### **3.2. Wasserfluxversuche am Omasum**

#### **3.2.1. Vergleich zwischen Beduinen- und Zannenziegen**

Der Vergleich der Wasserfluxraten durch die Omasumepithelien der Beduinen- und der Zannenziege zeigt, daß in beiden Fällen geringe isoosmotische Fluxe gemessen wurden. Parallel zu den Verhältnissen am Rumen steigen auch die Fluxraten des Omasum deutlich und proportional zum osmotischen Gradienten:



**Abb. 29: Fluxraten Omasum dehydrierter Beduinen- und Zannenziegen**

Die Fluxraten des Omasum waren für die Zannenziegen nicht signifikant von denen der Beduenziegen verschieden. Im Gegensatz zu den Verhältnissen am Rumen bestand im Falle des Omasum sowohl für die absoluten Organoberflächen als auch für die relativen Organgewichte pro Flächeneinheit Übereinstimmung zwischen den Rassen (s. ERGEBNISSE, Kap. Organgewichte und -oberflächen). Aus diesen Gründen kann für das Omasum der beiden Rassen sowohl von einer direkten Vergleichbarkeit der Fluxraten als auch von einer guten Übereinstimmung derselben gesprochen werden.

### **3.2.2. Vergleich mit den Literaturdaten**

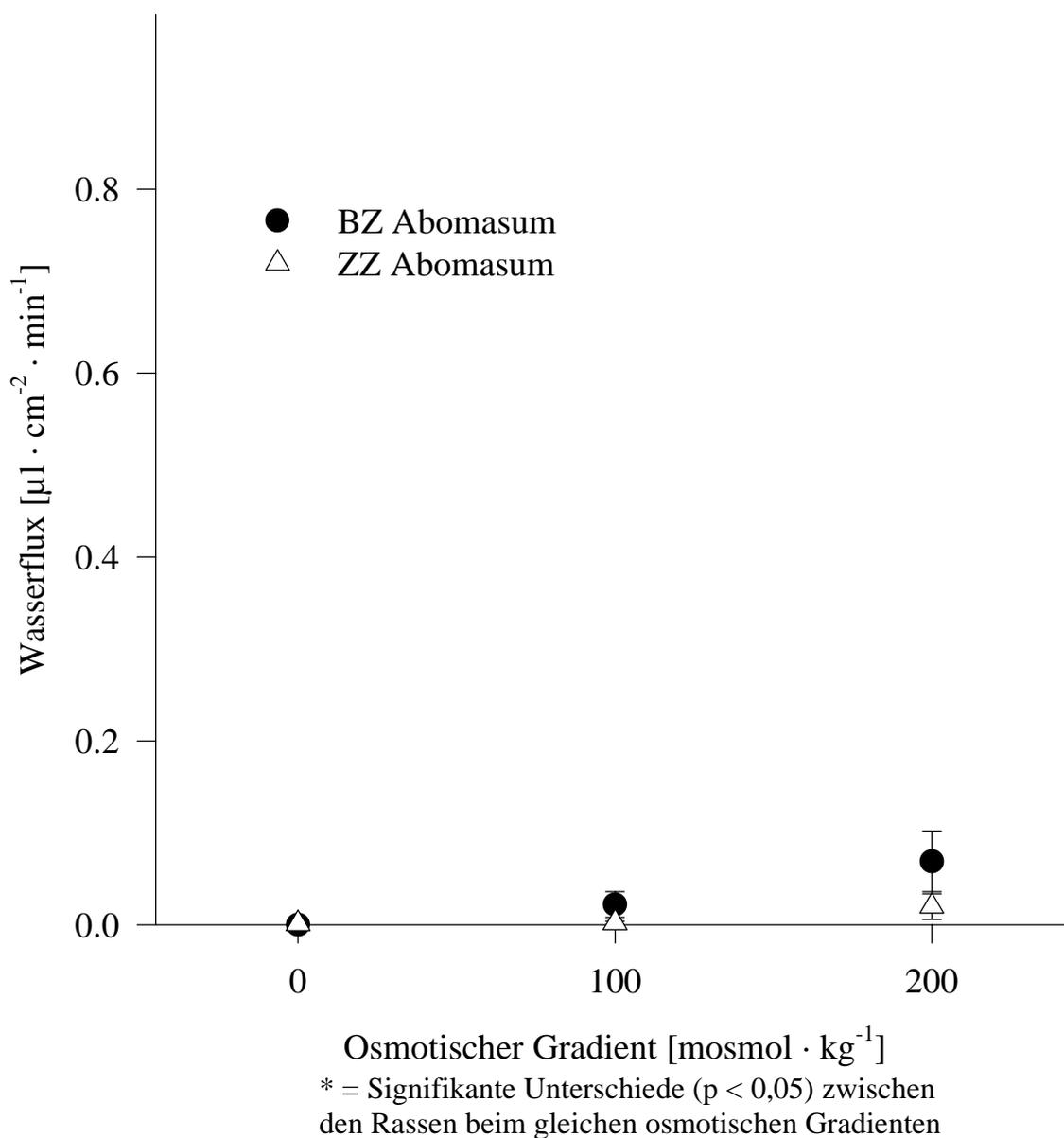
Die Literaturangaben beziehen sich, wie schon beim Rumen, auf In-vivo-Versuche und das Omasum als Gesamtorgan. Am isoosmotischen Punkt ermittelte BUENO (1972) einen Flux von 0,039 l/h für das Schafomasum. HAUFFE und ENGELHARDT (1975) gaben für das Omasum von Schafen und Ziegen einen isoosmotischen Flux von 0,029 l/h an. Demgegenüber wurde der Flux für das gesamte Omasum aus den Daten der eigenen Untersuchungen lediglich mit 0,008 l/h errechnet. Eine bessere Vergleichbarkeit dieser Daten ergab sich, nachdem die Umrechnung auf eine flächenbezogene Größe durchgeführt wurde: Die von HAUFFE und ENGELHARDT (1975) ermittelte Fluxrate konnte demnach in  $0,2 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  umgerechnet werden. Sie war damit nicht einmal mehr doppelt so groß wie die in den eigenen In-vitro-Untersuchungen am Omasum dehydrierter Beduinenziegen ermittelte Fluxrate von  $0,110 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ . Ob dieser Unterschied methodischer oder tierartlicher Natur war, läßt sich zum gegenwärtigen Zeitpunkt nicht feststellen. Indes besteht nach den Erfahrungen mit dem Rumenepithel hydrierter und dehydrierter Beduinenziegen (im dehydrierten Zustand signifikant geringere Wasserfluxraten, s. Kap. 3.1.1.; Vergleich zwischen Kontroll- und Dehydratationszustand) auch die Möglichkeit, daß die geringeren Fluxraten der Beduinenziegen auf ihren dehydrierten Zustand zurückzuführen waren.

