II. Literaturübersicht

2.1 Anatomie

Der Blättermagen (Psalter, Omasum) ist der beim Schaf kleinste Abschnitt des Vormagensystems. Er liegt zwischen Haube (Reticulum) und Labmagen (Abomasum) und ist von drüsenloser kutaner Schleimhaut ausgekleidet, welche in Form von unterschiedlich großen mondsichelförmigen Schleimhautfalten die Psalterblätter (*Laminae omasi*) bilden (NICKEL, SCHUMMER und SEIFERLE, 1999). Sie ragen von Blättermagenwand und -dach entspringend in das Innere vor und formen somit einerseits die Räume zwischen den einzelnen Blättern (*Recessus interlaminares*) sowie den am Boden des Organs gelegenen *Canalis omasi*.

2.2 Absorptionsfunktion des Psalters

2.2.1 Epithelialer Transport

Epithelien erfüllen immer eine Barrierefunktion und ermöglichen darüber hinaus den transepithelialen Austausch von Stoffen (Transportfunktion) im Organismus, der sehr unterschiedlich ausfallen kann (Resorption oder Sekretion) und in vielen Fällen durch unterschiedliche Regulationsmechanismen beeinflusst wird.

Der transepitheliale Stofftransport kann prinzipiell in folgender Weise vollzogen werden: transzellulär oder parazellulär.

Der transzelluläre Transportweg erfordert die Passage durch die apikale und serosale Membran. Beide Barrieren wirken wie in Serie geschaltete Widerstände $(R_a + R_b)$, welche gemeinsam den Gesamtwiderstand der Zelle bilden (R_c) .

Der parazelluläre Weg wiederum setzt sich zusammen aus den "tight junctions" zwischen den Zellen sowie dem interzellulären Raum. Deren Widerstand wird als R_s bezeichnet ($R_s = R_{ti} + R_{ics}$).

Der transzelluläre (R_c) und parazelluläre (R_s) Widerstand bestimmen den Gesamtwiderstand des Gewebes, R_t . Dessen Wert gilt als Maßstab für die Charakterisierung des Epithels bezüglich seiner Durchlässigkeit. So besitzen "leaky" Epithelien (wie zum Beispiel proximaler Nierentubulus, Dünndarm) einen relativ geringen R_t von < 1000 $\Omega \cdot \text{cm}^2$, beziehungsweise eine parazelluläre Leitfähigkeit G_s , die mehr als 50% der Gewebeleitfähigkei (G_t) ausmacht (POWELL, 1981). Bei "tight" Epithelien sind die Verhältnisse entsprechend umgekehrt.

Die Gewebeleitfähigkeit (G_t) ist gleichbedeutend mit dem reziproken Wert des Gewebewiderstandes (R_t) .

Undichte Epithelien bewirken eine Änderung von R_t durch die Modifikation ihres R_s, welcher infolge von Veränderungen der Durchlässigkeit der "tight junctions" reguliert werden kann (ANDERSON und v. ITALLIE, 1995), wohingegen bei dichten Epithelien der zelluläre Widerstand entscheidenden Einfluss auf die Variabilität des Gewebewiderstandes nimmt (POWELL, 1981).

Bezüglich der Gliederung verschiedener Gewebe in Grade ihrer Durchlässigkeit existiert bei Epithelien des Gastrointestinaltraktes (GIT) eine weitere Einteilung: "moderately leaky" beziehungsweise "moderately tight".

Der Psalter wird hinsichtlich seines parazellulären Widerstandes als moderat dicht ("moderately tight") charakterisiert (SCHULTHEIß und MARTENS, 1999).

2.2.2 Stofftransport im Psalter

Der Blättermagen wurde bezüglich seiner Funktionalität zunächst lediglich als Kaumagen, Zerkleinerungs- und Zermalmungsapparat angesehen, ohne die Fähigkeit zur Sekretion beziehungsweise Resorption (ELLENBERGER, 1881). Die beobachtete Abnahme des Wassergehaltes der Ingesta erschien als unmittelbare Folge des Auspressens der Futtermassen durch Kontraktionen der Ringfaserschicht der Psalterwand sowie durch Druck von außen.

