

## 2. LITERATUR

### 2.1. Die Feinstruktur des Pansenepithels

Die Wiederkäuer lassen sich aufgrund ihrer unterschiedlichen Ernährungsweise und der damit verbundenen morphologischen Unterschiede am Pansen und am Blättermagen in drei Haupternährungstypen einteilen (HOFMANN, 1978; 1988). Es handelt sich hierbei um den Konzentratselektierer, z. B. Reh oder Elch; den Intermediärtyp, z. B. Ziege oder Hirsch und den Rauhfutterfresser, z. B. Schaf oder Rind.

Unabhängig vom Ernährungstyp ist die foetale Pansenschleimhaut gleichmäßig dicht mit Zotten besetzt. Allerdings ist die Zottenlänge bereits durch pränatale Unterschiede gekennzeichnet (HOFMANN, 1969). SCHNORR und VOLLMERHAUS (1967) ermittelten eine Zottenzahl zwischen 10 und 121 pro  $\text{cm}^2$ . Die Konzentratselektierer haben einen recht gleichmäßigen Zottenbesatz, wohingegen die Rauhfutterfresser sich durch ein regional unterschiedliches Zottenverteilungsmuster auszeichnen. Der Intermediärtyp wechselt zwischen beiden Zottenverteilungsmustern, je nach Qualität und Quantität des Nährstoffangebotes.

Jahreszeitlich wechselnde Nahrungsangebote sorgen bei den einzelnen Wildwiederkäuerarten für eine Umgestaltung der Pansenzotten in Zahl, Form und Größe und somit für eine veränderte Resorption. Bei unseren Hauswiederkäuern wird bei einem Wechsel zwischen Futtermitteln mit unterschiedlichen Fermentationsraten und sich daraus ergebender unterschiedlicher flüchtiger Fettsäurekonzentration im Pansen eine Adaptationszeit zwischen drei (HOFMANN, 1988; THOMPSON, 1973; RÉMOND et al., 1996) und fünf Wochen angegeben. KAUFMANN et al. (1980) sprechen sogar nur von 10 -14 Tagen. Bei Kühen, die mit Heu gefüttert werden und danach auf eine energiereiche Ration umgestellt werden, bedarf es nach DIRKSEN et al. (1984) eines Zeitraumes von vier bis fünf Wochen,

um den erforderlichen Schleimhautaufbau ablaufen zu lassen. Die Rückbildung bei der Umstellung auf ein energiearmes Futter geschieht jedoch schneller.

Das Oberflächenepithel des Pansens besteht aus einem mehrschichtigen Plattenepithel (SCHNORR und VOLLMERHAUS, 1967), welches im Stratum corneum drei Typen von Hornzellen (A, B und C) ausbildet. Das Epithel hat sowohl Resorptions- als auch Schutzfunktion. Unter dem Oberflächenepithel befindet sich die Lamina propria, die einen mikroskopisch deutlich sichtbaren Papillarkörper ausbildet. Unter der Einwirkung von Propion- und Buttersäure, die bei energiereicher Fütterung vermehrt von den Mikroorganismen gebildet werden, kommt es zu einer Proliferation der Schleimhaut (NOCEK et al., 1984; LIEBICH et al., 1987). Diese bewirkt eine Vergrößerung der Resorptionsfläche. Auch die mikroskopisch sichtbaren Formveränderungen der Basalzellen und Parabasalzellen stehen in direkter Korrelation zur Fütterung (DIRKSEN et al., 1984).

Eine Lamina muscularis mucosae existiert nicht. Die sich anschließende Tela submucosa ist nur gering ausgebildet und enthält die Blut- und Lymphgefäße, Nerven und multipolare Ganglienzellen (HOFMANN und SCHNORR, 1982). Die Tunica muscularis umschließt diese Schichten circular und longitudinal. Die hierauf folgende Serosa grenzt den Pansen gegen die Bauchhöhle ab.

## **2.2. Der Wasserhaushalt der Wiederkäuer**

### **2.2.1. Einleitung**

Das Wasser ist die Hauptkomponente in allen lebenden Zellen, sowie in den sie umgebenden Extrazellularräumen. Der Transport des Wassers in und aus den Zellen erfolgt während der Verdauung, Atmung, Blutzirkulation, Temperaturregulation und vielen anderen Körperfunktionen.

Bis heute sind drei Wege bekannt, über die das Wasser in die Zelle einströmt oder in die Zelle transportiert wird:

- 1) über die osmotische Diffusion durch die Lipid-Doppelmembran,
- 2) über den Transport durch Wasserkanäle, sogenannte Aquaporine oder
- 3) über den Cotransport mit anderen Molekülen.

In einem lebenden Organismus verteilt sich das Wasser (Gesamtkörperwasser) auf einzelne Räume (Kompartimente). Es wird zwischen dem Intrazellularraum (IZR), der ungefähr zwei Drittel des Gesamtkörperwassers ausmacht, sowie dem Extrazellularraum (EZR), der das letzte Drittel bildet unterschieden. Der EZR wird in drei weitere Kompartimente unterteilt:

- 1) das Interstitium
- 2) das Blutplasma und
- 3) die epithelialen Lumina, d. h. von Epithel umschlossene Flüssigkeitsräume; z. B. der Vormagentrakt der Wiederkäuer.

Die Verteilung des Körperwassers zwischen diesen Kompartimenten wird durch die jeweiligen osmotischen Gradienten bestimmt.

### **2.2.2. Die Osmolalität oder Osmolarität des Panseninhaltes**

Die Osmolalität beschreibt den osmotischen Druck einer Lösung, die aus einem reinen Lösungsmittel (z.B. Wasser) und den zu lösenden Stoffen besteht. Definiert ist die Osmolalität als osmotische Aktivität pro Kilogramm der Lösung, die Osmolarität hingegen als osmotische Aktivität pro Liter der Lösung (SWEENEY und BEUCHAT, 1993). Die Kenntnis des osmotischen Druckes ermöglicht es, grundlegende Aussagen über das Verhalten einer Lösung zu treffen. Die Betrachtung der Osmolarität ist in solchen Fällen wichtig, in denen transmembrane Differenzen in der Osmolarität gebildet werden. Aufgrund dieser transmembranen Differenzen können gewollte oder ungewollte Wassertransporte entlang des osmotischen Gradienten stattfinden.

Die Osmolarität im Wiederkäuerpansen wird getragen durch die bei der Nahrungsverarbeitung im Pansen freigesetzten Elektrolyte, die bei der bakteriellen Fermentation entstehenden freien Fettsäuren, dem entstehenden Ammoniak und durch die im Speichel enthaltenen Elektrolyte. Die mehrfach im Tagesverlauf aufgenommenen Futter- und Wassermengen bedingen circadiane Schwankungen in der Pansenosmolarität. Eine Wasseraufnahme sorgt für eine Verdünnung des Panseninhaltes und somit für eine Erniedrigung der Osmolarität.

Die höchsten Osmolalitätswerte werden circa zwei bis vier Stunden nach der Futteraufnahme gefunden, sie liegen zwischen 320 und 420 mosmol pro Kilogramm (WARNER und STACY, 1965; TERNOUTH, 1967; v. ENGELHARDT, 1969b; BENNINK et al., 1978). Der mit der Futteraufnahme gesteigerte Speichelfluß führt zu einer Erhöhung der Natrium-, Kalium- und Chloridkonzentration im Pansen (v. ENGELHARDT, 1969b; SCOTT, 1975). Den größten Einfluß auf die Pansenosmolarität haben jedoch die bei der Fermentation der Kohlenhydrate entstehenden Fettsäuren (vor allem Acetat, Propionat und Butyrat). Die Konzentration der flüchtigen Fettsäuren steigt nach der Aufnahme leicht fermentierbarer Futtermittel sehr schnell und sehr stark an (WARNER und STACY, 1965; BERGEN, 1972; SCOTT, 1975; BENNINK et al., 1978).

Die Erhöhung der Osmolalität bewirkt gleichzeitig eine Depression der bakteriellen Flora im Pansen. BERGEN (1972) stellte bei in vitro Versuchen eine Hemmung der mikrobiellen Celluloseaufarbeitung fest, wenn die Osmolalität 400 mosmol pro Kilogramm übersteigt. In frühen Untersuchungen stellten HUNGATE (1942) sowie QUINN et al. (1962) fest, daß die Pansenprotozoen im Kulturmedium ihr Osmolalitätsoptimum bei 250 mosmol pro Kilogramm haben. Dieses Optimum entspricht der über die meiste Zeit des Tages vorhandenen Pansenosmolalität von 250 bis 280 mosmol pro Kilogramm (WARNER und STACY, 1965; v. ENGELHARDT, 1969b; BERGEN, 1972; BENNINK et al., 1978), die sich hypoton zum Blutplasma verhält.

### 2.2.3. Gleichgewicht und Störungen des Wasserhaushaltes

Die Balance zwischen Wasseraufnahme und Wasserabgabe ist für Lebewesen von besonderer Bedeutung, denn nur so kann der Wasserhaushalt und die Verteilung des Wassers in einem engen Rahmen konstant gehalten werden. Die Aufnahme von Wasser erfolgt zum einen direkt über das Trinken, zum anderen indirekt über die Aufnahme von Futter. Das Futter enthält sowohl freies Wasser als auch metabolisches Wasser, das durch Oxidation von Wasserstoff entsteht.

Der Wasseraufnahme steht die Wasserabgabe über Harn, Faeces sowie die Verdunstung über die Lungen und die Haut gegenüber. Die Verdunstung über die Haut erfolgt durch Schweißdrüsen und ist überwiegend sensibel geregelt. Sie dient der Thermoregulation. Insensibel hingegen ist die Wasserabgabe über die Lungen und in geringem Maße auch über die Haut. Dieses bedeutet einen nicht durch den Körper beeinflussbaren Verlust von Wasser durch Diffusion (*perspiratio insensibilis*).