### **3.3. Wasserfluxversuche am Abomasum**

#### **3.3.1. Vergleich zwischen Beduinen- und Zannenziegen**

Die Wasserfluxversuche am Abomasum beider Rassen zeigten zwei Besonderheiten, die von den bisher besprochenen Ergebnissen abweichen: Am isoosmotischen Punkt wurde in allen anderen untersuchten Geweben ein geringer, aber meßbarer und von Null signifikant verschiedener Wasserflux gemessen. Am Abomasum beider Rassen wurde dagegen kein Wasserflux in Abwesenheit eines osmotischen Gradienten festgestellt. Optische, nicht quantitative Beobachtungen zeigten, daß unter diesen Versuchsbedingungen ein negativer Flux vorhanden war. Dies bedeutet, daß Flüssigkeit von der serosalen zur mukosalen Seite transportiert wurde. Dabei muß es sich um einen Wassertransport handeln, dem eine Elektrolytsekretion zugrunde liegt, da weder osmotische noch hydrostatische Gradienten

vorhanden waren. Diese Beobachtung läßt sich durch die im Vergleich zu den *Vormägen* abweichende Struktur und Funktion des eigentlichen *Magens* erklären. Seine Aufgabe besteht in der Sezernierung und nicht in der Resorption von Flüssigkeiten. Dieser grundlegende Unterschied zwischen den Geweben erklärt auch den zweiten neuen Befund: Trotz der großen osmotischen Gradienten wurden Fluxraten gemessen, die noch einmal um das Fünf- bis Zehnfache unter den geringen Fluxraten des Rumen und Omasum liegen. Beides zusammen bedeutet, daß das Abomasum auch unter leicht hypotonen Bedingung weiter sezerniert und selbst unter extrem hypotonen Bedingungen nur geringste Wassermengen resorbiert.



**Abb. 30: Fluxraten Abomasum dehydrierter Beduinen- und Zannenziegen**

Die Fluxraten des Abomasum waren für die Zannenziegen nicht signifikant unterschiedlich im Vergleich zu denen der Beduinenziegen. Im Gegensatz zu den Verhältnissen am Rumen und in Übereinstimmung mit den Verhältnissen am Omasum bestand im Falle des Abomasum sowohl für die absoluten Organoberflächen als auch für die relativen Organgewichte pro Flächeneinheit Übereinstimmung zwischen den Rassen (s. ERGEBNISSE, Kap. Organgewichte und Organoberflächen). Aus diesen Gründen kann auch für das Abomasum der beiden Rassen sowohl von einer direkten Vergleichbarkeit der Fluxraten als auch von einer guten Übereinstimmung derselben gesprochen werden.

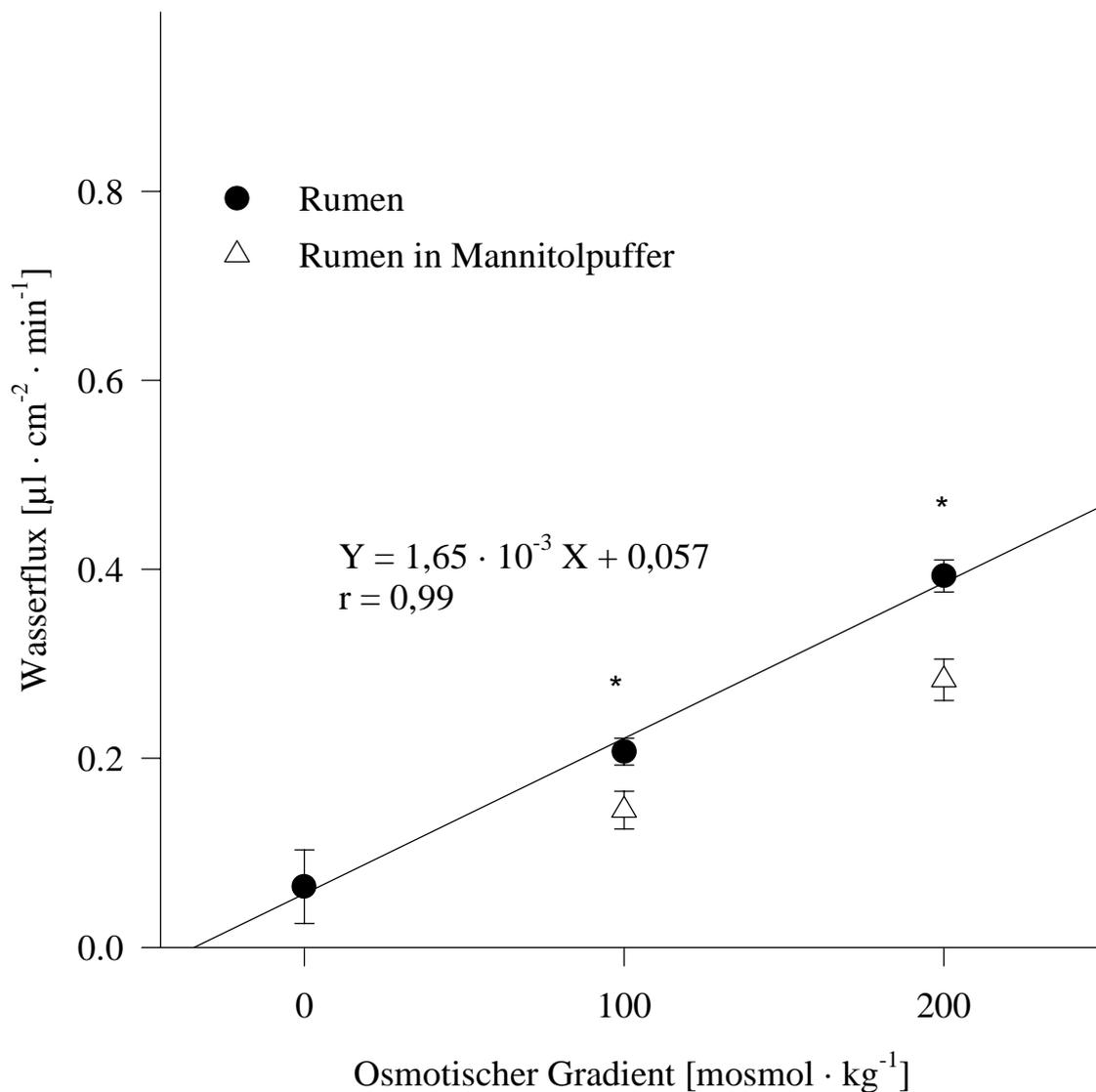
### 3.4. Vergleich zwischen Versuchsbedingungen mit und ohne mannitolhaltige Puffer

Die Fluxraten, die unter dem Einfluß von mannitolhaltigen Puffern zustande kamen, waren für den Rumen in allen Fällen *signifikant geringer* als jene bei gleichem osmotischen Gradienten unter Verwendung von NaCl.

