

1. Einführung in das Thema und Literaturübersicht

1.1. Einleitung

Giftige Pflanzeninhaltsstoffe sind häufig in der Lebensumwelt der Pflanzenfresser. Einige Pflanzen sind so giftig, daß die Aufnahme bereits geringer Mengen tödlich sein könnte. Ein Fehler in der Futterauswahl kann daher ein Tier ernsthaft schädigen.

Pflanzenfresser mit einer breit gefächerten Futtergrundlage sind bei der Futterauswahl besonders vorsichtig. Im Laufe der Evolution haben sich bei Pflanzenfressern Verhaltensweisen entwickelt, die den Tieren eine Selektion ungefährlicher Futtermittel ermöglichen und so vor einer Vergiftung schützen. Besonders für Jungtiere, die anfangen Pflanzen aufzunehmen und die über wenig Erfahrungen mit Futterpflanzen verfügen ist es wichtig, Informationen über den Futterwert einzelner Futtermittel, ihren Gehalt an Nährstoffen und ihre Giftigkeit zu erwerben. Mögliche Quellen für Informationen über die Verträglichkeit eines Futtermittels sind unter anderem angeborenes Wissen, selbstgemachte Erfahrungen, sowie das Beispiel erwachsener Tiere, vor allem das der Mutter. Ein Muttertier, das die eigenen Erfahrungen, nicht nur die positiven, sondern auch die negativen, mit der Aufnahme eines Futtermittels an den eigenen Nachwuchs weitergeben kann, sollte einen adaptiven Vorteil erreicht haben.

Angeborenem Appetit auf bestimmte Pflanzen oder Futtermitteln kommt nur eine untergeordnete Rolle bei der Futterauswahl zu, viel wichtiger für das Individuum ist das Erlernen des Zusammenhangs zwischen der Aufnahme eines Futtermittels und der daraufhin sich einstellenden Reaktion des eigenen Körpers (Provenza und Balph, 1990). Dieser Zusammenhang zwischen Geschmack und Geruch einer Pflanze einerseits und der Rückantwort aus dem Körper, dem postingestiven feedback, andererseits, wird von Tier und Mensch auch unterbewusst wahrgenommen. Ein schnell und effektiv einsetzender Lernprozess und lang anhaltende Erinnerung an die Konsequenzen der Aufnahme eines Futtermittels bewirken eine schnelle und effektive Konditionierung der Futteraufnahme. Diese Konditionierung ermöglicht dem Organismus giftige Futtermittel zu vermeiden (Garcia et al., 1985).

Postingestiver feedback, die Reaktion des Körpers auf die Aufnahme von Futter, hilft dem Tier sich bei der Selektion des Futters zurechtzufinden, gleichzeitig spielt das Beispiel der Mutter auch eine Rolle (Mirza und Provenza, 1990, 1992; Thorhallsdottir et

al., 1990ab). Muttertiere bestimmen wo gefressen wird, solange die Kitze folgen. Man kann häufig beobachten, dass Ziegenkitze und Schaflämmer ganz nahe am Maul der Mutter fressen. Die Futterselektion von Ziegen ähnelt der des Muttertiers (O'Brien, 1984).

Wenn also für das Jungtier das Erlernen einer gesunden Diät aufgrund von eigenen Erfahrungen und das Beispiel des Muttertieres gleichzeitig existieren, können diese Mechanismen in Konkurrenz miteinander treten. Die Konditionierung der Futteraufnahme durch die postingestiven Konsequenzen stehen der Konditionierung durch das Beispiel der Mutter gegenüber. In dieser Arbeit soll an Ziegenkitzen untersucht werden, in welcher Relation diese beiden Mechanismen zueinander stehen.