TRAUTMANN und SCHMITT sahen die "Haupttätigkeit" des Psalters zwar ebenfalls in seiner mechanischen Eigenschaft als "Zerreiber" resp. "Zermahler" des von der Haube zugeführten und dort bereits gut zerkleinerten Futters, hielten jedoch eine "lebhafte" Resorption von Wasser und in diesem gelösten Substanzen für durchaus denkbar (TRAUTMANN und SCHMITT, 1935).

FAVILLI erkannte in der makro- und mikroskopischen Struktur des Psalters die Fähigkeit zur Ausübung "aktiver weitläufiger Resorptionstätigkeit" durch mechanische Kompressionsbewegungen (FAVILLI, 1937).

Neben den Besonderheiten in der Anatomie des Blättermagens warf die unterschiedliche Beschaffenheit der Ingesta im Sinne einer Erhöhung des Trockensubstanzgehaltes im Psalter die Frage nach den Gründen für den reduzierten Wassergehalt im Innern dieses Vormagenabschnittes auf. Die Beobachtung, dass die Konzentration verschiedener anorganischer Ionen im Psalterinhalt höher war als im Inhalt der Pansenflüssigkeit (GARTON, 1951) sprach nach Meinung von GRAY, PILGRIM und WELLER gegen ein mechanisches Auspressen von Flüssigkeit und für eine Absorption von Wasser durch die Wand des Blättermagens. (GRAY, PILGRIM und WELLER, 1954)

Zuvor hatten BARCROFT, McANALLY und PHILLIPSON den Nachweis über die Absorption von Fettsäuren im Psalter erbracht. (BARCROFT, McANALLY und PHILLIPSON, 1944)

2.2.2.1 Natrium

Erste *in vivo* -Versuche wurden von OYAERT und BOUCKAERT (1961) am Psalter-epithel durchgeführt . Durch eine in den Labmagen eingesetzte starre Kanüle mit an den Blättermagenausgang fixiertem Trichter war es möglich, den mit PEG markierten Psalterausfluss aufzufangen. Sie ermittelten einen Zusammenhang zwischen Nettoaufnahme und Konzentration von Natrium im Psalter. BUENO et al. (1973) hielten ebenfalls eine Resorption von Natrium im Blättermagen für wahrscheinlich. Bei Versuchen an Schafen und Ziegen zeigten v. ENGELHARDT und HAUFFE (1975) durch operative Fixierung eines flexiblen Plastikschlauches am Psalterausgang sowie den Einsatz einer Labmagenkanüle, dass ca. 20-30% der aus

dem Pansen abfließenden Natriummenge (beziehungsweise 4,3 mM/h absolut) im Psalter resorbiert werden.

SKLAN und HURWITZ (1985) wie zuvor PFEFFER et al. (1966) stellten eine im Vergleich zu Pansen und Haube reduzierte Natriumkonzentration im Psalter fest.

YANG und THOMAS (1965) detektierten durch p.m. Versuche bei Kälbern, einen Zusammenhang zwischen Na⁺ - Resorption und dem Rohfasergehalt des Futtermittels. PFEFFER et al. (1966) untersuchten den Verdauungstrakt von Schafen nach Zufütterung von NaCl oder KCl auf das Verhalten der mineralischen Mengenelemente und schlossen eine Nettoresorption von Na⁺ an der Psalterwand nicht aus. EDRISE et al. (1986) ermittelten bei Rindern eine in Bezug auf die Zuflussmenge im Durchschnitt bis zu 50%ige Resorption von Natrium im Blättermagen (EDRISE, B.M., SMITH, R.H. und HEWITT, D. (1986)). Eine größere Resorptionsrate von Natrium bei Kälbern als bei kleinen Wiederkäuern beschrieben zuvor EDRISE und SMITH (1979).

In vitro -Ergebnisse von HARRISON et al. (1970) sowie HARRISON (1971) ergaben hohe unidirektionale Natriumtransportraten und eine hohe Nettoresorption von Natrium unter Kurzschlussbedingungen. Dieser Hinweis auf einen aktiven Transportmechanismus fand Bestätigung durch MARTENS und GÄBEL (1988). Sie führten den Nachweis über die Abhängigkeit des I_{sc} am Psalterepithel von Na⁺. Die insgesamt relativ geringen I_{sc} –Werte im Verhältnis zu den gemessenen Na⁺ - Fluxen konnten als Beweis für eine bedeutende elektroneutrale Komponente innerhalb des Transportes von Natrium interpretiert werden. Die Wirkung von Amilorid mukosal und Quabain serosal wiesen auf die Existenz von Na⁺/H⁺ -Austauscher an apikaler resp. Na⁺-K⁺-ATPase an basolateraler Epithelseite.