Bei laktierenden Tieren ist zusätzlich die Wasserabgabe über die Milch bedeutend, vor allem bei Hochleistungskühen mit 35 - 40 Litern Milchleistung.

Die Verteilung des Körperwassers zwischen dem IZR und dem EZR wird über das osmotische Gleichgewicht bestimmt. Bei einer negativen Bilanz von Wasseraufnahme zu Wasserabgabe entsteht im Körper eine **Dehydratation**. Sie kann durch Blutverluste oder Erbrechen (isoosmolar), durch ein Wasserdefizit (hyperosmolar) oder durch ein Salzdefizit (hypoosmolar) entstehen.

Aufgrund der großen Pufferkapazität des Verdauungstraktes ist es Wiederkäuern möglich, innerhalb kurzer Zeit große Mengen an Wasser aufzunehmen. Die sich anschließende Aufnahme des Wassers wird als **Rehydratation** bezeichnet, d. h. Absorption und Verteilung in die einzelnen Kompartimente.

Die **Hyperhydratation** kann durch einen Wasserüberschuß (hypoosmolar), einen Salzüberschuß (hyperosmolar) oder übermäßige Aufnahme einer isoosmolaren Flüssigkeit (isoosmolar) hervorgerufen werden. BIANCA (1970) gelang es bei

Rindern, eine experimentelle Hyperhydratation zu erzeugen. Die Rinder nahmen nach dreitägigem Dursten mehr Wasser auf als zur Rehydratation notwendig war.

#### **2.2.4. Hormonelle Steuerung des Wasserhaushaltes**

Die Gabe von rohfaserreichem Futter an Schafe und Rinder sorgt für eine Sekretion von großen Mengen an Speichel. Diese Sekretion führt zu einem Verlust von Wasser und Mineralstoffen aus dem Blutkreislauf. Eine Reduktion des extrazellulären Volumens um 10 % beobachtete TERNOUTH (1968) bei Schafen, die mit 350 Gramm Trockenhäcksel gefüttert wurden. Vergleichbare Werte gibt es für die Heufütterung (CHRISTOPHERSON und WEBSTER, 1972). Bei Schafen, die innerhalb einer Stunde 500 Gramm Trockenfutter zu sich nahmen, fanden BLAIR-WEST und BROOK (1969) eine Reduktion des Plasmavolumens von 10 - 20 %.

Die hyperosmolare Reduktion des Plasmavolumens bedingt einen Anstieg der Osmolarität des Plasmas. Dieser Anstieg führt zu einer Erregung von Osmorezeptoren im Hypothalamus, wodurch es zu einer Ausschüttung des antidiuretischen Hormons Adiuretin (=ADH oder Vasopressin) kommt (PITTS, 1974).

ADH wird im Hypophysen-Hinterlappen gespeichert und nach Erregung der Osmorezeptoren in die Blutbahn ausgeschüttet. Der Angriffsort für das ADH ist das Sammelrohr der Niere. Hier kommt es unter der Einwirkung von ADH zu einer verstärkten Resorption von Wasser (STACY und BROOK, 1965). Die Folge ist eine Verminderung des Wasserverlustes über die Nieren mit dadurch bedingter Produktion von konzentrierterem und hypertonem Harn. Gleichzeitig tritt durch ADH ein Durstgefühl auf.

Die ADH-Konzentration fällt im Laufe der Rehydratation sehr schnell ab, während die Werte für die Plasmaosmolarität und Plasma-Natrium-Konzentration noch unverändert sind (BLAIR-WEST et al., 1985; 1989). Bei der optischen Wahrnehmung von Wasser kommt es bei dehydrierten laktierenden Schwedenziegen zu einem raschen Abfall in der Plasma-ADH-Konzentration (DAHLBORN et al., 1988).

Die ADH-Konzentration erreicht drei Stunden nach der Rehydration wieder einen niedrigeres Niveau (OLSSON und DAHLBORN, 1989).

Eine weitere Maßnahme des Körpers, um dem Wasserdefizit zu begegnen, ist neben der Ausschüttung von ADH die Freisetzung des proteinspaltenden Enzymes Renin aus dem juxtaglomerulären Apparat der Nieren. Der Freisetzungsimpuls wird durch Hypovolämie und Hyponatriämie (HOLTENIUS und DAHLBORN, 1990a) sowie durch das Absinken des Blutdruckes in den Nieren ausgelöst. Das freigesetzte Enzym Renin spaltet im Blut vom Reninsubstrat Angiotensinogen (aus der Leber) ein Dekapeptid, das Angiotensin I, ab. Das Converting-Enzym, welches vor allem in der Lunge vorkommt, spaltet vom Angiotensin I zwei Aminosäuren ab, wodurch das hochaktive Angiotensin II entsteht, das in der Leber und Niere wieder inaktiviert wird (KING et al., 1993; KURTZ und WAGNER, 1998). Angiotensin II bewirkt die im Organismus höchst mögliche Kontraktion der glatten Muskulatur der Arteriolen (PAGE und BUMPUS, 1961). Hierdurch kommt es zum Blutdruckanstieg und einer Erhöhung der glomerulären Filtrationsrate in den proximalen Tubuli der Nieren (HARRIS und YOUNG, 1977).

Das Renin-Angiotensin-System ist auch für die Kontrolle der Sekretion des Mineralocorticoides Aldosteron aus den Nebennieren verantwortlich (DAVIS, 1974). Dieses komplexe Zusammenspiel von Hormonen und Protein wird als Renin-Angiotensin-Aldosteron-System (R.A.A.S.) bezeichnet. In den distalen Nierentubuli der Nephrone steigert Aldosteron die Resorption von Natrium, wodurch es zu einer osmotisch bedingten Wasserresorption und Volumenauffüllung kommt.

Zweieinhalb Stunden nach der Rehydratation mit Wasser zeigen dehydrierte laktierende Schwedenziegen einen signifikant höheren Renin- und Aldosteron-Wert als die Kontrollgruppe. Nach der Rehydratation mit einer Salzlösung kommt es im Gegensatz dazu zu einem Abfall in der Renin- und Aldosteronkonzentration, die Werte sind eine Stunde nach der Gabe signifikant erniedrigt (DAHLBORN et al., 1988). Bei Merinoschafen (BLAIR-WEST et al., 1979) und bei der schwarzen Beduinenziege (MALTZ et al., 1984; WITTENBERG et al., 1986) wurden die gleichen Beobachtungen gemacht.

### 2.2.5. Speichelproduktion der Wiederkäuer

Der Speichel der Wiederkäuer wird von drei großen Drüsen gebildet und ist teils serös, teils mukös. Die Ohrspeicheldrüse, Glandula (Gl.) parotis, ist trotz ihrer geringen Größe fast ständig aktiv. Die Unterkieferdrüse, Gl. mandibularis, gibt ihr Speichelsekret nur ab, wenn das Tier frißt. Die Unterzungendrüse (Gl. sublingualis) hat die üblichen beiden Anteile: Gl. polystomatica und Gl. monostomatica. Zusätzlich gibt es noch viele kleinen einzelne Drüsen, die sich unter der Schleimhaut von Lippe, Wange, Gaumen und Zunge befinden. Diese kleineren Drüsen dürften einen beträchtlichen Beitrag zur Speichelmenge leisten (DYCE et al., 1991). Die Speichelbildung der Wiederkäuer ist sehr wichtig für die bakterielle Fermentation. Über den Speichel gelangen 70 % des im Pansen vorhandenen Wassers und der größte Anteil der  $\text{HPO}_4^{2-}$ - und  $\text{HCO}_3^-$ -Puffer in den Pansen (CASSIDA und STOKES, 1986).

Die Speichelmenge ist stark abhängig von der Menge und dem Trockengehalt des aufgenommenen Futters (BAILEY, 1961; STACY und WARNER, 1966). Die Partikelgröße des Futters scheint ebenfalls einen sehr wichtigen Einfluß auf die Salivation zu haben (CASSIDA und STOKES, 1986). Die Speichelmengen werden von den Autoren sehr unterschiedlich angegeben. Als einen Grund hierfür sind die unterschiedlichen Versuchsanordnungen zu sehen, sowie die Tatsache, daß einige Autoren laktierende und andere Autoren trockenstehende Tiere für ihre Versuche verwenden. WILKENS (1872) mißt bei Schafen mit durchtrenntem Schlund zwei Stunden nach der Fütterung einen Speichelfluß von 100 ml innerhalb einer halben Stunde (4,8 Liter pro Tag). Bei Ziegen mißt v. ENGELHARDT (1963a) eine Speichelproduktion von 100 - 250 ml pro Stunde. STACY und WARNER (1966) berichten von einem Speichelfluß von  $2,7 \text{ ml} \cdot \text{g}^{-1}$  ( $2,7 \text{ l} \cdot \text{kg}^{-1}$ ) Trockenmasseaufnahme (DMI). CASSIDA und STOKES (1986) geben die Gesamtsalivation für Kühe mit 232,79 Litern ( $11,6 \text{ l} \cdot \text{kg}^{-1}$  (DMI)) bzw. 219,38 Litern ( $9,14 \text{ l} \cdot \text{kg}^{-1}$  (DMI)) pro Tag an. Die in Klammern angegebenen Salivationswerte sind auf 20 Kilogramm DMI korrigiert. Bei einer Unterscheidung der Laktationsstadien werden noch größere Differenzen sichtbar. Kühe in der vierten Laktationswoche zeigen eine Salivation von



201,96 Litern pro Tag ( $8,4 \text{ l} \cdot \text{kg}^{-1}$  (DMI)), in der achten Woche sind es 250,2 Litern pro Tag ( $10,4 \text{ l} \cdot \text{kg}^{-1}$  (DMI)).