Dieser signifikante Unterschied der Fluxraten bei denselben osmotischen Gradienten ist nur durch den Austausch von NaCl gegen Mannitol zu begründen, da der Grundpuffer identisch war: Er enthielt 46,2 mmol / l Na und wurde unverändert zur Erzeugung des Gradienten von 200 mosmol · kg<sup>-1</sup> verwendet. Außerdem stellte er die Grundlage für die Herstellung beider Puffer für den Gradienten von 100 mosmol · kg<sup>-1</sup> dar. Im Falle des Puffers ohne Mannitol wurden weitere 50 mmol / l NaCl (entsprach 100 mosmol · kg<sup>-1</sup>) verwendet, im Falle des Puffers mit Mannitol 100 mmol / l Mannitol (entsprach ebenfalls 100 mosmol · kg<sup>-1</sup>, s. auch Kap. MATERIAL UND METHODEN, Wasserfluxversuche). Daraus ergab sich für den Gradienten 100 mosmol · kg<sup>-1</sup> für Na folgendes:

Der Puffer ohne Mannitol enthielt 96,2 mmol / l Na. Demgegenüber wies der Puffer mit Mannitol lediglich 46,2 mmol / l Na auf. Nach MARTENS (1994) handelt es sich bei diesem Na-Transport am Rumenepithel um einen Transport mit Sättigungskinetik, dessen Sättigung bei einer Na-Konzentration von 100 mmol / l Na mit 5,7 µeq · cm<sup>-2</sup> · h<sup>-1</sup> sicher erreicht wurde. Somit ergibt sich bei den Versuchen mit 96,2 mmol / l Na ein Nettonatriumtransport von etwa 5,5 µeq · cm<sup>-2</sup> · h<sup>-1</sup>, bei den Mannitolversuchen mit 46,2 mmol / l Na ein Nettonatriumtransport von etwa 4 µeq · cm<sup>-2</sup> · h<sup>-1</sup>. Dies bedeutet, daß der Na-Transport unter

mannitolfreien Bedingungen 35 - 40 % höher war als unter den Versuchsbedingungen mit Mannitol. Der durchschnittliche Unterschied im gemessenen Wasserflux zwischen denselben osmotischen Gradienten mit und ohne Mannitol entsprach etwa  $0,06 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ . Für den Wasserflux ergab sich daraus eine Na-abhängige Fraktion von etwa  $0,08 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ , die mit den transportierten Na-Ionen „mitgezogen“ wurde. Dies stimmte mit dem absolut gemessenen isoosmotischen Wasserflux von  $0,064 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  sehr gut überein und veranschaulichte, daß der isoosmotische Flux Na-abhängig war.



\* = Signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zwischen denselben Geweben in Puffern mit und ohne Mannitol

**Abb. 31: Fluxraten Rumen dehydrierter Beduinenziegen**

Für das Omasum und das Abomasum gilt, daß beim gewählten Signifikanzniveau von 5 % und dem relativ geringen Stichprobenumfang keine signifikant geringeren Wasserfluxraten mit mannitolhaltigen Puffern gegenüber solchen ohne Mannitol gemessen wurden. Allerdings waren die durchschnittlichen Fluxraten in allen Fällen bis auf einen unter Verwendung von mannitolhaltigen Puffern geringer als bei ihren osmotischen Entsprechungen, so daß bei einem höheren Stichprobenumfang mit einer ähnlichen Aussage wie für den Rumen gerechnet werden kann.

### **3.5. Osmotischer Permeabilitätskoeffizient ( $L_p$ ) oder hydraulische Leitfähigkeit („hydraulic conductivity“)**

Die vorgestellten Versuche haben eindeutig gezeigt, daß sich der Wassertransport linear mit dem vorgegebenen osmotischen Gradienten verändert. Diese gemessenen und diskutierten Wasserfluxraten bei bestimmten osmotischen Gradienten lassen keinen direkten Vergleich mit anderen Geweben zu. Es ist jedoch möglich, aus den Versuchsbedingungen und den Versuchsergebnissen den osmotischen Permeabilitätskoeffizienten bzw. die hydraulische Leitfähigkeit ( $L_p$ ) abzuleiten. Die Beziehung zwischen osmotischem Gradienten und Wassertransport ist durch folgende Gleichung gegeben (STEIN, 1990):

$$J_v = L_p \cdot A \cdot (\Pi_{II} - \Pi_I)$$

mit  $J_v$  = Wasserflux pro Zeit [ $\mu\text{l} / \text{min}$ ],  $A$  = Fläche [ $\text{cm}^2$ ],  $\Pi_I$  und  $\Pi_{II}$  = osmotischer Druck der Lösungen [ $\text{mosmol} \cdot \text{kg}^{-1}$ ].

Die Auflösung der Gleichung nach

$$L_p = J_v \cdot A^{-1} \cdot (\Pi_{II} - \Pi_I)^{-1}$$

ergibt den gewünschten Parameter.

Für die eigenen Untersuchungen ergibt sich somit für einen Wasserflux von  $1 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  bei einem osmotischen Gradienten von  $100 \text{ mosmol} / \text{l}$  ein Permeabilitätskoeffizient ( $L_p$ ) von

$16,6 \cdot 10^{-7} \text{ cm} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{osmol}^{-1} \cdot \text{l}$ . Mit diesem Umrechnungsfaktor lassen sich osmotische Permeabilitätskoeffizienten für die untersuchten Gewebe errechnen (Tab. 25) und mit den von ZEUTHEN (1992) zusammengestellten Daten vergleichen (Tab. 27).

HOUSE (1974) gab osmotische Permeabilitätskoeffizienten mit der Einheit  $[\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{atm}^{-1}]$  an. Um eine Vergleichbarkeit mit diesen Daten herzustellen, wurden die eigenen Ergebnisse mit Hilfe des van't Hoff'schen Gesetzes auf diese Einheit bezogen. Unter den gegebenen Versuchsbedingungen von  $38^\circ \text{C}$  und einem osmotischen Gradienten von  $100 \text{ mosmol} / \text{l}$ , der durch NaCl erzeugt wurde, ergibt sich:

$$1 [\text{osmol} / \text{l}] = 23,7 [\text{atm}]$$

Die in der dritten Spalte von Tab. 25 aufgeführten osmotischen Permeabilitätskoeffizienten  $[\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{atm}^{-1}]$  sind mit Hilfe dieses Faktors berechnet worden und direkt mit den in Tab. 26 (übernommen nach HOUSE, 1974) angegebenen Daten vergleichbar.

**Tab. 25: Osmotische Permeabilitätskoeffizienten ( $L_p$ ) für die eigenen Untersuchungen**

| Untersuchtes Gewebe                   | $L_p \cdot 10^7$<br>[ $\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{osmol}^{-1} \cdot \text{l}$ ] | $L_p \cdot 10^7$<br>[ $\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{atm}^{-1}$ ] |
|---------------------------------------|--|---|
| Beduinenziege<br>Rumen, hydriert      | 5,2  | 0,22  |
| Beduinenziege<br>Rumen, dehydriert    | 3,5  | 0,15  |
| Zannenziege<br>Rumen, dehydriert      | 2,3  | 0,10  |
| Beduinenziege<br>Omasum, dehydriert   | 3,5  | 0,15  |
| Zannenziege<br>Omasum, dehydriert     | 3,5  | 0,15  |
| Beduinenziege<br>Abomasum, dehydriert | 0,3  | 0,01  |