Zudem schlossen MARTENS und GÄBEL nach Ionenersatzversuchen auf eine indirekte Beziehung zwischen Natrium und Chloridtransport. Auch HCO₃⁻ verringerte die Na⁺ -Fluxe ohne Beeinflussung des Kurzschlussstromes (I_{sc}). Durch die fehlenden Effekte nach Applikation von Bumetanid mukosal konnte die Beteiligung eines apikalen Na⁺/CI⁻ - Cotransporters an der luminalen (mukosalen) Seite ausgeschlossen werden. (MARTENS und GÄBEL, 1988)

SCHULTHEIß (1995) konnte zudem nachweisen, dass bei mukosalem Entzug von Ca⁺⁺ und Mg⁺⁺ der elektrogene Natriumtransport von mukosal nach serosal gesteigert wurde, ohne Einfluss auf den elektroneutralen Na⁺ - Transport zu nehmen.

Der Entzug von Mg⁺⁺ und Ca⁺⁺ aus der luminalen Pufferlösung bewirkte zudem einen Selektivitätsverlust des Na⁺ - Kanals. (SCHULTHEIß, 1995)

2.2.2.2 Magnesium

PFEFFER et al. (1966) entdeckten in p.m. -Versuchen, dass die Konzentration von Magnesium im Psalter doppelt so hoch war wie im Pansen. Demgegenüber ermittelten SKLAN und HURWITZ (1985) eine Resorption von Magnesium im Blättermagen und kommen damit zu dem gleichen Ergebnis wie zuvor EDRISE und SMITH (1979), deren *in vivo* -Untersuchungen bei Rindern ebenfalls eine Resorption von Magnesium ergaben. HARRISON (1971) verweist auf die Fähigkeit des Blättermagens, Magnesium (unter *in vitro* -Bedingungen) zu resorbieren. TOMAS und POTTER (1976) erkannten allerdings in dem Reticulorumen mittels Magnesiuminfusionen den Hauptresorptionsort für Magnesium beim Schaf.

2.2.2.3 Phosphat

Nach Untersuchungen von v. ENGELHARDT und HAUFFE (1975) ist die Menge an Phosphat, welches im Psalter resorbiert wird, nur sehr gering und wird mit weniger als 0,5 mM/h angegeben. Ebenso DUBBERKE (1988) wie auch HÖLLER et al. (1988) halten als Ergebnis ihrer *in vitro* -Versuche eine nur geringe Nettoresorption von Phosphat in diesem Vormagenabschnitt für wahrscheinlich.

2.2.2.4 Calcium

Der von PFEFFER et al. (1966) aus p.m. Experimenten resultierende und gegenüber dem Pansen deutlich höhere Ca⁺⁺ - Gehalt (bis zu 50%) wurde mit der Phasentrennung im Psalter erklärt. Auch SKLAN und HURWITZ (1985) konnten, ebenso wie PFEFFER et al. anhand von p.m. -Versuchen, keine Nettoresorption von Calcium im

Blättermagen ausmachen. *In vitro* -Versuche hingegen bewiesen, dass ein Transport von Ca⁺⁺ auch im Psalter stattfindet. HÖLLER et al. (1988) ermittelten eine geringe Nettoresorption, welche jedoch als zu klein angesehen wurde, um unter *in vivo* - Bedingungen eine bedeutende Rolle einnehmen zu können. DUBBERKE (1988) hielt den unter *in vitro* -Bedingungen ermittelten aktiven Calcium – Transport von mukosal nach serosal aufgrund fehlender Messdaten anderer passiver Ionenbewegungen nicht für ausreichend, um eine gesicherte Aussage über die Richtung der Calciumnettobewegungen *in vivo* ableiten zu können.

Die Existenz eines Na⁺/Ca⁺⁺ -Austauschers an der basolateralen Membran wurde zudem von SCHULTHEIß (1995) vermutet.

Obwohl der Dünndarm als hauptsächlicher Resorptionsort für Calcium (und Phosphat) bei Wiederkäuern gilt, so wird doch von vielen Autoren prinzipiell ein Transport von Ca⁺⁺ durch die Wand des Vormagensystems und auch des Labmagens in *beide* Richtungen für wahrscheinlich gehalten (BREVES et al. 1995).