### **2.2.6. Das Wasserspeichervermögen des Pansens**

Bei einer ad libitum Gabe von Wasser und Futter beträgt das Pansenvolumen bei adulten Schafen 10 bis 16 Liter (TSUDA, 1957; RÉMOND et al., 1996) und bei Kühen 80 bis 100 Liter (RÉMOND, 1996). HYDÉN (1961b) errechnete mit PEG ein Flüssigkeitsvolumen im Pansen von 3,2 bis 5,3 Liter bei adulten Schafen. Ein bestimmter Teil dieser Wassermenge steht den Tieren als Wasserreservoir zur Verfügung. Ebenfalls als Wasserspeicher dienen alle anderen oben erwähnten Kompartimente, wobei neben ihrem unterschiedlichen Volumen vor allem die Geschwindigkeit der Verfügbarkeit des Wasservorrates wichtig ist. Das Extrazellulärvolumen, besonders das Plasma und das Wasser der epithelialen Lumina, sind für die kurzfristige Volumenregulation gut geeignet. Die schnelle Verfügbarkeit des „Blutwassers“ ist einsichtig, aber stark begrenzt durch körpereigene Regulationsmechanismen und das Plasmavolumen. Die Verfügbarkeit des in den epithelialen Lumina befindlichen Wassers ist von der Durchlässigkeit der betroffenen Epithelien und dem jeweiligen osmotischen oder hydrostatischen Druck abhängig. Der Hydratationsstatus des Tieres hat hierbei einen Einfluß.

Die Wiederkäuer der ariden und semiariden Gebiete haben ihr Vormagensystem als Wasserspeicher in unterschiedlicher Weise den Umweltbedingungen angepaßt. Bei der schwarzen Beduinenziege findet nach der Dehydratation eine Wasseraufnahme von bis zu 40 % des Körpergewichtes statt (CHOSNIAK und SHKOLNIK, 1978). Bei dieser schnellen Wasseraufnahme verbleibt das Wasser jedoch über Stunden im Pansen. Das Wasser wird langsam resorbiert, so daß die Rehydratation auch sehr langsam erfolgt (UNNA, 1997). Durch diese Anpassung wird die Gefahr einer letalen Wasserintoxikation vermieden. Das Kamel reagiert in gleicher Weise auf eine Dehydratation wie die schwarze Beduinenziege (HOPPE et al., 1975). Wiederkäuer der gemäßigten Zonen benötigen diese Anpassungsstrategien nicht. Die Permeabilität des Pansenepithels für Wasser scheint bei diesen Tieren nicht herabgesetzt zu sein. Nach Verabreichung einer großen Wassermenge zeigen

dehydrierte Rinder Anzeichen einer Wasserintoxikation mit Hämolyse und Hämoglobinurie (BIANCA, 1970).

### **2.3. Osmotische Wasserbewegung im Vormagenepithel der Wiederkäuer**

#### **2.3.1. Die Diffusion des Wassers durch das Pansenepithel**

Die Aufnahme und Abgabe von Flüssigkeiten gehört neben der Futterbe- und -verarbeitung zu den wichtigsten Aufgaben des Pansens mit seinen Mikroorganismen. Schon früh begann die Diskussion, ob die Wiederkäuer in der Lage sind, über das Pansenepithel Nährstoffe und Wasser zu resorbieren. VINK (1769) erklärte in seiner Vorlesungsreihe über das „Wiederkäuen des Rindviehes“ die Bedeutung der Pansenzotten: „Der Nutzen dieser Wärzgen ist das Nahrhafte aus den Speisen, gleich einer Menge einsaugender Fäßgen, so unter ihnen verbreitet sind, aufzunehmen und durch andere eine Feuchtigkeit zu beßerer Verdauung der Speisen abzusondern“. HERING (1832) vertrat die Meinung, daß von der Schleimhaut der Pansenwand ein gelblicher, salziger und stark alkalischer Saft abgesondert werde. Der Saft diene dem Erweichen des Futters. Das aufgenommene Wasser wird durch die Gefäße des Magens bald aufgesogen. Jedoch fände die eigentliche Verdauung im dritten und vierten Magen statt.

Ein verhorntes Pansenepithel, das nirgendwo Porenkanäle oder sonstige Durchlässe zeigt, kann nach Meinung WILKENS (1872) nicht zur Resorption befähigt sein. Er wies jedoch auf die gute Blutgefäßversorgung der Pansenzotten hin, und daß die Natur nichts Überflüssiges anlegt. Die anatomische Struktur des Pansenepithels ist auch nach Ansicht von ELLENBERGER (1881) der Grund, warum eine Resorption oder Sekretion nicht erfolgen kann. Die Dicke der Epithelschicht bedinge, daß die Blut- und Lymphgefäße weit von dem zu Resorbierenden entfernt sind. Außerdem würde eine starke Flüssigkeitsresorption zu einer Eindickung der Ingesta führen.

Demgegenüber sprachen HARMS (1877) wie auch WILDT (1874 und 1879) nicht nur von einer Verdauung im Pansen, sondern auch von einer erheblichen Resorption

von Flüssigkeit aus diesem. AGGAZZOTTI (1910) untersuchte an ligierten Vormagenabschnitten die Flüssigkeitsresorption. Er konnte feststellen, daß nach 3,5 Stunden kein Wasser aus der Haube resorbiert wurde und die Resorption aus dem Labmagen schwach (0,6 %) und aus dem Pansen am stärksten (40 - 50 %) war.

Bei den Untersuchungen der Gmeinerschen Schule (GMEINER, 1911) zeigte sich, daß intraruminal verabreichte Stoffe eine Wirkung auf die Vormagenmotorik, besonders auf die des Pansens, haben. Diese Wirkung läßt sich nur durch resorptive Vorgänge im Pansen erklären.

Mit dem Auftropfen einer gefärbten Pilocarpinlösung auf die gewaschene Pansenschleimhaut von narkotisierten Schafen und Ziegen erreichte TRAUTMANN (1933) einen Anstieg der Speichelsekretion. Wenn Atropin auf die Schleimhaut gegeben wird, fällt die Speichelsekretion ab. Die abgespülte Schleimhaut trocknet innerhalb von drei - fünf Minuten völlig ab. Dieselben Versuche führte TRAUTMANN ebenfalls an der Reticulumschleimhaut durch und fand sehr ähnliche Ergebnisse. Sein Schluß aus diesen Versuchen war, daß eine Resorption von Wasser und in Wasser gelösten Substanzen aus dem Pansen und dem Reticulum erfolgen muß.

Eine Wasserdiffusion in den Pansen beobachteten DANIELLI et al. (1945), als sie bei anästhesierten Schafen in den fistulierten, ligierten und gewaschenen Pansen 2,6 Liter einer stark hypertonen Lösung (600 mosmol pro Kilogramm) gaben. Innerhalb von vier Stunden waren 1,2 Liter (0,3 l pro Stunde) Wasser in den Pansen eingeströmt.

1952 beobachteten SPERBER und HYDEN bei Untersuchungen am zum Teil isolierten Ziegenpansen (Pouch) eine Flüssigkeitsresorption von 45 % der Ausgangsmenge innerhalb von 22 Stunden.

PARTHASARATHY und PHILLIPSON (1953) wiesen nach, daß die Pansenwand für Wasser permeabel ist und normal gefütterte Tiere Flüssigkeit aus dem Pansen resorbieren. Ihre Versuche zeigten, daß bei der Gabe einer hypotonen und isotonen Lösung in den Pansen, Wasser resorbiert wird und bei der Zufuhr einer hypertonen

Lösung (330 mM pro Liter) Wasser in den Pansen sezerniert wird. DOBSON und PHILLIPSON (1958) maßen am ligierten und ausgewaschenen Pansen bei 390 mosmol pro Kilogramm innerhalb einer halben Stunde eine Wasserbewegung in den Pansen von 30 - 90 ml. Bei 347 und bei 360 mosmol pro Kilogramm wechselten die Werte zwischen Sekretion und Resorption.

Über die Verwendung der Markersubstanz Polyethylenglycol (PEG) bestimmte HYDEN (1961a) die Resorption von Wasser aus dem Pansen. In elf Versuchen beschrieb er eine Resorption, in einem Versuch eine Sekretion und in zwei Versuchen keine Veränderung. Die durchschnittliche Resorptionsrate bestimmte er mit 0,15 Liter pro Stunde. MURRY et al. (1962) fütterten Schafe mit 500 g Futter und stellten eine Gewichtszunahme des Pansens von 1,5 Kilogramm fest. Da die Gewichtszunahme nicht ausschließlich durch den Speichel bedingt sein konnte, vermuteten sie eine Wasserpassage in den Pansen aufgrund des osmotischen Gradienten.

Der Vergleich der Flüssigkeitsbilanzen von ASH und KAY (1963) sowie von v. ENGELHARDT (1963b) zeigt, daß es eine große Streuung der Daten gibt. Der Flüssigkeitseintrag wird mit 5,5 bis 15,5 Litern in 24 Stunden angegeben und ergibt sich aus der Speichelproduktion (5 -12 Litern pro 24 Stunden) einerseits, sowie der Wasseraufnahme (Futter und Tränke) (0,5 - 3,5 Litern pro 24 Stunden) andererseits.

Bei seinen Untersuchungen konnte v. ENGELHARDT (1963a und 1963b) eine Wasserbewegung von 7 - 70 (Mittelwert = 40) Litern in beide Richtungen durch die Pansenwand messen. Der Efflux und der Influx waren dabei etwa gleich groß. Diese Ergebnisse und die Messung der Osmolarität im Pansen (v. ENGELHARDT, 1963c) und im venösem Blut stehen im Widerspruch zu den Ausführungen von PARTHASARATHY und PHILLIPSON (1953) sowie HYDEN (1961a), wonach Wasser durch die Pansenwand entsprechend dem osmotischen Gradienten diffundiert.