**Tab. 26: Osmotische Permeabilitätskoeffizienten ( $L_p$ ), nach HOUSE (1974)**

| Untersuchtes Gewebe     | $L_p \cdot 10^7$<br>[cm · sec <sup>-1</sup> · atm <sup>-1</sup> ] | $L_p \cdot 10^7$ , mit ADH<br>[cm · sec <sup>-1</sup> · atm <sup>-1</sup> ] |
|-------------------------|---|---|
| Ratte, prox. Tubulus    | 1640  | 1800  |
| Ratte, dist. Tubulus    | 270   | 790   |
| Ziege, Ependym          | 190   | -   |
| Ziege, Rumen            | 1,6   | -   |
| Schaf, Rumen            | 3,7   | -   |
| Kuh, Rumen              | 22  | -   |
| Hund, Magenmucosa       | 4,5   | -   |
| Frosch, Magenmucosa     | 8,1   | -   |
| Hund, Gallenblase       | 49  | -   |
| Kaninchen, Gallenblase  | 18  | -   |
| Ratte, Ileum u. Jejunum | 77  | -   |
| Mensch, Ileum           | 17  | -   |
| Hund, Ileum             | 13  | -   |
| Hund, Urinblase         | 7,7   | -   |
| Kröte, Urinblase        | 2,9   | 154   |
| Kröte, Haut             | 5,0   | 11  |
| Frosch, Haut            | 3,9   | 7,1   |
| Aal, Haut               | 0,06  | -   |
| Aal, Kiemen             | 0,14  | -   |

Die in der zweiten Spalte von Tab. 25 aufgeführten osmotischen Permeabilitätskoeffizienten [ $\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{osmol}^{-1} \cdot \text{l}$ ] sind direkt mit den in Tab. 27 (übernommen nach ZEUTHEN, 1992) angegebenen Daten vergleichbar.

**Tab. 27: Osmotische Permeabilitätskoeffizienten ( $L_p$ ) nach ZEUTHEN (1992), Tabelle II**

| Untersuchtes Gewebe                | $L_p$<br>[ $\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{osmol}^{-1} \cdot \text{l}$ ] |
|------------------------------------|---|
| Kaninchen, prox. Tubulus, P. recta | von $1,2 \cdot 10^{-3}$ bis $1,4 \cdot 10^{-2}$                                       |
| Kaninchen, prox. Tubulus, Konvolut | von $7,3 \cdot 10^{-4}$ bis $6,4 \cdot 10^{-3}$                                       |
| Ratte, prox. Tubulus, Konvolut     | von $1,8 \cdot 10^{-3}$ bis $5,5 \cdot 10^{-3}$                                       |
| Kaninchen, Dünndarm                | von $1,2 \cdot 10^{-5}$ bis $2,4 \cdot 10^{-4}$                                       |
| Ratte, Dünndarm                    | bis $4,6 \cdot 10^{-5}$ von $4,5 \cdot 10^{-4}$                                       |
| Kaninchen, Gallenblase             | von $2,5 \cdot 10^{-5}$ bis $1,7 \cdot 10^{-4}$                                       |
| Necturus, prox. Tubulus            | von $4,2 \cdot 10^{-5}$ bis $5,8 \cdot 10^{-4}$                                       |
| Necturus, Gallenblase              | von $2,8 \cdot 10^{-4}$ bis $6,4 \cdot 10^{-4}$                                       |

Aus den angegebenen Daten ist ein deutlicher Unterschied in der Größenordnung der osmotischen Permeabilitätskoeffizienten zwischen solchen Epithelien, die als „leaky“ und solchen, die als „tight“ bezeichnet werden, zu ersehen: Sie differieren um bis zu drei Zehnerpotenzen. Aufgrund der Größenordnung der osmotischen Permeabilitätskoeffizienten für Rumen, Omasum und Abomasum sind alle untersuchten Epithelien als „tight“ zu bezeichnen (Tab. 25). Bei diesen Geweben wird der größte Teil des Wassertransportes, im Gegensatz zum überwiegend parazellulären Flux der „leaky“ Epithelien, transzellulär vermutet. Die Frage, ob der Wasserflux an den untersuchten Geweben überwiegend transzellulär erfolgt und welche Membrankomponenten (Kanäle?) eventuell beteiligt sind, läßt sich mit den vorliegenden Daten nicht beantworten.

#### 4. Diskussion der Fehlermöglichkeiten

Die direkte volumetrische Wasserflussmessung war eine In-vitro-Technik. Sie basierte auf der Verwendung von Ussingkammern. Folglich war die Methode mit den Fehlermöglichkeiten dieser In-vitro-Technik behaftet:

Der unphysiologische In-vitro-Zustand führt zu Ergebnissen, die, wie zahlreiche frühere Untersuchungen gezeigt haben, qualitativ auf In-vivo-Verhältnisse übertragbar sind. Bei einem quantitativen Vergleich von Ionentransportraten fallen in vitro gewonnene Daten in der Regel etwas niedriger aus als vergleichbare In-vivo-Daten, da in vivo der intakte Blutkreislauf über einen optimalen Zu- und Abtransport von Substanzen einen höheren chemischen Gradienten am Epithel gewährleisten kann. Für die sehr großen Gradienten im gewählten Versuchsaufbau konnte dieser Effekt als vernachlässigbar angesehen werden.

Damit die isolierten Epithelien möglichst lange überleben, muß zum einen die Tunica muscularis schonend abgetrennt werden. Zum anderen muß das Epithel beim Einspannen mit Hilfe von Unterlegscheiben aus Gummi vor den Plexiglasrändern der Ussingkammern geschützt werden. Andernfalls kann es durch eine Schädigung des Epithelrandes („edge damage“) zu einem erhöhten Flux in diesem Bereich kommen.

Die Verwendung eines halboffenen Systems hatte zur Folge, daß das Epithel lediglich von der serosalen Seite begast werden konnte. Die mukosale Seite wurde im Mittel einmal pro Stunde durch einen Puffertausch mit frisch begasten Lösungen versorgt. Vorversuche mit PD-Messungen haben gezeigt, daß die einseitige serosale Begasung ausreicht, um gleichwertige Überlebenszeiten des Gewebes und Fluxraten wie bei beidseitiger Begasung zu erzielen. Außerdem entspricht die einseitige serosale Begasung den In-vivo-Verhältnissen.

Zusammenfassend wurde ein In-vitro-System verwendet, das weitestgehend den In-vivo-Verhältnissen entspricht. Qualitativ konnten von diesem Versuchsaufbau identische Ergebnisse erwartet werden. Der quantitative Vergleich mit In-vivo-Ergebnissen läßt geringfügig kleinere Wasserfluxraten in vitro erwarten.

## VI. ZUSAMMENFASSUNG

### *1. Deutsche Zusammenfassung*

Die Schwarze Beduinenziege lebt in den Wüsten der Arabischen Halbinsel und des Sinai. Sie stellt dort die Lebensgrundlage der Beduinen dar und legt wandernd große Strecken zurück. Dabei wird sie nur alle drei bis fünf Tage getränkt. Auf diesen Wanderungen verringert sich das Körpergewicht der Tiere durch Wasserverlust um bis zu einem Drittel. Beim Erreichen einer der seltenen Wasserstellen wird dieser Wasserverlust innerhalb weniger Minuten ausgeglichen. Das aufgenommene Wasser verbleibt Stunden nach der Tränke trotz großer osmotischer Gradienten im Pansen, weshalb keine Wasserintoxikation auftritt. Zur näheren Charakterisierung dieser Wasserspeicherung und des Wassertransportes wurden an den Epithelien des Vormagensystems hydrierter und dehydrierter Schwarzer Beduinenziegen In-vitro-Untersuchungen durchgeführt, die die In-vivo-Situation simulierten. Die Kontrollgruppe bestand aus Zannenziegen. Dabei kam in Israel eine modifizierte Ussingkammer-Technik zur direkten quantitativen Wasserfluxmessung zum Einsatz.