2.2.2.5 SCFA

Nach MURRAY et al. werden von den im Vormagensystem gebildeten SCFA 87,5% im Pansen resorbiert und ungefähr die Hälfte des übrigen Anteiles entfallen auf den Psalter (MURRAY et al. ,1962). Eine Resorption von SCFA wird auch von anderen Autoren bestätigt (BUENO et al. ,1973; McSWEENEY, 1986).

v. ENGELHARDT und HAUFFE (1975) kamen durch *in vivo* -Versuche für den Blättermagen sogar auf einen Resorptionsleistung von 10% der Gesamtproduktion gegenüber 85% im Pansen. Dies entspräche einer Resorptionsrate von ca. 50% des FFS - Zuflusses. Die Eigenbildung von FFS im Psalter wurde allerdings nicht berücksichtigt. Dennoch wäre die FFS - Resorption im Blättermagen, mit Ausnahme von Bicarbonat, umfangreicher als alle anderen Substanzen. BADAWY et al. ermittelten an Untersuchungen des Verdauungstraktes getöteter Schafe eine kontinuierliche Abnahme der Konzentration von FFS sowohl innerhalb des Psalters als auch während der Passage von Netzmagen zu Blättermagen und errechneten eine Resorption von bis zu 77% des Psalterzuflusses. (A. M BADAWY, R. M.

CAMPBELL, D. P. CUTHBERTSON und W. S. MACKIE, 1958). Nach YANG und THOMAS (1965) resorbiert der Blättermagen 32 bis 45% der VFA des Pansens.

2.2.2.6 Wasser

v. ENGELHARDT und HAUFFE (1975) fanden bei *in vivo* -Versuchen heraus, dass bei Schafen 29,5 \pm 22,6 ml/h oder 13,3 \pm 6,8% der in den Psalter zufließenden Flüssigkeit resorbiert wurde. Bei Ziegen betrug die Resorption 11,9 \pm 6,8%.

Die Wasserresorption nahm hochsignifikant mit steigender Resorption von Natrium und ebenso mit der FFS- und der Kaliumresorption zu.

Die Permeabilität der Psalterschleimhaut der Schafe für tritiummarkiertes Wasser war zudem 1,5mal größer als die des Pansens. Es wurde vermutet, dass dieser Unterschied durch die am Psalterpräparat dünnere *Propria mucosae* bedingt ist. Bezogen auf die Schleimhautoberfläche (bei Berücksichtigung der Zotten) scheint die Wasserresorption im Psalter ebenso groß zu sein wie die in Pansen und Haube.

Dass Wasser aus dem Psalter resorbiert wird, bestätigen auch Untersuchungen weiterer Autoren (HÖRNICKE 1964; EDRISE und SMITH 1979; SKLAN und HURWITZ 1985; McSWEENEY 1986; HOLTENIUS und BJÖRNHAG, 1989). Nach Meinung von OYAERT und BOUCKAERT (1961) geschieht dies zum Teil sogar noch unter leicht hypertonen Bedingungen.

2.2.2.7 Ammoniak

OYAERT und BOUCKAERT (1961), welche die Funktion des Blättermagens durch Einsatz von Psalterkanüle und Polyäthylenglykol (PEG) als Marker untersuchten, hielten aufgrund der von ihnen ermittelten Konzentrationsabnahme eine Resorption von Ammoniak im Psalter für wahrscheinlich.

v. ENGELHARDT und HAUFFE (1975) gaben die mittlere absolute Resorption von Ammoniak im Psalter mit 0,9 mM/h an. Dies sind ungefähr 30 bis 40% des Zuflusses an Ammoniak in den Blättermagen.

Geringe Ammoniakkonzentrationen am Psalterausfluss ermittelte auch McSWEENEY (1986).

2.2.2.8 Bicarbonatresorption

EKMAN und SPERBER (1953) gingen - in Anlehnung an die Arbeiten von BARCROFT et al. (1944) über den Nachweis der Resorption von Fettsäuren sowie BALCH et al. (1951) - im Psalter am Blättermagen geschlachteter Kühe der Frage der Verteilung der Ionenkonzentrationen von Bicarbonat (samt CO₂) und Chlorid nach. Die Ergebnisse dieser Studie zeigten einen signifikanten Abfall der Bicarbonatkonzentration von Rumen zu Omasum bei gleichzeitigem Anstieg der Konzentration von Chlorid. Bemerkenswert war zudem das Ergebnis, wonach die Bicarbonatkonzentration im Psalter geringer als im Plasma ausfiel.