An einem kleinen abgenähten und isolierten Pansensack (Pouch) mit angeschlossenem Manometer untersuchte TSUDA (1964) die Wasserpassage im Pansen. Bei der Zugabe von destilliertem Wasser sowie der Zugabe einer

0,9 % -igen NaCl-Lösung kam es zur Resorption von 1,3 ml pro Stunde. Eine 4,5 % -ige NaCl-Lösung bewirkte einen Einstrom von 0,31 ml pro Stunde, eine 9 % -ige einen Einstrom von 6,8 ml pro Stunde in den Pansen.

Noch 1966 schrieben STACY und WARNER von einer sehr geringen Diffusion von Wasser durch die Pansenwand. Die Erhöhung des Volumens der Pansenflüssigkeit nach dem Fressen läge ihres Erachtens nicht in dem Einströmen von Wasser, sondern sei in einer Stimulation der Speichelproduktion begründet. Sie maßen z. B. beim Fressen einen Wassereinfluß von 1,01 Liter pro Stunde und zur selben Zeit eine Speichelproduktion von 0,92 Liter pro Stunde. Bei einigen Tieren stellten sie sogar eine negative Diffusionsrate fest. Im gleichen Jahr berichtete v. ENGELHARDT (1966) von einer Wasseraufnahme aus einem Pouch bzw. einer Wasserabgabe in den Pouch, wenn der osmotische Gradient zwischen Pouchinhalt und Blut höher oder niedriger als 30 mosmol war.

DOBSON und SELLERS (1967) beschrieben als erstes eine lineare Beziehung zwischen dem Nettowasserfluß und dem osmotischen Druck im Bereich von 200 bis 400 mosmol pro Kilogramm. An fistulierten Kühen untersuchten sie die Wirkung verschiedener Lösungen, wobei sie Cr-EDTA als Marker nutzten. Unterschiedlich waren die Punkte, an denen eine geringe oder keine Resorption gefunden wurde. So liegt bei einer NaCl - Lösung oder einer Lösung der Natriumsalze der niedrigen flüchtigen Fettsäuren der "Nullpunkt" sechs mosmol pro Kilogramm über der Osmolalität des Plasmas. Bei einer Lösung, die pansenphysiologischen Bedingungen nahe kommt (100 % CO<sub>2</sub> bei einem pH von 6.0 - 6.5), verschiebt sich der "Nullpunkt" auf 26 mosmol pro Kilogramm über die Plasmaosmolalität. Der "Nullpunkt" erhöht sich auf 51 mosmol pro Kilogramm über die Plasmaosmolalität, wenn die Lösung mit flüchtigen Fettsäuren angereichert ist. Somit besteht eine Resorption gegen den osmotischen Gradienten.

TERNOUTH (1967) ging davon aus, daß es nach dem Fressen zu einem erhöhten Wassereinstrom in den Pansen kommen muß. Dieses leitet er aus seinen Versuchen mit den Verdünnungsraten von Phenolrot im Pansen ab. Der trans-

ruminale Wasserfluß soll biphasisch sein und seine Maxima bei zwei und sechs - sieben Stunden nach dem Fressen liegen.

Aus den Ergebnissen, die v. ENGELHARDT (1969a) bei seinen Versuchen am kleinen isolierten Schafpansen (Pouch) erhielt, schloß er, daß außer osmotischen, auch hydrostatische und hormonelle Einflüsse bei der Regulierung des Wasserfluxes wirksam sein können. Die Messungen ergaben keine oder nur eine geringe Resorption von Wasser aus dem Pouch in einem Bereich zwischen 265 und 325 mosmol pro Liter. Er schloß daraus auf eine "recht sinnvolle osmotische Pufferzone", innerhalb der die Osmolarität des Panseninhaltes variieren kann, ohne daß Wasser durch die Pansenwand aus dem Körper zufließt bzw. aus dem Pansen abfließt. Als Erklärung für dieses Phänomen stellte v. ENGELHARDT (1969a) ein Modell vor, in dem es abgegrenzte osmotische Gradienten innerhalb der Pansenschleimhaut gibt und somit ein Nettoflüssigkeitsfluß bis zu einem osmotischen Gradienten von  $\pm 30$  mosmol pro Liter (Pansen/Blut) verhindert wird.

Für ein 39 kg schweres Schaf gaben WARNER und STACY (1968b) eine isoosmotische Wasserresorptionsrate von 0,05 Liter pro Stunde durch das Pansenepithel des "resting rumen" an. Nach einer Wasseraufnahme stieg die Resorptionsrate für einige Stunden auf 0,2 Liter pro Stunde, während sie nach dem Füttern abfiel. Unter der Prämisse der perfekten Sphäre erfolgte für diese und alle folgenden Werte die Umrechnung der aufgeführten Resorptionsraten für das gesamte Organ in die Resorptionsrate  $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  (Errechnet nach der Formel:  $O_K = r^2 \cdot 4\pi$  mit  $O_K$  = Oberfläche der Kugel und  $r$  = Radius der Kugel ( $r$  = dritte Wurzel aus  $V \cdot (1,33\pi)^{-1}$  mit  $V$  = Volumen der Kugel) (ATHEN und BRUHN, 1988). Unter isoosmotischen Verhältnissen entsprach dieses einer Resorption von etwa  $0,7 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  und einer Resorption von etwa  $2 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  bei einem osmotischen Gradienten von  $\Delta\pi = 100$  ( $\Delta\pi$  = Plasmaosmolalität - osmotischer Druck des Panseninhaltes).

In ihrer Veröffentlichung beschrieben WILLES et al. (1970) in fünf Messungen einen Nettowasserflux von 5,1 bis 13,4 ml pro Minute nach dem Füttern. Aufgrund ihrer Untersuchungen vermuteten sie, daß die Nettoresorption nicht nur durch den osmotischen Gradienten geregelt ist, sondern daß die Durchblutungsrate des

Pansens, die Metabolitenabsorption und der pH-Wert des Panseninhaltes einen bedeutenden Einfluß haben.

Bei 270 mosmol pro Liter stellten v. ENGELHARDT und SALLMANN (1972) bei einem Guanako eine Resorption von durchschnittlich 200 ml pro Stunde fest. Erst bei Werten über 370 mosmol pro Liter wurde ein Nettoinflux beobachtet. Hieraus errechneten sie eine lineare Funktion:  $y = 774,54 - 2,13 \cdot x$  (Korrelationskoeffizient  $r = - 0,59$ ). Bei hypo- und isotoner Salzlösung fanden sie eine enge Relation zwischen Wasserresorption und Natriumclearance, die Regressionsgerade verläuft nahezu durch den Nullpunkt. Bei hypertoner Salzlösung war der Nettowasserfluss wesentlich geringer, als aus der Natriumclearance zu erwarten war. Auch zwischen der Wasserresorption und der Clearance der flüchtigen Fettsäuren fanden sie eine gesicherte Abhängigkeit.

Bei Versuchen mit Schafen, die eine Ösophagusfistel hatten und künstlichen Speichel bekannter Menge und Zusammensetzung erhielten, stellten WARNER und STACY (1972) eine Resorptionsrate des Pansens fest, die sich bei Werten von 180 - 550 mosmol pro Kilogramm für den Panseninhalt als lineare Funktion des osmotischen Druckes darstellt. Die Gleichung lautet:  $y = - 0,001206 \cdot x + 0,404$  ( $y =$  Nettowasserfluss [ $l \cdot h^{-1}$ ] und  $x =$  osmotischer Druck [ $mosmol \cdot kg^{-1}$ ]), Korrelationskoeffizient  $r = - 0,90$ . Der Punkt an dem keine Nettoresorption stattfindet liegt bei 335 mosmol pro Kilogramm.

HARRISON et al. (1975) fanden bei der Infusion von 12 Litern Wasser pro Tag in den Pansen eines Schafes eine Resorption von 10,77 Liter pro Tag, beziehungsweise 0,450 Liter pro Stunde. Dies entspricht einer isoosmotischen Wasserresorptionsrate von  $5,64 \mu l \cdot cm^{-2} \cdot min^{-1}$ . Bei weiteren Tieren erhielten sie vergleichbare Werte von 8,34; 10,25 und 10,09 Liter pro Tag. Der osmotische Druck im Pansen liegt etwa bei 300 mosmol pro Kilogramm.

In vivo untersuchten DOBSON et al. (1976 a) die Wasserresorption bei Kühen. Aus dem Panseninhalt (70 l) werden  $2 ml \cdot min^{-1}$  im isoosmotischen Bereich aufgenommen. Dies entspricht einer Resorption von  $0,24 \mu l \cdot cm^{-2} \cdot min^{-1}$  für  $\Delta\pi = 0$ ; bei

einem  $\Delta\pi = 100$  werden  $2,53 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  resorbiert. Eine Sekretion von  $1,63 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  beobachteten sie bei  $\Delta\pi = -100$ . Für den hypertonen Teil ihrer Daten geben sie folgende lineare Funktion an:  $y = 0,134 \cdot x \pm 0,014$  (S.E.M.). Bei ihren Untersuchungen erwies sich der mucosale Blutfluß als ein limitierender Faktor für die Resorption von Wasser. Lag die Pansenosmolalität 13 mosmol pro Kilogramm über dem Plasma so war keine Nettowasserbewegung vorhanden. Die Versuche wurden mit Cr-EDTA durchgeführt. DOBSON et al. (1976b) stellten fest, daß es bei einem hypertonen Panseninhalt (30 - 40 mosmol pro Kilogramm über dem Plasmawert) zu einer vermehrten Resorption von Cr-EDTA kommt und dieses zu einer Falschaussage über die Wasserbewegung im Pansen führt.