Der **Rumen** beider Rassen zeigte isoosmotisch nur sehr geringe Fluxraten von 0,04 bis 0,06  $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ . Diese stiegen sowohl im hydrierten wie im dehydrierten Zustand der Tiere deutlich und proportional zum osmotischen Gradienten (größter angelegter Gradient 200 mosmol  $\cdot \text{kg}^{-1}$ , mukosal < serosal) bis auf Werte zwischen 0,29 und 0,58  $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  an. Dabei sind die Werte der dehydrierten Epithelien signifikant geringer als die derselben Tiere im hydrierten Zustand

Das **Omasum** war durch einen hohen isoosmotischen Flux von 0,11 - 0,16  $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  charakterisiert, der entsprechend den osmotischen Gradienten proportional anstieg und beim Gradienten von 200 mosmol  $\cdot \text{kg}^{-1}$  Werte zwischen zwischen 0,35 und 0,43  $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  erreichte.

Im Gegensatz zum Rumen und Omasum konnte am *Abomasum* keine isoosmotische Resorption festgestellt werden. Die gemessenen Fluxraten waren äußerst gering und erreichten lediglich Werte von  $0,02 - 0,07 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  bei einem osmotischen Gradienten von  $200 \text{ mosmol} \cdot \text{kg}^{-1}$ .

An allen Geweben wurden auch unter dem Einfluß mannitolhaltiger Puffer (mukosal) die Transportraten für Wasser gemessen. Es ergaben sich dabei im Vergleich zu mannitolfreien Bedingungen *signifikant* kleinere (Rumen) und kleinere (Omasum, Abomasum) Fluxraten. Dies läßt auf eine ionentransportabhängige Fraktion des Wasserflusses schließen.

Es zeigte sich, daß die Ziegen „Pansentrinker“ sind, deren außerordentlich dichtes Pansenepithel eine Speicherung des Wassers ermöglicht. Die Pansenepithelien derselben Tiere wiesen im dehydrierten Zustand einen signifikant geringeren Wasserflux auf als im hydrierten, was sie effektiv vor einer Wasserintoxikation schützt und so ihr Überleben in der Wüste sicherstellt.

## 2. Summary

### **WATER TRANSPORT IN THE FORESTOMACH EPITHELIUM OF THE BLACK BEDOUIN GOAT**

The Black Bedouin Goats (BBG) inhabit the arid and semi-arid areas of the Arabian and the Sinai peninsulas. In the desert the migrating herds cover long distances and are watered only once every three days. During migration the animals lose up to a third of their body weight, which they regain by ingesting water within minutes after arriving at a watering place. No water intoxication occurs despite large osmotic gradients, because most of the ingested water remains in the rumen for hours. For closer characterization of such water storage and movement, we carried out *in-vitro* investigations on the epithelia of the BBG's forestomach.

Zannen Goats (ZG) were taken as a control group. A modified Ussing-chamber technique was used for direct measurement of water flux.

Iso-osmotically, the *rumen* showed only very small rates of water flux as high as 0.04 - 0.06  $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ . The flux rose clearly and proportionally to the osmotic gradient in both hydrated and dehydrated animals up to 0.29 - 0.58  $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  at an osmotic gradient of 200 mosmol  $\cdot \text{kg}^{-1}$ , mucosal < serosal. The values of the dehydrated epithelia were significantly lower than those of the same individuals in a state of hydration.

The *omasum* was characterized by a high iso-osmotic flux of 0.11 - 0.16  $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ , which rose proportionally to the osmotic gradient up to 0,35 - 0,43  $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ .

The *abomasum* showed no iso-osmotic flux and only very small values at high osmotic gradients. Mannitol containing buffers (mucosal) resulted in significantly lower fluxes compared to those of the same osmotic gradient without mannitol, thus indicating an ion-dependent fraction of water flux.

These results demonstrate that the BBG are “rumen drinkers” whose extraordinarily dense rumen epithelium enables water storage. This effectively protects the goats from water intoxication and guarantees their survival in the desert.

## VII. LITERATURVERZEICHNIS

Ash, R.W. und Kay, R.N.B. (1963)

Digestive secretions and the flow of food material in the sheep

C. P. Cuthbertson, Oliver and Boyd (Hrsg.), Edinburgh and London

In: Progress in nutrition and allied science 127-140

Blair-West, J.R., Denton, D.A., Mckinley, J.M. und Weisinger, R.S. (1989)

Sodium appetite and thirst in cattle subjected to dehydration

Am. J. Physiol. **257** (5), R1212-R1218

Blair-West, J.R., Gibson, A.P., Sheather, S.J., Woods, R.L. und Brook, A.H. (1987)

Vasopressin release in sheep following various degrees of rehydration

Am. J. Physiol. **253** (4), R640-R645

Blair-West, J.R., Gibson, A.P., Woods, R.L. und Brook, A.H. (1985)

Acute reduction of plasma vasopressin levels by rehydration in sheep

Am. J. Physiol. **248**, R68-R71

Bourguet, J. und Jard, S. (1964)

Un dispositif automatique de mesure et d'enregistrement du flux net d'eau a travers la peau et la vessie des amphibiens

Biochim. Biophys. Acta **88**, 442-444

Bueno, L. (1972)

Etudes des mouvements hydriques au niveau du feuillet chez le mouton

Ann. Rech. veter. **3**, 651-663

Choshniak, I., Shaham, D. und Shkolnik, A. (1989)

Renal response to rapid rehydration

Milestones in environmental physiology, progress in biometeorology **7**, 155-161

Choshniak, I. und Shkolnik, A. (1978)

The rumen as a protective osmotic mechanism during rapid rehydration in the Black Bedouin Goat

Alfred Benzon Symposium XI, Munksgaard 1978

"Osmotic and Volume Regulation", 344-359

Choshniak, I., Wittenberg, C., Rosenfeld, J. und Shkolnik, A. (1984)

Rapid rehydration and kidney function in the Black Bedouin Goat

Physiol. Zool. **57** (5), 573-579

Dahlborn, K., Holtenius K. and Olsson, K (1988)

Effect of intraruminal load of saline or water followed by voluntary drinking in the dehydrated lactating goat

Acta Physiol. Scand. **132**, 67-73

Davis, J.O. (1974)

The Renin-Angiotensin system in the control of Aldosterone secretion

in: Vol. **37**, "Angiotensin". Handb. Exp. Pharmacol., I. H. Page, F. M. Bumpus (Hrsg.), New York

DiGiovanni, S.R., Nielsen, S., Christensen, E.I. und Knepper, M.A. (1994)

Regulation of collecting duct water channel expression by vasopressin in Brattleboro rat

Proc. Natl. Acad. Sci. USA **91**, 8984-8988

Dobson, A. und Sellers, A.F. (1967)

Water absorption from the rumen

Physiologist **10**, 157

Dobson, A., Sellers, A.F. und Gatewood, V.H. (1976)

Absorption and exchange of water across rumen epithelium

Am. J. Physiol. **231** (5), 1588-1594

Dobson, A., Sellers, A.F. und Gatewood, V.H. (1976)

Dependence of Cr-EDTA absorption from the rumen on luminal osmotic pressure

Am. J. Physiol. **231** (5), 1595-1600

Echevarria, M., Windhager, E.E., Tate, S.S. und Frindt, G. (1994)

Cloning and expression of AQP3, a water channel from the medullary collecting duct of rat kidney

Proc. Natl. Acad. Sci. USA **91**, 10997-11001

Engelhardt, W.v. (1968)

Der Wasserdurchtritt durch die Pansenschleimhaut Osmotische, hydrostatische, haemodynamische und humorale Einflüsse

Zbl. Vet. Med. A **16**, 597-623

Engelhardt, W.v. (1970)

Movement of water across the rumen epithelium

In: A. T. Phillipson et al. (Hrsg.)