Wenn feststeht, dass das mütterliche Beispiel einen nachhaltigen Einfluss auf die Futterselektion der Kitze hat, kann man Verfahren entwickeln mit denen das Futteraufnahmeverhalten dieser Tiere beeinflusst wird. Soziales Lernen durch das Muttertier kann durch den Menschen einfacher manipuliert werden, als das Erlernen durch postingestives feedback. Wenn die Futterauswahl von Pflanzenfressern manipuliert werden könnte, wären Ziegen und Schafe dort einsetzbar, wo unerwünschte Pflanzen durch gezieltes Beweiden zurückgedrängt werden sollen. Ziegen, aber auch Schafe könnten dann als Jungtiere auf ihren Einsatz zum Abweiden bestimmter unerwünschter Pflanzen auf Weideflächen vorbereitet werden.

1.2. Futterselektion bei Wiederkäuern

1.2.1. Der Begriff der Futterselektion

Der Pflanzenaufwuchs einer Weide setzt sich aus ständig wechselnden Anteilen verschiedener Pflanzengattungen, -arten und -unterarten zusammen, deren Nährstoffzusammensetzung sich unablässig ändert. Insbesondere die Jahreszeit verändert den Pflanzenaufwuchs einer Weide und damit die Zusammensetzung der selektierten Pflanzen (Böhnert, 1983). Die Zusammensetzung des Pflanzenaufwuchses einer Weide weicht regelmäßig von der Zusammensetzung der vom Pflanzenfresser tatsächlich aufgenommenen Pflanzenmasse ab. Pflanzenfresser suchen sich aus dem verfügbaren Pflanzenbestand Futterstoffe aus. Die vom Tier selektierte Diät ändert sich abhängig von den wechselnden Ernährungsbedürfnissen der Tiere, die ihrerseits vom Alter, dem

physiologischen Status und den Umweltbedingungen abhängen (Provenza, 1995). Pflanzenfresser selektieren nicht nur Pflanzenarten, sondern auch Pflanzenteile innerhalb eines Bestandes. Die Selektion geht so weit, dass einige Pflanzen morgens bevorzugt gefressen werden, abends aber werden vom selben Tier andere Pflanzen selektiert (Fisher et al., 1997). Eine Untersuchung zur Futterselektion von Ziegen in tropischer Savanne ergab, dass die Tiere von ca. 100 Pflanzenarten die sie vorfanden, 7 Arten in signifikanter Menge (>10% der aufgenommenen Futtermenge) fraßen. Fünf der 7 Pflanzenarten machten zusammen 65% der Diät aus (Biquand und Biquand-Guyot, 1992).

Welches Futtermittel ein Tier zu einem gegebenen Zeitpunkt selektiert, hängt von einer Reihe von Bestimmungsfaktoren ab. Besonders wichtig ist, ob das Tier das Futtermittel bereits kennt (Arnold und Maller, 1977; Martin, 1978; Distel und Provenza, 1991). Hungernde Schafe in Australien, denen während einer Dürre ein hochwertiges pelletiertes Futtermittel angeboten wurde, verhungerten, da ihnen die Gewöhnung an das unbekannte Futter fehlte (Cheeke, 1999). Die Zurückhaltung gegenüber einem unbekanntem Futtermittel (Neophobie) ist besonders ausgeprägt während das Tier hungert (Wang und Provenza, 1996).

Pflanzenfresser steigern die Aufnahme unbekannter Futtermittel über einen Zeitraum, dessen Länge unter anderem vom Lebensalter des Tieres und der Vertrautheit der Umgebung abhängig ist (Arnold und Maller, 1977; Lobato, 1980). Tiere sind in einer unbekanntem Umgebung stärker neophobisch (Burritt und Provenza, 1996). Neophobie ist auch ein bekanntes Phänomen bei Menschen (Rozin, 1996; Birch und Fisher 1996) und Ratten (Galef, 1996).

Säugetiere erwerben bereits vor der Geburt Informationen über das Futter, das die Mutter während der Trächtigkeit frisst (Galef, 1996; Bilkó et al., 1994). Weiterhin können Geruchsstoffe aus dem Futter des Muttertieres in die Muttermilch gelangen und in Jungtieren Präferenzen erzeugen (Galef und Sherry, 1973; Bronstein et al., 1975). Daher ist es möglich, dass unbekanntes Futter von scheinbar naiven Tieren sofort aufgenommen wird.