In ihrer Veröffentlichung von 1985 gaben FAICHNEY und BOSTON einen bidirektionalen Wasserfluß zwischen Pansenflüssigkeit und Plasmawasser von durchschnittlich 3,2 Litern pro Stunde an. Die Nettobewegung aus dem Pansen zum Plasma betrug durchschnittlich 200 ml pro Stunde. Der Versuch wurde an fistulierten Schafen mit Tritiumwasser durchgeführt.

MARTENS (1985) beobachtete nach der Gabe von drei Litern einer hypotonen Lösung ( $240 \pm 7,4 \text{ mosmol} \cdot \text{l}^{-1}$ ) in den Pansen eine Resorption von  $95 \pm 26 \text{ ml}$  pro Stunde. Nach Gabe einer hypertonen Lösung ( $367 \pm 11,4 \text{ mosmol} \cdot \text{l}^{-1}$ ) strömten  $225 \pm 53 \text{ ml}$  pro Stunde in den Pansen ein. Die Untersuchungen erfolgten am temporär isolierten und gewaschenen Pansen von Schafen. Auch GÄBEL et al. (1987) fanden bei einer Osmolarität von 422 mosmol pro Liter einen Nettowasserfluß in den Pansen.

DAHLBORN und HOLTENIUS (1990a) untersuchten das Rehydrationsverhalten bei Schafen. Nachdem die Tiere 48 Stunden dehydriert wurden, nahmen sie innerhalb kürzester Zeit bis zu zehn Liter Wasser auf. Über die Verwendung eines Markers (Cobalt-EDTA) errechneten sie eine Wasserresorption aus dem Pansen von durchschnittlich zwei Litern in 20 Minuten ( $100 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$ ). Hieraus ergibt sich eine Rate von  $33,8 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  für  $\Delta\pi = 100$ . Eine weitere Arbeit aus dem selben Jahr (HOLTENIUS und DAHLBORN, 1990b) beschreibt die Unterschiede im Resorptionsvolumen des Pansens von Schafen im Hungerzustand gegenüber den normal gefütterten Kontrolltieren. Die hungernden sowie die gefütterten Schafe



erhielten den Panseninhalt von gefütterten oder hungernden Schafen. Nach 40 Minuten wurden über eine Fistel drei Liter einer isotonen NaCl-Lösung in den Pansen gegeben. Regelmäßig gefütterte und mit Panseninhalt von gefütterten Schafen versehene Schafe resorbierten 0,5 Liter innerhalb von 30 Minuten nach Gabe der NaCl-Lösung. Hingegen resorbierten sowohl die hungernden als auch die gefütterten Schafe keine signifikante Wassermenge innerhalb von 30 Minuten, wenn sie vorher den Panseninhalt der hungernden Schafe erhalten hatten. Diese Beobachtungen ließ sie zu dem Schluß kommen, daß die Veränderung der Zusammensetzung des Panseninhaltes, die im Verlaufe der Hungerperiode erfolgt, die Absorption von Wasser und Natrium nach der Gabe der Salzlösung verschlechtert. Weiterhin betrachten sie die verringerte Wasseraufnahme als Folge der verminderten Natriumaufnahme und nicht als unveränderte Wasserpermeabilität des Pansenepithels.

Am temporären isolierten Kuhpansen untersuchten TABARU et al. (1990) die Resorption unterschiedlicher Stoffe bei verschiedenen osmotischen Drücken. Für die Wasserresorption errechneten sie aus ihren Daten die Gleichung  $y = -0,18x + 63,53$  (Korrelationskoeffizient  $r = -0,98$ ). Dabei gilt  $y =$  Nettowasserflux [% pro drei Stunden] und  $x =$  Osmolarität der Lösung [ $\text{mosmol}\cdot\text{l}^{-1}$ ]. Im isoosmotischen Bereich maßen sie eine Resorption von etwa 0,82 Liter pro Stunde sowie etwa 2,7 Liter pro Stunde bei  $\Delta\pi = 100$  und etwa 4,76 Liter pro Stunde bei  $\Delta\pi = 200$ . Eine Sekretion von 2,65 Liter pro Stunde ergibt sich bei einem  $\Delta\pi$  von -200. Der „Nullwert“ für den Nettowassertransport liegt bei 353 mosmol pro Liter und etwa 50 mosmol pro Liter über dem Wert des Plasmas. Von einem sehr ähnlichen Ergebnis berichteten auch DOBSON et al. (1970). Für die untersuchten Kühe lag der Nullwert 51 mosmol pro Kilogramm über der Osmolalität des Plasmas.

1994 beobachteten HOSSAINI-HILALI et al., daß es bei der Black Moroccan Goat nach 48-stündiger Dehydratation und anschließender Wassergabe zu einer schnellen Resorption aus dem Pansen kommt. Die Menge wurde nicht näher quantifiziert. Die Ergebnisse ihrer Versuche zeigen, daß die Plasmaosmolarität, die Plasmanatrium- und die Plasmaproteinkonzentrationen zwei bis drei Stunden nach der Tränke wieder die Kontrollwerte erreichten.

In ihren In vivo Arbeiten am Pansen der Schafe fanden LÓPEZ et al. (1994) eine positive lineare Beziehung zwischen Wasserresorption und osmotischem Druck im Pansen. Sie errechneten aus ihren Daten die Gleichung  $W = 395 - 1,16 \cdot OP$  (Korrelationskoeffizient  $r = 0,98$ ). Dabei gilt  $W =$  Wasserresorptionsrate [ $\text{ml} \cdot \text{h}^{-1}$ ] und  $OP =$  osmotischer Druck [ $\text{mosmol} \cdot \text{kg}^{-1}$ ]. Aus dieser Gleichung ergibt sich eine isoosmotische Wasserresorption von 47 ml pro Stunde, respektive  $0,65 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ . Bei einem Wert von  $\Delta\pi = -100$  werden 69 ml pro Stunde oder  $0,947 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  sezerniert. Der Nullwert für die Nettowasserresorption wurde von ihnen mit 341 mosmol pro Kilogramm angegeben.

Eine negative lineare Beziehung zwischen der Wasserresorption ( $y$ , [ml pro Stunde]) und dem osmotischen Druck des Panseninhaltes von Schafen ( $x$ , [ $\text{mosmol} \cdot \text{kg}^{-1}$ ]) errechneten ZHAO et al. (1995). Sie stellten folgende Funktionsgleichung auf:  $y = 394 - 1,22 x$  (Korrelationskoeffizient  $r = 0,91$ ). Bei ihren in vivo Untersuchungen benutzten sie Lösungen mit einem osmotischen Druck zwischen 149 und 338 mosmol pro Kilogramm. Unter isoosmotischen Bedingungen errechnet sich eine Wasserresorption von 28 ml pro Stunde für das gesamte Organ, dieses entspricht  $0,52 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ . Für  $\Delta\pi = 100$  ergaben sich 150 ml pro Stunde für das gesamte Organ oder  $2,17 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ . Für  $\Delta\pi = -100$  errechnet sich eine Sekretion von 94 ml pro Stunde für das gesamte Organ oder  $1,76 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ . Der Nullwert für den Nettowassertransport wurde mit 323 mosmol pro Kilogramm extrapoliert.

UNNA (1997) untersuchte hydrierte und dehydrierte Beduinenziegen und erhielt signifikant geringere Werte für die Wasserresorption bei dehydrierten Tieren als in der Kontrolle erreicht wurden. Eine Ausnahme bildete der isoosmotische Zustand, in dem die Resorption bei beiden Gruppen annähernd gleich war ( $0,047$  und  $0,064 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  unter Kontroll-, respektive Dehydratationsbedingungen). Für hydrierte Tiere errechnete er eine lineare Funktionsgleichung:  $y = 2,68 \cdot 10^{-3} x + 0,045$  (Korrelationskoeffizient  $r = 0,99$ ). Für dehydrierte Tiere ergab sich folgende lineare Funktionsgleichung:  $y = 1,65 \cdot 10^{-3} x + 0,057$  (Korrelationskoeffizient  $r = 0,99$ ). Dabei gilt  $y =$  Wasserflux [ $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ] und  $x =$  osmotischer Gradient [ $\text{mosmol} \cdot \text{kg}^{-1}$ ].

### 2.3.2. Die Diffusion des Wassers durch das Epithel des Blättermagens

Von einer Wasserresorption aus dem Blättermagen berichtete AGGAZOTTI (1910). In den ligierten Blättermagen gab er Wasser mit Methylenblau, nach 3,5 Stunden entnahm er die noch verbliebene Flüssigkeit. Er erhielt eine Resorptionsrate von 40 - 50 %.

Am Blättermagen von Schafen und Ziegen beobachteten HAUFFE und v. ENGELHARDT (1975) eine isoosmotische Wasserresorption von  $29,5 \pm 22,6$  ml pro Stunde für das gesamte Organ. Dies entspricht  $0,2 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ .

EDRISE et al. (1986) untersuchten bei vier jungen ruminierenden Bullenklälber (vier bis fünf Monate alt) den Wasserfluß in den Blättermagen und die Resorption des Wassers aus dem Blättermagen. Die Tiere erhielten einmal eine rauhfutterreiche Ration mit und ohne Magnesium und einmal eine konzentratreiche Ration mit und ohne Magnesium. Die rauhfutterreiche Ration hat über die erhöhte Speichelproduktion einen indirekten Einfluß auf die Wasserresorption aus dem Blättermagen. Eine konzentratreiche Ration vermindert die Speichelproduktion und wirkt somit ebenfalls einen indirekten Einfluß auf die Wasserresorption im Blättermagen. EDRISE et al. (1986) erhielten bei ihren Versuchen eine Wasserresorption von durchschnittlich 43 % des in den Blättermagen einfließenden Wassers. Für die Wasserresorption im Blättermagen ergab sich folgende Regressionsgerade:  $y = 0,758 \cdot x - 7,38$  ( $y =$  Wasserresorption [l/d] und  $x =$  Wasserflußrate in den Blättermagen [l/d]). Die resorbierte Wassermenge lag zwischen 9,4 und 12 Litern pro Tag.