Physiol. digest. metabol. rumin. 132-146

Engelhardt, W.v. (1963)

Untersuchungen über die Regulierung des Wasserhaushaltes im Ziegenpansen. I.  
Pansenflüssigkeitsvolumen, Flüssigkeitsausfluß in den Psalter, Nettoflüssigkeitszufluß in  
den Pansen und Flüssigkeitsaustausch durch die Pansenwand  
Pflügers Arch. Physiol. **278**, 152-161

Faichney, G.J. und Boston, R.C. (1985)

Movement of water within the body of sheep fed at maintenance under thermoneutral  
conditions  
Aust. J. Biol. Sci. **38**, 85-94

Gäbel, G., Marek, M. und Martens, H. (1993)

Influence of Food Deprivation on SCFA and Electrolyte Transport across Sheep  
Reticulorumen  
J. Vet. Med. **40**, 339-344

Harms (1988)

Biomathematik Statistik und Dokumentation  
Harms Verlag, Kiel, 5. Auflage

Harris, P.J. und Young, J.A. (1977)

Dose-dependent stimulation and inhibition of proximal tubular sodium reabsorption by  
Angiotensin II in the rat kidney  
Pflügers Arch. **367**, 295-297

Hasegawa, H., Lian, S.C., Finkbeiner, W.E. und Verkmann, A.S. (1994)

Extrarenal tissue distribution of CHIP 28 water channels by in situ hybridization and  
antibody staining  
Am. J. Physiol. **266** (35), C893-C903

Hasegawa, H., Ma, T., Skach, W., Mattay, M. und Verkmann, A.S. (1994)

Molecular cloning of a mercurial-insensitive water channel expressed in selected water transporting tissues

J. Biol. Chem. **269**, 5497-5500

Hauffe, R. und Engelhardt, W.v. (1975)

Funktionen des Blättermagens bei kleinen Hauswiederkäuern. III. Resorption von Wasser

Zbl. Vet. Med. A **22**, 283-295

Hofmann, R.R. (1978)

Die Stellung der europäischen Wildwiederkäuer im System der Äsungstypen

Wildbiologische Informationen für den Jäger **1**, 9-18

Hofmann, R.R. (1996)

Persönliche Mitteilung

Berlin, 1st International Symposium on Physiology and Ethology of Wild and Zoo Animals

Hofmann, R. R. (1973)

The ruminant stomach (stomach structure and feeding habits of East African game ruminants)

Nairobi, Kenya

EA Monogr. Biol., Vol. 2

Hofmann, R.R. und Schnorr, B. (1982)

Die funktionelle Morphologie des Wiederkäuer-Magens

In: R. R. Hofmann, B. Schnorr (Hrsg.), Stuttgart.

Ferdinand Enke Verlag Stuttgart, 1-45

Holtenius, K. and Dahlborn, K. (1990a)

Effects of intraruminal loads of volatile fatty acids, saline and water in the food-deprived goat

Small. Rumin. Res. **3**, 593-604

Holtenius, K. and Dahlborn, K. (1990b)

Fluid absorption from the rumen during rehydration in sheep

Exp. Physiol. **75**, 45-55

Holtenius, K. and Dahlborn, K. (1990c)

Water and sodium movements across the ruminal epithelium in fed and food-deprived sheep

Exp. Physiol. **75**, 57-67

Hossaini-Hilali, J., Benlamlih, S. und Dahlborn, K. (1994)

Effects of dehydration, rehydration, and hyperhydration in the lactating and non-lactating black Moroccan goat

Comp. Biochem. Physiol. **109A** (4), 1017-1026

House, C. R. (1974)

Water transport in cells and tissues

Edward Arnolds (Publisher) Ltd., London

Ishibashi, K., Sasaki, S., Fushimi, K., Uchida, S., Kuwahara, M., Saito, H., Furukawa, T.,

Nakajima, K., Yamaguchi, Y., Gojobori, T. und Marumo, F. (1994)

Molecular cloning and expression of a member of the aquaporin family with permeability to glycerol and urea in addition to water expressed at the basolateral membrane of kidney collecting duct cells

Proc. Natl. Acad. Sci. USA **91**, 6269-6273

Katsura, T., Veravatz, J.-M., Farinas, J., Ma, T., Ausiello, D.A., Verkman, A.S. und Brown, D. (1995)

Constitutive and regulated membrane expression of aquaporin-CHIP and aquaporin-2 water channels in stably transfected LLC-PK1 cells

Proc. Natl. Acad. Sci. USA **92**, 7212-7216

Levens, N.R. (1984)

Modulation of jejunal ion and water absorption by endogenous angiotensin after dehydration

Am. J. Physiol. **246**, G700-G709

Lopez, S., Hovell, F.D.D. und Macleod, N.A. (1994)

Osmotic pressure, water kinetics and volatile fatty acid absorption in the rumen of sheep sustained by intragastric infusions

Br. J. Nutr. **71**, 153-168

Ma, T., Frigeri, A., Hasegawa, H. und Verkman, A.S. (1994b)

Cloning of a water channel homolog expressed in brain meningeal cells and kidney collecting duct that functions as a stilbenesensitive glycerol transporter

J. Biol. Chem. **269**, 21845-21849

Ma, T., Hasegawa H., Skach W. R., Frigeri A. und Verkman, A.S. (1994)

Expression, functional analysis, and in situ hybridization of a cloned rat kidney collecting duct water channel

Am. J. Physiol. **266** (35), C189-C197

Ma, T., Yang, B. und Verkmann, A.S. (1995)

Molecular cloning of a human water channel homolog expressed exclusively in kidney:  
evidence for a gene cluster of MIP family members at chromosome locus 12q13

J. Am. Soc. Nephrol. **6**, 325

Macey, R.I. (1984)

Transport of water and urea in red blood cells

Am. J. Physiol. **246** (15), C195-203

Macfarlane, W.V. (1968)

Comparative functions of ruminants in hot environments

In: E. S. E. Hafez (Hrsg.)