Die chemische Zusammensetzung des Pflanzenmaterials ist ein weiterer wichtiger Bestimmungsfaktor der Futterselektion. Wiederkäuer reagieren auf chemische Veränderungen im Verdauungstrakt. Ein Ungleichgewicht im Pansen zwischen den Metaboliten aus der Verdauung von energiereichem Futter (Propionsäure, Essigsäure) und von eiweißreichem Futter (Ammoniak) führt zu einer Verringerung der Futteraufnahme (Ralphs et al., 1995; Farningham und Whyte, 1993; Mbanya et al., 1993).

Auf der einen Seite bestimmen die verfügbaren Nährstoffe die Futterraufnahme, auf der anderen wird die Aufnahme einer Pflanze durch ihren Gehalt an giftigen sekundären Pflanzeninhaltsstoffen limitiert (Palo und Robbins, 1991; Foley et al., 1995).

1.2.2. Die Bedeutung des postingestiven feedback aus dem Verdauungstrakt für die Futterraufnahme

Mit der Nahrung nimmt der Organismus neben Energie und Nährstoffen eine große Zahl anderer bioaktiver chemischer Verbindungen auf. Diese sekundären Pflanzeninhaltsstoffe können unterschiedliche Wirkungen auf den Körper haben. Viele stärke- und eiweißreiche Futterpflanzen enthalten sekundäre Metaboliten wie Tannine, Alkaloide, oder Glykoside, die dosisabhängig giftig wirken können. Während Stärke und Eiweiß den Organismus versorgen, können gleichzeitig aufgenommene Giftstoffe Körperzellen schädigen. Zur Wahrnehmung der Wirkung eines Futtermittels verfügt der Organismus über Chemorezeptoren in der Area postrema des ZNS (Garcia und Holder, 1985). Körperzellen setzen bei ihrem Untergang Zellinhaltsstoffe, beispielsweise Histamin frei, die abhängig davon, wie massiv die Zellschädigung war, unterschiedliche Konzentrationen im Blut erreichen. Die Rezeptoren der Area postrema können die erhöhte Histaminkonzentrationen im Blut wahrnehmen, und das emetische System stimulieren. Die Stimulierung des emetischen Zentrums kann eine Futteraversion auslösen (Garcia und Holder, 1985). Auf diese Weise reguliert feedback aus dem Verdauungstrakt die Aufnahme toxischer Futtermittel (Provenza, 1995).

Toxische Futtermittel können in einem zeitlichen Zusammenhang mit ihrer Aufnahme eine negative Rückantwort aus dem Verdauungstrakt bewirken. Futtermittel mit hohem Gehalt an Nährstoffen, bei gleichzeitig geringem Gehalt an toxischen sekundären Pflanzeninhaltsstoffen, bewirken positive Signale aus dem Gastrointestinaltrakt. Das Gefühl der Sättigung entspricht einem positiven postingestiven feedback nach der Futterraufnahme. Die Konsequenzen der Futterraufnahme können sowohl positiv als auch negativ sein. Zu den positiven Konsequenzen nach Futterraufnahme gehört die Reduzierung sowohl von Hungergefühl als auch von Übelkeit, negative Konsequenzen sind dagegen Unwohlsein und Krankheitsgefühl (Ramsay et al., 1996). Die Gesamtzahl der Wirkungen, die ein Futtermittel auf den Organismus hat, positive wie Sättigung und negative wie Giftwirkungen, werden im ZNS

als postingestiver feedback integriert (Provenza, 1995). Veränderungen im Organismus konditionieren das Futteraufnahmeverhalten des Tieres (Kyriazakis et al., 1999).