UNNA (1997) stellte im isoosmotischen Bereich am Blättermagen dehydrierter Beduinen- und Zannenziegen eine Resorptionsrate von  $0,110 \mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  fest. Aus einer Verdoppelung des osmotischen Gradienten resultiert wiederum eine annähernde Verdoppelung der Wasserresorptionsrate. Aus der Resorptionsrate für den Blättermagen der dehydrierten Beduinenziegen ergibt sich die Gleichung:  $y = 1,62 \cdot 10^{-3} x + 0,088$  (Korrelationskoeffizient  $r = 0,97$ ). Dabei gilt  $y =$  Wasserflux [ $\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ] und  $x =$  osmotischer Gradient [ $\text{mosmol} \cdot \text{kg}^{-1}$ ].

### 2.3.3. Die Diffusion des Wassers durch das Epithel des Labmagens

Am Labmagen konnte AGGAZZOTTI (1910) nur eine schwache Resorption von 0,6 % ausmachen. UNNA (1997) beobachtete am Labmagen unter isoosmotischen Bedingungen keine meßbaren Fluxe. Bei einem osmotischen Gradienten von  $\Delta\pi = 100 \text{ mosmol} \cdot \text{kg}^{-1}$  tritt eine geringgradige und bei einem osmotischen Gradienten von  $\Delta\pi = 200 \text{ mosmol} \cdot \text{kg}^{-1}$  eine mäßige Resorption auf. Diese Beobachtungen treffen sowohl für die Beduinenziege als auch für die Zannenziege in der Dehydratation zu. Für den Labmagen der dehydrierten Beduinenziegen erhält er folgende Regressionsgerade:  $y = 3,45 \cdot 10^{-4} x - 4,16 \cdot 10^{-3}$  (Korrelationskoeffizient  $r = 0,98$ ) Dabei gilt  $y = \text{Wasserflux} [\mu\text{l} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}]$  und  $x = \text{osmotischer Gradient} [\text{mosmol} \cdot \text{kg}^{-1}]$ .





Tabelle 2: Wasserfluxraten durch das Blättermagenepithel

Autoren	$\Delta\pi = 0$ [l · h <sup>-1</sup> ]	$\Delta\pi = 0$ [μl · cm <sup>-2</sup> · min <sup>-1</sup> ]	$\Delta\pi = 100$ [μl · cm <sup>-2</sup> · min <sup>-1</sup> ]	Regressions- gerade	Tierart
OYAERT und BOUCKAERT (1961)	0,008 bzw. 0,028				Schaf
BUENO (1972)	0,039				Schaf
HAUFFE und v. ENGELHARDT (1975)	0,029	0,2			Schaf und Ziege
EDRISE et al. (1986)	0,5 0,458				(HR) (HC)
UNNA (1997)	0,008	0,11 ± 0,054	0,207 ± 0,026	y = 0,0016 x + 0,0882	Beduin enziege (BB) dehy.

(HR)

Kalb mit rauhfutterreicher Ration

(HC)

Kalb mit konzentratreicher Ration

 $\Delta\pi$  = osmotischer Gradient [mosmol · kg<sup>-1</sup>] unter Versuchsbedingungen

Regressionsgerade:

$$y = a x + b$$

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

a = Steigung der Regressionsgeraden

x = jeweiliger osmotischer Gradient

b = y - Achsenabschnitt (Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der y - Achse)

**Tabelle 3: Wasserfluxraten durch das Labmageneipithel**

Autoren	$\Delta\pi = 0$ [l · h <sup>-1</sup> ]	$\Delta\pi = 0$ [μl · cm <sup>-2</sup> · min <sup>-1</sup> ]	$\Delta\pi = 100$ [μl · cm <sup>-2</sup> · min <sup>-1</sup> ]	Regressions- gerade	Tierart
UNNA (1997)		0,0 ± 0,0	0,022 ± 0,014	y = 0,0003 x - 0,0048	BB Ziege dehy.
UNNA (1997)			0,007 ± 0,006		BB Ziege dehy. Mannit

$\Delta\pi$  = osmotischer Gradient [mosmol · kg<sup>-1</sup>] unter Versuchsbedingungen

Regressionsgerade:

$$y = a x + b$$

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

a = Steigung der Regressionsgeraden

x = jeweiliger osmotischer Gradient

b = y - Achsenabschnitt (Schnittpunkt der  
Regressionsgeraden mit der y - Achse)

**Tabelle 4: Osmolaritätswerte für das Pansenepithel, bei denen der Wassertransport mit null angegeben wird**

Autoren	[mosmol·l <sup>-1</sup> ] oder [mosmol · kg <sup>-1</sup> ]	Tierart
v. ENGELHARDT (1969a)	265 -325	Ziege
DOBSON und SELLERS (1970)	Plasmawert + 51	Rind
WARNER und STACY (1972)	335	Schaf
TABARU (1990)	353	Kuh
LÓPEZ (1994)	341	Schaf
ZHAO (1995)	323	Schaf
UNNA (1997)	317	Beduinenziege



## **2.4. Wassertransport durch Kanäle (Aquaporine)**

### **2.4.1. Einleitung**

Seit über einem Jahrhundert werden die Mechanismen des Wassertransportes in biologischen Membranen erforscht. Die Wasserpermeabilität wurde als einfache Diffusion durch die Lipid-Doppelmembran betrachtet. Jedoch zeigten spezielle Membranen eine höhere Permeabilität als unter der Annahme einer Diffusion möglich ist. Dieses wurde mit der Existenz von spezifischen Wasserkanalproteinen erklärt. Erst seit relativ kurzer Zeit gilt es als gesichert, daß es in den biologischen Membranen ein spezifisches Protein für den Wassertransport gibt. Es wird als "Aquaporus" oder "Wasserkanal " bezeichnet. Die molekulare Struktur wurde erst in den letzten fünf Jahren erforscht. Es wurde eine ganze Familie dieser Aquaporine entdeckt, die in vielen Säugetiergeweben nachweisbar sind. Das Vormagenepithel der Wiederkäuer wurde allerdings noch nicht untersucht.

### **2.4.2. Die Entdeckung der Aquaporine**

In früheren Arbeiten über den erleichterten Durchtritt von Wassermolekülen durch biologische Membranen wurden Erythrozyten, Nierentubuli und die Urinblasen von Amphibien untersucht (MACEY, 1984; MEYER und VERKMANN, 1987; VERKMANN, 1989). In diesen Versuchen konnte nicht geklärt werden, ob es sich um spezifische oder unspezifische Kanäle für den Durchtritt von Wasser handelt. Einen wichtigen Hinweis auf das Vorhandensein von spezifischen Wasserkanälen lieferten die Arbeiten von ZHANG et al. (1990) und ZHANG und VERKMAN (1991). Sie wiesen nach, daß die Wasserpermeabilität in Xenopusoozyten ansteigt, wenn diese heterologe mRNA aus Nieren, Retikulozyten oder Amphibienblasen expremierten. Einen weiteren Beweis lieferten VAN HOEK et al. (1991 und 1992) mit dem Nachweis eines 30 Kilodalton (kDa) schweren Wasserkanales in Erythrozyten und den Membranen der proximalen Nierentubuli. PRESTON und AGRE klonierten 1991 die cDNA des humanen "Channel-Integral Protein" (CHIP28) mit Hilfe der Polymerasekettenreaktion (PCR). Dieses Protein hat ein Gewicht von 28 kDa.

Desweiteren demonstrierten PRESTON et al. (1992) eine Erhöhung der Wasserpermeabilität in *Xenopus*oozyten, die CHIP28 exprimierten.

### 2.4.3. Die Aquaporinefamilie der Säugetiere

Bei den Säugetieren (Mensch, Ratte und Maus) wurden bis jetzt zehn Aquaporinproteine gefunden. Sie werden alle in der MIP-Familie (Major intrinsic protein) zusammengefaßt. Die MIP-Familie erhielt ihren Namen nach dem zu erst identifizierten Mitglied, dem MIP26 aus der Linse des Auges. Bei den anderen Mitgliedern handelt es sich um die Aquaporine CHIP28, WCH-CD, GLIP, MICW, AQP-5, WCH-3, AQP-7, AQP-8 und AQP-9. Die Funktion der Proteine in den Zellmembranen ist noch nicht in allen Fällen bekannt. AGRE et al. (1993) vermuten für alle eine Kanalfunktion.

Die Aquaporine sind aufgrund von Homologien in den Aminosäuresequenzen sowie aufgrund der Art ihrer Einlagerung in der Zellmembran und ihrer Funktion in zwei Unterfamilien einzuteilen (SASAKI et al., 1998). Die erste Unterfamilie (aqp) hat als Prototyp den Wasserkanal aqp-Z (CALAMITA et al., 1995), der aus *E. coli* isoliert wurde. Alle Aquaporine der Säugetiere, mit Ausnahme der Aquaporine AQP-3, AQP-7 und AQP-9, gehören ihr an (ISHIBASHI et al., 1998; SASAKI et al., 1998). Die andere Unterfamilie (glp) hat als Prototyp das Glycerol Intrinsic Protein (GLIP), welches ebenso aus *E. coli* isoliert wurde. Von den Aquaporinen der Säugetiere gehören ihr die Aquaporine AQP-3, AQP-7 und AQP-9 an (ISHIBASHI et al., 1998; SASAKI et al., 1998). Diese Unterfamilie ist gegenüber der aqp-Unterfamilie relativ klein.