Adaption of domestic animals, 264-276

Macfarlane, W.V., Morris, R.J.H., Howard, B., McDonald, J. und Budtz-Olsen, O.E. (1961)

Water and electrolyte changes in tropical Merino sheep exposed to dehydration during  
summer

Austr. J. Agric. Res. **12**, 889-912

Mailman, D. S., Lakin, M. Ingraham, R. C. (1967)

Effects of hemorrhage on intestinal absorption and secretion

Porc. Soc. Exp. Biol. Med. **125**, 728-731

Maltz, E., Olsson, K., Glick, S.M., Fyhrquist, F., Silanikove, N., Choshniak, I. und Shkolnik, A.  
(1984)

Homeostatic responses to water deprivation or hemorrhage in lactating and non-lactating  
Bedouin Goats

Comp. Biochem. Physiol. **77A** (1), 79-84

Martens, H. (1994)

Saturation kinetics of electrogenic and electroneutral Na transport of sheep rumen epithelium

Gesellschaft für Ernährungsphysiologie, D. Giesecke (Hrsg.), Willingen

In: Proc. Soc. Nutr. Physiol. **3**, 87

Meyer, M.M. und Verkmann, A.S. (1987)

Evidence for water channels in proximal tubule cell membranes

J. Membr. Biol. **96**, 107-119

Page, I.H. und Bumpus, F.M. (1961)

Angiotensin

Physiol. Rev. **41**, 331

Pitts, R.F. (1974)

Physiology of the kidney and body fluids

Year Book Medical Publisher, Inc., Chicago, 3. Auflage

Preston, G.M. und Agre, P. (1991)

Isolation of the cDNA for erythrocyte integral membrane protein of 28 kilodaltons: member of an ancient channel family

Proc. Natl. Acad. Sci. USA **88**, 11110-11114

Preston, G.M., Carroll, T.P., Guggino, W.B. und Agre, P. (1992)

Appearance of water channels in *Xenopus* oocytes expressing red cell CHIP28 protein

Science Wash. DC **256**, 385-387

Raina, S., Preston, G.M., Guggino, W.B. und Agre, P. (1995)

Molecular cloning and characterization of an aquaporin cDNA from salivary, lacrimal, and respiratory tissues

J. Biol. Chem. **270**, 1908-1912

Sabolic, I., Katsura, T., Verbavatz, J.-M. und Brown, D. (1995)

The AQP2 water channel: effect of vasopressin treatment, microtubule disruption, and distribution in neonatal rats

J. Membr. Biol. **143**, 165-175

Schnorr, B. und Vollmerhaus, B. (1967)

Die Feinstruktur des Pansenepithels von Ziege und Rind

Zbl. Vet. Med. A **14**, 789-818

Shkolnik, A., Borut, A. und Choshniak, I. (1972)

Water economy of the Bedouin Goat

Symp. Zool. Soc. Lond. **31**, 229-242

Shkolnik, A., Maltz, E. und Choshniak, I. (1980)

The role of the ruminant's digestive tract as a water reservoir

Digestive physiology and metabolism in ruminants

Y. Ruckebusch und P. Thivend (Hrsg.)

In: Proc. of the 5th Internat. Symp. on Ruminant Physiology, 731-742

Sieber (1977)

Mathematische Tafeln

Ernst Klett Verlag

Silanikove, N. (1983)

Feed utilization and energy and nitrogen balance in the desert black Bedouin Goat  
Dissertation, Tel Aviv University

Skach, W.R. und Verkmann, A.S. (1995)

Topological maturation of aquaporin CHIP at the endoplasmic reticulum  
Biophys. J. **68**, A344

Stacy B. D. und Warner, A.C.I. (1966)

Balances of water and sodium in the rumen during feeding: Osmotic stimulation of sodium absorption in the sheep  
Quart. J. Exper. Physiol. **51**, 79-93

Stein, W. D. (1990)

Channels, carriers, and pumps  
Harcourt Brace Jovanovich (Hrsg.)  
Academic Press, INC., San Diego, California 92101

Tabaru, H., Ikeda, K., Kadota, E., Murakami, Y., Yamada, H., Sasaki, N. und Takeuchi, A.  
(1990)

Effects of osmolality on water, electrolytes and VFAs absorption from the isolated ruminoreticulum in the cow  
Jpn. J. Vet. Sci. **52** (1), 91-96

Ternouth, J.H. (1967)

Post-prandial ionic and water exchange in the rumen  
Res. vet. Sci. **8**, 283-293

Van Hoek, A.N., Hom, M.L., Luthjens, L.H., de Jong, M.D., Dempster, J.A. und van Os, C.H. (1991)

Functional unit of 30 kDa for proximal tubule water channels as revealed by radiation inactivation

J. Biol. Chem. **226**, 16633-16635

Van Hoek, A.N., Luthjens, L.H., Hom, M.L., van Os, C.H. und Demster, J.A. (1992)

A 30 kDa functional size für the erythrocyte water channel determined in situ by radiation inactivation

Biochem. Biophys. Res. Commun. **184** (1331-1335)

Van Hoek, A.N. und Verkman, A.S. (1992)

Functional reconstitution of the isolated erythrocyte water channel CHIP28

J. Biol. Chem. **267**, 18267-18269

Verbavatz, J.-M., Brown, D., Sabolic, I., Valenti, G., Ausiello, D.A., van Hoek, A.N., Ma, T. und Verkman, A.S. (1993)

Tetrameric assembly of CHIP28 water channels in liposomes and cell membranes. A freeze-fracture study

J. Cell Biol. **123**, 605-618

Verkman, A.S., Hoek, A.N.v., Ma, T., Frigeri A., Skach W. R., Mitra, A., Tamarappoo, B.K. und Farinas, J. (1996)

Water transport across mammalian cell membranes

Am. J. Physiol. **270** (39), 12-30

Verkman, A.S. (1989)

Mechanisms and regulation of water permeability in renal epithelia

Am. J. Physiol. **257** (26), C837-C850

Warner, A.C.I. und Stacy, B.D. (1968b)

The fate of water in the rumen (I. A critical appraisal of the use of soluble markers)

Brit. J. Nutr. **22**, 369-387

Warner, A.C.I. und Stacy, B.D. (1968)

The fate of water in the rumen (II. Water balances throughout the feeding cycle in sheep)

Brit. J. Nutr. **22**, 389-410

Warner, A.C.I. und Stacy, B.D. (1972)

Water, sodium and potassium movements across the rumen wall of sheep

Quart. J. Exper. Physiol. **57**, 103-119

Weich, S. (1993)

Schnelle Rehydratation bei einem Wiederkäuer (Sinai-Beduinen-Ziege) und einem Equiden (Esel)

Dissertation, Freie Universität Berlin

Wittenberg, C., Choshniak, I., Shkolnik, A., Thureau, K. und Rosenfeld, J. (1986)

Effect of dehydration and rapid rehydration on renal function and on plasma renin and aldosterone levels in the Black Bedouine Goat

Pflügers Arch. Eur. J. Physiol. **406**, 405-408

Zeidel, M.L., Ambudkar, S.V., Smith, B.L. und Agre, P. (1992)

Reconstitution of functional water channels in liposomes containing purified red cell CHIP28 protein

Biochemistry **31**, 7436-7440

Zeuthen, T. (1992)

From contractile vacuole to leaky epithelia. Coupling between salt and water fluxes in biological membranes

Biochimica et Biophysica Acta **113**, 229-258

Zhang, R., Logee, K. und Verkmann, A.S. (1990)