EKMAN und SPERBER (1953) erkannten somit in der Bicarbonatresorption eine der wesentlichen Funktionen des Psalters zur Verringerung der Pufferkapazität der Vormagenflüssigkeit vor Erreichen des Labmagens.

Spätere Untersuchungen zur resorptiven Tätigkeit des Blättermagens bei großen und kleinen Wiederkäuern fanden durch die verbesserte Entwicklung verschiedener operativer Techniken und den Einsatz von Marker-Substanzen am lebenden Tier statt (OYAERT und BOUCKAERT, 1961; JOYNER et al., 1963).

AAFJES (1967) vermutete hinter dem Vorhandensein einer hohen Carboanhydrase-Aktivität in der Wand des Blättermagens durch Bereitstellung von Bicarbonat-Ionen einen Katalysator zur Absorption kurzkettiger Fettsäuren (SCFA), wohingegen EKMAN und SPERBER (1953) jedoch die Möglichkeit der Absorption anderer Elektrolyte, unter ihnen Bicarbonat, nicht ausschlossen (BOST, 1970).

v. ENGELHARDT und HAUFFE (1975) widmeten sich in ihren Arbeiten intensiv der Frage nach der Absorptionstätigkeit des Psalters bei kleinen Hauswiederkäuern. Durch *in vivo* -Versuche an Schafen (mit in den Psalter eingenähtem Auffangschlauch) und Ziegen (mit Vormagenkanülen) wurde nach Dauerinfusion mit Polyäthylenglykol (PEG) die Wasserresorption im Psalter berechnet. Sie lag bei Schafen mit 13,3% (\pm 6,8%) und bei Ziegen mit 11,9% (\pm 6,8%) deutlich unter den bisher in der Literatur angenommenen Werten von teilweise bis zu über 50% der aus

der Haube zufließenden Flüssigkeit, sie ist jedoch, bezogen auf die Schleimhautoberfläche, ebenso groß wie die Wasserresorption in den beiden vorgelagerten Vormagenabschnitten (Pansen und Haube).

Die in diesen Versuchen ebenfalls gemessenen Resorptionsvorgänge verschiedener Elektrolyte des Blättermagens wurden zudem mit Messergebnissen von Pansen und Haube verglichen. Bezogen auf die Konzentrationen von Bicarbonat und Chlorid im Psalterinhalt ließ sich feststellen, dass die molare Chloridsekretion im Mittel ebenso groß war wie das Verschwinden von Bicarbonat. Insgesamt wurde etwa 50% des von dem Netzmagen zufließenden Gesamt-CO₂ im Psalter resorbiert und die Chloridkonzentration gegenüber der Haubenflüssigkeit verdoppelt, wobei ein Rückfluss von Chlorid aus dem Labmagen ausgeschlossen werden konnte.

Über die Mechanismen zur Reduzierung der HCO₃ - Konzentration im Psalter herrschte jedoch Ungewissheit. Neben einem direkten Austausch mit Chlorid schienen auch ein Verbrauch von Bicarbonat durch Neutralisation der SCFA sowie Interaktionen mit anderen Puffersystemen denkbar (v. ENGELHARDT und HAUFFE, 1975).

Da jedoch im Pansen bezüglich der beiden Elektrolyte (Chlorid und Bicarbonat) genau umgekehrte Verhältnisse vorherrschen, Chlorid also resorbiert wird und Bicarbonat sezerniert (EDRISE, SMITH und HEWITT, 1986), und STEVENS (1973) sogar einen Chlorid-Bicarbonat – Austauschmechanismus an der Pansenwnd vermutete, müsste ein solcher Austauscher im Epithel des Psalters in entgegengesetzter Richtung arbeiten: Chlorid - Sekretion und Bikarbonat - Resorption.

Auch v. ENGELHARDT und HAUFFE (1975) wie schon EKMAN und SPERBER (1953) zuvor sehen in der Resorption von Bicarbonat im Blättermagen eine wesentliche Funktion dieses Organs zur Herabsetzung der Pufferkapazität und einer hiermit einhergehenden effektiveren pH-Senkung im Labmagen (v. ENGELHARDT und HAUFFE, 1975; EKMAN und SPERBER, 1953).