Das 26 kDa schwere "major intrinsic protein" (MIP26 / AQP-0), welches nur in der Linse vorkommt (ZAMPIGHI et al., 1989; HAMANN et al., 1998), hat dort die Funktion eines Wasserkanals (MULDERS et al., 1995; ZAMPIGHI et al., 1995). Eine Mutation im Gen des AQP-0 bei Mäusen unterstützt den kongenitalen Katarakt (SHIELS und BASSNETT; 1996). Zu diesem Protein existieren homologe Proteine in Amphibien, Pflanzen, *E. coli*, Hefen und *Drosophila* (REIZER et al., 1993).

Die Wassertransportfunktion des in vielen Epithelien von Niere, Auge, Lungen, Plexus choroideus, Gallengängen, roten Blutzellen und nichtfenestrierten Kapillarendothelien weitverbreiteten CHIP28, auch Aquaporin-1 (AQP-1) genannt, gilt als sicher nachgewiesen (PRESTON et al., 1992; VAN HOEK und VERKMAN, 1992; ZEIDEL et al., 1992; ZHANG et al., 1993; MA et al., 1994a). Der Transport des Wassers durch den Kanal erfolgt aufgrund eines osmotischen Gradienten. Mit Hilfe des CHIP28 erreicht die Zelle das osmotische Äquilibrium bis zu fünfzigmal schneller (AGRE et al., 1993).

Ein vasopressinabhängiger Einbaumechanismus in die apikale Membran des Sammelrohres der Niere wurde für den WCH-CD (Water Channel Collecting Duct / AQP-CD / AQP-2), nachgewiesen (DIGIOVANNI et al., 1994; NIELSEN et al., 1995; SABOLIC' et al., 1995). Es wurden auch Vesikel im Zellplasma unterhalb der Zellmembran nachgewiesen. NIELSEN et al. (1995) und auch YAMAMOTO et al. (1995) konnten eine Exocytose des WCH-CD in die apikale Membran demonstrieren. Sie stellten nach einer Vasopressin-Gabe eine Zunahme der Anzahl der Kanäle um das fünf- bis sechsfache in der Membran fest. Der WCH-CD wird nur in der Niere exprimiert und wird durch den Hydrationszustand reguliert (MA et al., 1994a). Beim Menschen führt eine Mutation des Gens, welches für das AQP-2 Protein kodiert, zu der angeborenen Erkrankung des Diabetes insipidus renalis (DEEN et al., 1994).

Ein weiterer Vertreter dieser Familie ist der Kanal AQP-3. Dieser Kanal ist weit verbreitet, jedoch ist seine Transportfunktion für Wasser umstritten. Die Transportfunktionen für Harnstoff (ISHIBASHI et al., 1994; ECHEVARRIA et al., 1996) und für Glucose (ECHEVARRIA et al., 1994; ISHIBASHI et al., 1994; MA et al., 1994b) sind nachgewiesen. Das Protein hat eine Übereinstimmung von 42% in der Aminosäuresequenz mit dem GLIP von E. coli. Zu den anderen Aquaporinen der Säuger zeigt es nur eine Homologie von circa 35 % (ISHIBASHI et al., 1994). Dieser Kanal ist in der basolateralen Zellmembran von Colon, Niere, Trachea, Harnblase, Haut und Sklera lokalisiert, selten in zytoplasmatischen Vesikeln.

HASEGAWA et al., (1994) entdeckten den ersten quecksilberunempfindlichen Wasserkanal in dieser Familie, den Mercurial-Insensitive Water Channel (MIWC /

AQP-4), der ausschließlich Wasser transportiert. Quecksilberunempfindlich bedeutet, daß dieser Kanaltyp nicht durch die Gabe von 0,3 mM Quecksilberchlorid in die Pufferlösung blockiert wird. Dieser Kanal wird in vielen Geweben ausgebildet. In der Niere, im Colon und in der Trachea ist er, zusammen mit dem AQP-3, in der basolateralen Membran lokalisiert. Desweiteren befindet er sich im Magen, in der Skelettmuskulatur, im Rückenmark, im Gehirn und in der Retina (ISHIBASHI et al., 1997b).

RAINA et al. (1995) wiesen in den sekretorischen Drüsen, einschließlich des Pankreas, der Speichel- und Tränendrüsen sowie im Auge und in den Lungen einen weiteren Wasserkanal nach: den AQP-5. Er befindet sich in den apikalen Zellmembranen dieser exokrinen Gewebe. Bei Amphibien, Insekten, Bakterien und Pflanzen gibt es homologe Kanalproteine zu AQP-5.

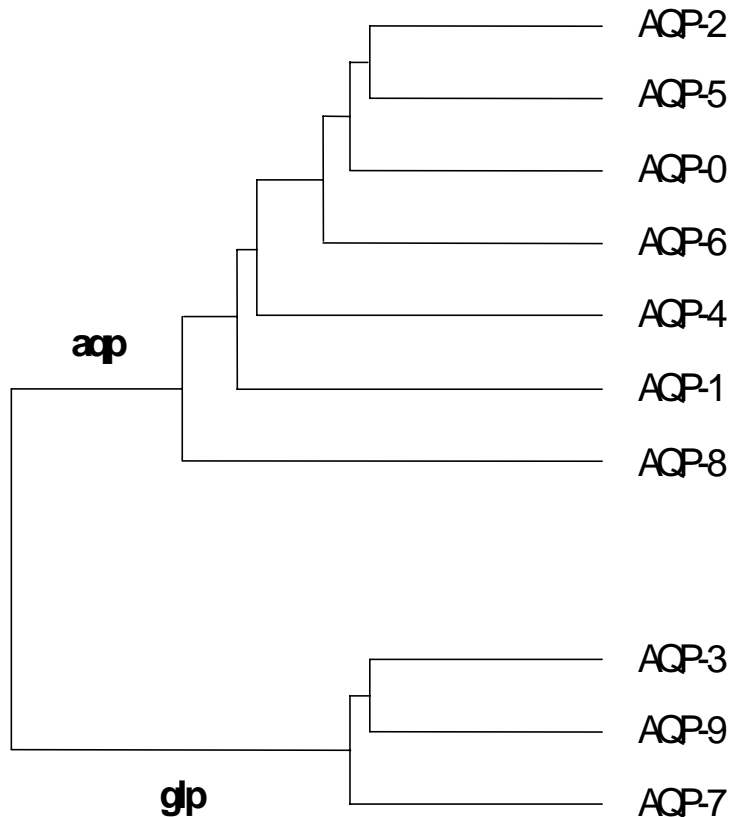
Ein weiterer, nur in der Niere vorkommender Wasserkanal (WCH-3 / AQP-6) hat eine Übereinstimmung in der Aminosäuresequenz von 55 % mit der des WCH-CD (AQP-2) (MA et al., 1993). Eine Transportfunktion für diesen Kanal ist nicht bekannt. Der Einbau in die Membran wird ebenfalls über den Hydratationszustand gesteuert. Beim Menschen wird dieser Kanal als hKID bezeichnet und weist eine 80-prozentige Übereinstimmung des Aminosäuremusters mit dem des WCH-3 der Ratte auf (MA et al., 1995). Die Genomstruktur ist bei den Aquaporinen 0 bis 6 gleich. Als einziges bildet der AQP-3 hier eine Ausnahme. Dieser Sachverhalt läßt darauf schließen, daß sie außer dem AQP-3 evolutionär sehr eng verwandt sind.

Aus dem Hoden von Ratten isolierten ISHIBASHI et al. (1997a) einen weiteren Kanal der MIP-Familie, den AQP-7. Die größte Homologie in der Aminosäuresequenz weist AQP-7 zu AQP-3 auf (48 %). Zu den anderen Aquaporinen besteht eine Homologie der Aminosäuresequenz von circa 30 %. Durch die Expression des Kanals in Xenopusoocyten konnte ein 26 kDa Protein nachgewiesen werden. Es erhöhte die Wasserpermeabilität der Oocyten um das Zehnfache und ist nicht durch Quecksilber zu hemmen. Zusätzlich wird über den Kanal noch Glucose und Harnstoff transportiert. Aus diesen Untersuchungen schließen ISHIBASHI et al. (1997a), daß AQP-3 und AQP-7 zu einer Unterfamilie (glp) gehören.

Durch eine in situ Hybridisierung gelang der Nachweis von AQP-7 in späten Spermatiden in den Ductuli seminiferi und in reifen Spermien. AQP-7 spielt möglicherweise eine wichtige Rolle bei der Spermienfunktion und bei der Cryokonservierung.

Ebenfalls aus dem Hoden von Ratten isolierten ISHIBASHI et al. (1997b) den Aquaporin (AQP-8). Die Aminosäuresequenz ist zu 39 % identisch mit der des pflanzlichen Wasserkanals AQP- $\gamma$ TIP. Die Homologie zu den Aquaporinen der Säugetiere beträgt ungefähr 35 % und weniger. Hieraus schließen ISHIBASHI et al. (1997b), daß es sich um ein allgemeines Mitglied der Aquaporinfamilie handelt. Nach der Expression des AQP-8 in Xenopusoocyten wird die osmotische Wasserpermeabilität um das 8,5-fache gesteigert. Ein Transport von Glycerol wurde nicht nachgewiesen. Jedoch ist der AQP-8 für Harnstoff permeabel (MA et al., 1997). Quecksilber blockiert diesen Kanal. Über die in situ Hybridisierung konnte der AQP-8 in allen Entwicklungsstufen der Spermatogenese nachgewiesen werden. Bei der Untersuchung anderer Gewebe auf AQP-8 mittels Northern Blot Analyse fanden ISHIBASHI et al. (1997b) nur noch eine matte Bande im Lebergewebe. MA et al. (1997) konnten mittels Southern Blot Analyse den AQP-8 noch in der Plazenta, im Colon, im Herz, im Pankreas, in den Lungen, in der Niere, in der Gl. submandibularis, im Zwerchfell, in der Milz, im Magen und im Gehirn nachweisen.