Expression of mRNA coding for kidney and red cell water channels in *Xenopus* oocytes

J. Biol. Chem. **265**, 15375-15378

Zhang, R., Skach, W., Hasegawa, H., van Hoek, A.N. und Verkmann, A.S. (1993)

Cloning, functional analysis and cell localization of a kidney proximal tubule water transporter homologous to CHIP28

J. Cell Biol. **120**, 359-369

Zhang, R. und Verkmann (1991)

Water and urea transport in *Xenopus* oocytes: expression of mRNA from toad urinary bladder

Am. J. Physiol. **260** (29), C26-C34

Zhao, G.Y., Duric, M., Macleod, N.A., Orskov, E.R., Hovell, F.D.D. und Feng, Y.L. (1995)

The use of intragastric nutrition to study saliva secretion and the relationship between rumen osmotic pressure and water transport

Brit. J. Nutr. **73**, 155-161

**Da ich zahlreichen Menschen für ihre tatkräftige Unterstützung bei der Erstellung dieser Arbeit danken möchte, habe ich mich entschlossen, sie in der chronologisch richtigen Reihenfolge hier zu erwähnen.**

**Harry und Lotte Unna**, meine Eltern, haben mich durch all die Jahre in einer Weise moralisch und finanziell unterstützt, wie man es sich als Sohn nicht besser wünschen kann. Leider konnte mein geliebter Vater den Abschluß dieser Arbeit nicht mehr erleben.

**Prof. Dr. H. Martens** hat mich von Anfang an tatkräftig unterstützt und mir durch seine Kontakte nach Israel diese Arbeit erst ermöglicht. Seine fachlichen und menschlichen Qualitäten waren es, die mich letztlich zur Annahme dieser Dissertation bewogen haben.

**Prof. Dr. J. Bourguet** hat mich nicht nur überaus freundlich in Paris aufgenommen, sondern mir auch die Geheimnisse der quantitativen Wasserfluxmessung verraten und mir Zugang zu jener Technologie verschafft, deren Entwicklung und Beherrschung er sein wissenschaftliches Leben gewidmet hat.

**Philippe und Corinna Verstichel** möchte ich nicht nur für den Bau des Nanoinjektors danken; sie standen mir während der gesamten Zeit ständig mit Rat und Tat zur Seite. Sie mußten oft genug meine Fehler ausbügeln und schreckten auch vor Sonn- und Feiertagseinsätzen nicht zurück.

**Prof. Dr. I. Choshniak** hat mir in Israel die erstklassigen Arbeitsbedingungen geschaffen, die notwendig waren, um eine neue und komplizierte Methode im Ausland einsatzfähig zu machen. Er war mir im Wortsinn ein Doktor-Vater.

**Prof. Dr. A. Shkolnik** danke ich viele gute Anregungen, notwendige Aufmunterungen und die Schärfung meiner Sinne für die Wunder der Natur. Meine Aufenthalte in seinem Haus im Kibbutz Cabri werden mir immer in besonders guter Erinnerung bleiben.

## Danksagung

---

Den Familien **Hilde Meron** und **Heinz Unna** danke ich für liebevolle Aufnahme in den Kibbutzim Givath Chaim (Ichud) und Givath Brenner.

**Herrn S. Frank** danke ich für die einjährige Aufnahme in seine Wohnung in Tel-Aviv. Ich werde mich ihm immer verbunden fühlen.

**Herr C. Gibian** vom Referat IVB Abt. Außenangelegenheiten der Freien Universität Berlin hat durch seine freundliche und kompetente Unterstützung meines Israelaufenthaltes ein eindrucksvolles Beispiel für die Fähigkeiten der Universitätsverwaltung abgelegt.

**Frau Dipl.-Stat. A. Ochsmann** vom Institut für Biometrie und Informationsverarbeitung des Fachbereiches Veterinärmedizin der Freien Universität Berlin hat meine Arbeit von Anfang an statistisch begleitet und mir sachlich und ausdauernd die Geheimnisse der Statistik näher gebracht.

**Herrn P. D. Dr. E. Mohr** und dem **Kollegen I. Lang** danke ich für die unermüdliche Durchsicht meiner Elaborate und für viele wertvolle Anregungen und Verbesserungen.

**Frau D. Plaumann** hat mit ihren durchdachten Vorschlägen und ihrer großen Erfahrung meine Defizite bei der Textverarbeitung und -gestaltung ausgebügelt. Dafür möchte ich mich bei ihr ebenso herzlich bedanken wie bei **Frau K. Wolf** für ihre Einweisungen in die Laborarbeit und ihre Anregungen.

**Herr H. Dumont** stand mir als Freund und Lektor in der Weise zur Seite, wie ich es von ihm seit über zehn Jahren gewohnt bin.

Abschließend möchte ich meinen Freunden danken, die mir immer dann Mut zusprachen, wenn ich, am Ende einer Sackgasse angelangt, das Erreichen des Ziels für unmöglich hielt. Namentlich müssen an dieser Stelle **F. Beutler, K. Boeckle, J. Brackmann, J. Esleben, C. Hasenkamp, M. Wedde** und **A. Zock** genannt werden.

## Lebenslauf

---

**Name:** Ralf B. Unna

**Geburtsdatum, -ort:** **11.04.67**, Köln

**Eltern:** Harry Unna, geb. 30.09.20, kaufm. Angestellter,  
verstorben am 20.01.96  
Lotte Unna,  
geb. Bock, geb. 20.08.28, Lehrerin im Ruhestand

**Familienstand:** ledig

**Schulbildung:** **1986** Abitur am Elisabeth-von-Thüringen Gymnasium in Köln  
**1987** Abschluß der Höheren Handelsschule 1 der Stadt Köln

**Universitätsausbildung:** **1987** Studienbeginn am FB Veterinärmedizin der FU Berlin  
**1993** Staatsexamen (3. Teil der Tierärztlichen Prüfung)

**Beruf:** Seit dem **21.12.93** approbierter Tierarzt und Praxisvertreter  
**01.01. - 31.10.94** Leitender Tierarzt beim Verein  
„Leben mit Tieren e. V.“  
**01.01. - 30.06.96** Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut  
für Veterinär-Physiologie des FB  
Veterinärmedizin der FU Berlin

**Auslandsaufenthalte:** **1991** Royal Zoological Society in Regent's Park (Londoner  
Zoo)  
**1992** G. S. Wise Institut of Life Science am Dept. of Zoology  
der Tel Aviv University (DAAD-Stipendium)  
**1993** Institut für Molekularbiologie und Genetik der CEA in  
Paris-Saclay (ermöglicht durch ein Sonderprogramm für  
europäische Integration der Freien Universität Berlin)  
**94/95** G. S. Wise Institut of Life Science am Dept. of Zoology  
der Tel Aviv University (Stipendium der Tel Aviv  
University zur Kooperationsförderung mit der FU Berlin)

**Fremdsprachen:** Englisch: fließend in Wort und Schrift  
Französisch: viereinhalb Jahre in der Schule  
Latein: großes Latinum  
Ivriith: Abschluß der Grundausbildung  
(Kitha aleph)

**Sonstiges:** **90 - 92** Tutor für Fragen der Studienreform am FB  
Veterinärmedizin der FU Berlin