Die Selektion von Futtermitteln aus der Menge des verfügbaren Materials ist dem Tier im Wesentlichen dadurch möglich, dass es Futtermittel mit den Sinnen, vor allem am Geschmack und Geruch unterscheiden kann und darüber hinaus eine kausale Verbindung zwischen Geschmack und postingestivem feedback herstellen kann. Die Erfahrung, die das Tier mit einem Futtermittel in der Vergangenheit gemacht hat, sowohl die positiven als auch die negativen, bestimmt die Futterselektion.

Ein Tier ist einem neuen, unbekanntem Futtermittel gegenüber sehr vorsichtig; Erfahrungen aus der Vergangenheit liegen schließlich nicht vor, es wird daher von einem unbekanntem Futtermittel zunächst nur sehr wenig aufnehmen (Neophobie). Solange das Futtermittel keine negativen postingestiven feedback auslöst, wird die aufgenommene Futtermenge gesteigert und damit allmählich zu einem festen Bestandteil der Diät.

Wird zusammen mit der Aufnahme eines neuen Futtermittels das emetische System stimuliert, etwa durch eine Stimulierung des Vestibularorgans (Kinetose), durch emetisch wirkende Substanzen (z. B. Histamin, LiCl), oder durch radioaktive Strahlung, stellt das Tier eine kausale Verbindung zwischen Übelkeit einerseits und dem Futtermittel andererseits her und es entsteht eine Aversion gegenüber dem Futtermittel. Durch die Induktion von Übelkeit kann also eine Futtermittelaversion (conditioned taste aversion = CTA) mit großer Genauigkeit ausgelöst werden (Garcia und Riley, 1998). CTA kann selbst beim anästhesierten Schaf (Provenza et al., 1994a) und Ratten (Bermudez-Rattoni et al., 1988) hervorgerufen werden.

Tiere haben Mechanismen entwickelt, um Nährstoffe aus aufgenommenem Futter zu resorbieren und toxische Pflanzeninhaltsstoffe zu entgiften (Foley et al., 1995; McArthur et al., 1991). Sobald die Kapazität der Entgiftungsmechanismen überschritten wird, wird das emetische System stimuliert. Das emetische System reagiert sensibel auf niedrige Dosen der meisten Toxine (Davis et al., 1986). Die chemorezeptor trigger zone der Area postrema des ZNS kann direkt durch Giftstoffe im Blut und in der Cerebrospinalflüssigkeit stimuliert werden (Borison, 1986). Das Gefühl der Übelkeit, die das emetische System nach Stimulation erzeugt, verhindert die weitere Aufnahme des Futtermittels. Tiere fressen nahrhafte Pflanzen die Toxine enthalten, aber sie limitieren deren Aufnahme generell im Verhältnis zur Konzentration des Toxins (Provenza, 1995). Negatives postingestives feedback durch pflanzliche Tannine in Blackbrush (*Coleogyne ramosissima*) können bei Rindern, Schafen und Ziegen die Futteraufnahme verringern

(Provenza und Balph, 1990), ebenso Alkaloide in Larkspur (*Delphinium spp.* Olson und Ralphs, 1986) und *Festuca arundinacea* (Aldrich et al., 1993), Glucosinolate in *Brassica spp.* (Duncan und Milne, 1992, 1993), Saponine, Cumarine, Furanocumarine und Anthraquinone in *Nolina microcarpa* (Rankins et al., 1993), ebenso LiCl im Futter (duToit et al., 1991; Ralphs und Cheney, 1993). Antiemetisch wirkende Medikamente verringern die Stimulation des emetischen Systems und damit Futtermittelaversionen aufgrund von postingestivem negativen feedback (Provenza et al., 1994b). Interaktionen zwischen dem Gastrointestinaltrakt, den gustatorischen Sinnen (Geschmack, Geruchsinn) und dem Nervensystem ermöglichen das Erkennen von Nährstoffen und Toxinen (Provenza, 1995).