Ein neuer Wasserkanal (AQP-9) wurde von ISHIBASHI et al. (1998) entdeckt. Seine Homologie in der Aminosäuresequenz zu AQP-3 (48 %) und AQP-7 (45 %) zeigt seine Zugehörigkeit zu der glp-Unterfamilie der Aquaporine. Die Homologie zu den anderen Kanälen beträgt nur um die 30 %. Durch die Expression des Kanals in Xenopusoocyten wurde die osmotische Wasserpermeabilität um das Siebenfache stimuliert. Dieser Kanal ist durch Quecksilberchlorid blockierbar. Der AQP-9 transportiert Harnstoff, aber im Gegensatz zu AQP-3 und AQP-7 wird kein Glycerol transportiert. ISHIBASHI et al. (1998) fanden diesen Kanal vornehmlich in den peripheren Leukozyten und in geringen Mengen in der Leber, in den Lungen und in der Milz. Die Abbildung 1 stellt den phylogenetischen Stammbaum der zehn bekannten Säugetieraquaporine dar.



**Abb. 1: Phylogenetischer Stammbaum der zehn bekannten Säugetieraquaporine mit den zwei Unterfamilien aqp und glp. (ISIBASHI et al., 1998)**

#### **2.4.4. Beispiele für die Struktur und den Einbau der Aquaporine**

In der Zellmembran bildet das CHIP28-Protein ein homologes funktionstüchtiges Tetramer (VERBAVATZ et al., 1993). Das Tetramer hat einen Durchmesser von 8,5 nm. Die vier Untereinheiten (Monomere) bilden eine zentrale Vertiefung. Jedes Monomer hat eine Länge von 5 nm und einen Durchmesser von 3,2 nm (VERBAVATZ et al., 1993). VERKMAN et al. (1996) gehen davon aus, daß jedes einzelne Monomer als Wasserkanal dient und unabhängig von der Anwesenheit der

anderen drei Monomere funktioniert. Jedoch sind einzelne Monomere in intakten Zellmembranen noch nicht nachgewiesen worden.

Jedes Monomer besitzt sieben hydrophobe Regionen. In der Zellmembran bilden sich hieraus sechs transmembrane  $\alpha$ -Helices, die einen Wasserkanal formen (PRESTON und AGRE, 1991). Die Schleifen bilden eine antiparallele  $\beta$ -Faltblattstruktur. SKACH und VERKMAN (1995) beobachteten im endoplasmatischem Retikulum (ER) die Anlage von vier "membrane-spanning segments" für ein Monomer. Im Verlaufe der Reifung erhöht sich deren Anzahl auf sechs, ohne daß man eine Erklärung dafür hat.

Einen vasopressinabhängigen Einbau in die Zellmembran beobachteten KATSURA et al. (1995) für den WCH-CD (AQP-2). Außerdem wiesen sie voll funktionstüchtige Proteine im Golgi-Apparat und in der Plasmamembran nach. Die Mechanismen des Transportes sowie des Einbaus und des Entfernens aus der apikalen Plasmamembran nach Vasopressinstimulus sind noch nicht bekannt. Die hohe Wasserpermeabilität von CHIP28 wird jedoch nicht durch die Anwesenheit von Vasopressin beeinflusst.

## **2.5. Wassertransport über Cotransportproteine**

### **2.5.1. Einleitung**

Der Transport von Wasser durch die Zellmembran geschieht nicht nur über die Diffusion und die Aquaporine. Desweiteren ist ein sekundärer Transport zusammen mit Ionen gegeben. Hierbei helfen Transmembranproteine auch gegen den osmotischen Gradienten Wasser über die Zellmembran zu transportieren (ZEUTHEN und STEIN, 1994). Die Energie für diese Prozesse liefert die Hydrolyse von ATP. Gut erforscht für diesen Sekundärtransport ist der  $\text{Na}^+$ /Glucose-Cotransporter (hSGLT 1) beim Menschen (LOO et al., 1996; ZEUTHEN et al., 1997).

### **2.5.2. Der Cotransport am Beispiel des humanen Na<sup>+</sup>/Glucose-Cotransporters (hSGLT1)**

Unter hypotonen Bedingungen beobachteten LOO et al. (1996) bei *Xenopus*oocyten einen Wassereinstrom, einen sogenannten "downhill" Transport. Nach Subtraktion des osmotischen Anteils des Wasserinflux erhielten sie einen auf einem Cotransport mittels hSGLT1 beruhenden Rest.

Bei Untersuchungen des in *Xenopus*oocyten expremierten hSGLT1 wurde im isotonen Bereich (MEINILD et al., 1998) ein Substrat- und Wassertransport mit relativ erhöhter Osmolarität in der Zelle gemessen (Anstieg um 0,3 bis 0,5 mosmol pro Liter). Stoichiometrisch errechneten sie einen Transport von  $203 \pm 20$  Wassermolekülen, wenn das hSGLT1 zwei Na<sup>+</sup>-Ionen und ein Molekül Glucose transportiert. Einen echten "uphill" Transport des Wassers beobachteten sie, als das Kulturmedium durch die Zugabe von 10 mM Glucose hyperton gemacht wurde. Auch hier wurde wie bei LOO et al. (1996) die osmotische Komponente des Wassertransportes vom Gesamtinflux subtrahiert, so daß sie die Glucose-induzierte Transportmenge erhielten ( $219 \pm 23$  Wassermoleküle). Alle drei Transportvorgänge sind durch Phlorizin, dem spezifischen Inhibitor von hSGLT1 (HIRAYAMA et al., 1997), zu blockieren.

Die freie Energie, die in dem transmembranen Na<sup>+</sup>-Gradienten enthalten ist, wird von diesem Protein für den Transport von Wasser gegen einen osmotischen Gradienten genutzt. MEINILD et al. (1998) errechneten mit der Gibbs-Gleichung, daß es bei einem Membranpotential von -50 mV und einer extrazellulären Na<sup>+</sup>-Konzentration, die zehnfach höher ist als die intrazelluläre, trotzdem noch zu einem Wasserinflux kommt, obwohl es einen osmotischen Gradienten von 1700 mosmol pro Liter gibt. Daraus folgt, daß der Cotransport gegen einen physiologischen Gradienten im Körper möglich und unabhängig von diesem ist. Die Transportrate des hSGLT1 ist außerdem unabhängig von äußeren Einflüssen wie Na<sup>+</sup>-Konzentration, Glucosekonzentration, Temperatur und Membranpotential. Aus diesem gekoppelten Transport gegen einen osmotischen Gradienten ist ein sekundär aktiver Transport zu ersehen.



Der Na<sup>+</sup>/Glucose-Wasser-Cotransport findet in der apikalen Membran statt (MEINILD et al., 1998). Ein weiterer Cotransporter (K<sup>+</sup>- CL<sup>-</sup>- H<sub>2</sub>O) befindet sich in der serosalen Membran (ZEUTHEN, 1994). Die Rückresorption des Wassers aus dem Dünndarm (9 Liter pro Tag) und aus der Niere (180 Liter pro Tag) sind für den Körper lebenswichtig. Im menschlichen Dünndarm beläuft sich nach MEINILD et al. (1998) die Rückresorption über den Cotransport auf vier Liter pro Tag, wenn 1 M Glucose aufgenommen wird.

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

Schon sehr früh wurde die Frage des Wassertransportes durch die Pansenwand der Wiederkäuer in der Literatur kontrovers diskutiert (HERING, 1832; VINK, 1769; WILKENS, 1872). Die Untersuchungsergebnisse sind insgesamt sehr heterogen und zum Teil auch widersprüchlich. Bis auf die Arbeit von UNNA (1997) fanden alle Arbeiten unter in vivo Bedingungen statt. Aufgrund der damit verbundenen Schwierigkeiten und Fehlerquellen kamen die Autoren zum Teil zu widersprüchlichen Schlußfolgerungen. STACY und WARNER (1966) und v. ENGELHARDT (1963b) sprachen von einer sehr geringen Resorption. Hingegen berichteten schon im Jahre 1953 PARTHASARATHY und PHILLIPSON von einer Diffusion durch die Pansenwand je nach osmotischem Gradienten. In den neunziger Jahren erarbeiteten TABURA et al. (1990), LÓPEZ et al. (1994) und ZHAO et al. (1995) lineare Funktionen für die Wasserresorption aus dem Pansen mit einem Nettonullwert zwischen 323 bis 353 mosmol · kg<sup>-1</sup>.

Die vorliegenden Versuche sollen die in vitro Arbeiten von UNNA (1997) ergänzen. Angesichts der in vitro Bedingungen des Versuches können die Unsicherheitsfaktoren der in vivo Versuche ausgeschlossen werden. Diese sind die unvollständige Vermeidung des Speichereintrages, die ungleichmäßige Verteilung oder Resorption des Markers, der Abfluss in die anderen Vormägenabteile oder die ungenaue Schätzung der Pansenoberfläche. UNNA (1997) berücksichtigte in seinen Untersuchungen nur die realen physiologischen Bedingungen der Beduinenziegen,

isoosmotische und hypoosmotische Zustände im Pansen. Daher sollen nun vor allem die Wasserfluxbewegungen im hyperosmolaren Bereich gemessen werden.

Die Untersuchungen werden am Pansene­pithel von europäischen Schafen durchgeführt, die sich nicht an spezielle Klimabedingungen anpassen mußten und somit keine besonderen Schutzmechanismen besitzen. Untersucht werden dabei die Veränderungen der Absorption und Sekretion, die aufgrund der Fütterung von energiereichem Futter im Vormagenepithel der Wiederkäuer entstehen. Dabei wird in der vorliegenden Arbeit unterschieden zwischen Tieren, die nur Rohfutter (Heu) erhielten und Tieren, die eine energiereiche Ration (800 Gramm Kraftfutter pro Tag) erhielten.