EDRISE, SMITH und HEWITT (1986) haben in ihrer Arbeit zum Austausch von Wasser und bestimmter wasserlöslicher Mineralien im Verdauungstrakt junger Rinder darauf verwiesen, dass die in den Versuchen beobachtete Sekretion von Chlorid im Psalter durchaus an eine Absorption von Bicarbonat gekoppelt sein könnte (EDRISE, SMITH und HEWITT, 1986). Die Abnahme dieses Anions im - wahrscheinlich - direkten Austausch mit Chlorid ließ sich zusätzlich durch den leichten

kontinuierlichen Abfall des pH-Wertes von der Hauben-Blättermagen- bis zur Blättermagen-Labmagenöffnung während der Psalterpassage belegen.

2.2.2.9 Chloridsekretion

Wie bereits in dem vorherigen Abschnitt beschrieben, wurde ein Zusammenhang des Anionenaustausches bezüglich Chlorid und Bicarbonat schon frühzeitig für möglich gehalten und beim Psalter auch als "sinnvoll" erachtet. Während sich direkte Messungen der Ionentransporte im Wesentlichen auf Chlorid bezogen, sind Aussagen über Bicarbonat bislang ausgesprochen selten.

Weiterhin bestehen Widersprüchlichkeiten hinsichtlich des Chloridionentransportes am Psalterepithel zwischen *in vivo* und *in vitro* ermittelten Ergebnissen. Während *in vitro* sowohl Sekretion als auch Resorption beobachtet wurde (HARRISON et al. (1970), HARRISON (1971), MARTENS und GÄBEL (1988)), ergab sich bei *in vivo* - Versuchen eine Chloridsekretion (OYAERT und BOUCKAERT (1961), v. ENGELHARDT und HAUFFE (1975), EDRISE und SMITH (1979), EDRISE et al. (1986)). Die Untersuchungen von TILING (1997) trugen einerseits dazu bei, die Mechanismen des Anionentransportes im Psalter zu charakterisieren und andererseits zur Klärung der Widersprüche zwischen *in vivo* und *in vitro* -Befunden beizutragen. Die Ergebnisse dieser *in vitro* -Untersuchung mit Hilfe der Ussing-Kammer-Technik an isolierten Psalterepithelien führten zu der Annahme, dass der Chloridtransport überwiegend transzellulär und elektroneutral abläuft und an apikaler und basolateraler Membran über Anionenaustauscher vermittelt wird.

lonenersatzversuche (Reduktion der mukosalen oder serosalen Chlorid-konzentration) bewirkten eine Verminderung des Chloridtransportes in *beide* Richtungen. Es wurde des Weiteren eine Substratspezifität der Anionenaustauscher für Cl⁻ und HCO₃⁻ festgestellt, während ein Transport von flüchtigen Fettsäuren (Acetat, Propionat und Butyrat) oder Gluconat mit Hilfe des postulierten Anionenaustauschers offensichtlich nicht stattfindet. Bei der Simulation von *in vivo* - Verhältnissen durch Herstellung eines HCO₃⁻ -Gradienten von mukosal nach serosal sowie eines Cl⁻ -Gradienten von serosal nach mukosal konnte eine Nettosekretion

von Chlorid ermittelt werden. Dass dies im Austausch mit HCO₃⁻ erfolgte, (Nettoresorption von HCO₃⁻) wurde als wahrscheinlich angenommen, jedoch (da außerhalb der Zielsetzung der Untersuchung) nicht gemessen (TILING, 1997).

2.3 Schlussfolgerung und Zielsetzung der eigenen Untersuchung

In vitro und in vivo -Untersuchungen unterstützen die Annahme eines transzellulären Transportes von Cl^- und HCO_3^- durch das Psalterepithel. Unter in vitro - Verhältnissen ermöglicht dieser Transport die Absorption von HCO_3^- im Austausch gegen Chlorid. Die Triebkraft für diese beiden Ionenbewegungen ergibt sich aus den in vivo vorliegenden Konzentrationsgradienten für HCO_3^- (mukosal > serosal) und Cl^- (serosal > mukosal).

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, den HCO₃ - Transport direkt mit Hilfe der pH-Stat-Methode nachzuweisen und den postulierten Anionenaustausch zu objektivieren.