Postingestives feedback bestimmt wesentlich die Futterselektion (Kyriazakis et al., 1999). Beispielsweise lernen Lämmer Futtermittel je nach postingestivem feedback zu selektieren und zwar ohne das Beispiel ihrer Mutter (Provenza et al., 1993). Es ist auf das Erlernen von Futterselektion durch Konditionierung aufgrund von postingestivem feedback zurückzuführen, dass junge Wiederkäuer die isoliert aufgezogen wurden eine adäquate Diät selektieren können.

1.2.3. Soziales Lernen

Nicht nur das postingestive feedback, sondern auch soziale Faktoren beeinflussen die individuelle Futterselektion von Tieren (Ralphs und Provenza, 1999). Junge Wiederkäuer fressen in unmittelbarer Nähe ihrer Mütter und das mütterliche Beispiel beeinflusst ihre Futterselektion (Thorhallsdottir et al., 1990b). Besonders deutlich wird der Einfluss der Mutter auf die Selektion des Habitats ihrer Nachkommen. Lämmer, deren biologische Mütter bevorzugt auf Wildwiesen fraßen, wurden Mutterschafen untergeschoben deren bevorzugtes Habitat angelegte Weiden mit deutlich unterschiedlicher Zusammensetzung des Aufwuchses waren, und umgekehrt. Die Lämmer bevorzugten nach dem Absetzen das Habitat der Pflegemütter (Key und McIver, 1980).

Die Bedeutung sozialen Lernens ist bei Ratten nachgewiesen; insbesondere die Erfahrungen des Tieres wo Futter zu finden ist und was als Futter geeignet ist, werden durch soziales Lernen übertragen (Galef, 1996). Das Beispiel der Mutter hat einen nachweisbaren Effekt auf die Futterauswahl von Lämmern, aber auch andere erwachsene

Tiere können die Futterselektion von Lämmern nachhaltig beeinflussen (Ralphs und Provenza, 1999). Junge Pflanzenfresser lernen von sozialen Modellen, wie das ihrer Mutter, Futtermittel zu vermeiden die Toxine enthalten können (Bryant et al., 1991; Provenza et al., 1995). Das Futter der Pflanzenfresser besteht aus Material, dessen Gehalt an Nähr- und Giftstoffen stetig schwankt, ebenso wie sich auch der Bedarf des Tieres an Nährstoffen stetig ändert (Wang und Provenza, 1996).

Muttertier und Kitz haben unterschiedliche Ansprüche an ihr Futter. Kitze während des Wachstums und mit noch wenig entwickeltem Pansen haben einen vollkommen anderen Bedarf an Nährstoffen als ausgewachsene, wiederkäuende Tiere (Cheeke, 1999). Soziales Lernen kann daher nicht vollständig das Futteraufnahmeverhalten der Jungtiere bestimmen. Das Erlernen der Futterselektion aufgrund des postingestiven feedbacks der einzelnen Futtermittel kann das Futteraufnahmeverhalten von Weidetieren bei ständig wechselnder Futtergrundlage und ständig wechselndem Nährstoffbedarf des individuellen Tieres erklären (Provenza, 1995). Das reine Kopieren des Futteraufnahmeverhaltens der Mutter dagegen würde zu einem Futteraufnahmeverhalten des Kitzes führen, das dem Bedarf des Tieres nicht entspricht. Wenn soziales Lernen eine Bedeutung im Erlernen von Futterselektion hat, sollte diese der Bedeutung des Lernens aus postingestivem feedback Erfahrungen untergeordnet sein.

Eine negative Rückantwort aus dem Verdauungstrakt, ausgelöst durch Toxine im Futtermittel, bewirkt bei Lämmern eine Aversion (aversives postingestives feedback), unabhängig davon, ob die Mutter das Futtermittel frisst oder nicht (Provenza et al., 1990). Lämmer lernen Futtermittelselektion auch von anderen erwachsenen Tieren, aber das Erlernen von der eigenen Mutter ist effektiver als das Erlernen von anderen sozialen Modellen (Thorhallsdottir et al., 1990a).