

Verdauungsphysiologie von Ileum und Caecum beim Pferd

Annette Zeyner

Albrecht-Daniel-Thaer-Institut für Agrarwissenschaften, Universität Leipzig

Zusammenfassung

Ileum und Caecum des Pferdes markieren den Übergang der zwei großen Verdauungsräume: Magen-Dünndarm-Bereich mit überwiegender Verdauung durch körpereigene Enzyme und Dickdarm mit seinem umfangreichen, mikrobiell vermittelten fermentativen Potential. Das Ileum imponiert funktionell vor allem mit einer hohen Motilität und der Fähigkeit, den Dünndarmchymus in das Caecum weiterzuleiten. Dieser Entleerungsmechanismus ist allerdings sehr stör anfällig. Im Caecum wiederum weisen Besatzdichte, Artenspektrum und Aktivität der Mikroorganismen eine bemerkenswert enge Beziehung zum Nährstoffangebot über die ileocaecal passierende Ingesta auf. Diese „Fütterungsabhängigkeit“ birgt ein hohes Risiko für Dysbiosen mit enteraler (z. B. Kolik, Diarrhoe) und extraenteraler (z. B. Hufrehe) Ausprägung. Hinsichtlich der Aufrechterhaltung physiologischer Bedingungen in beiden Darmteilen sind jeweils verschiedene Fütterungsfaktoren von Bedeutung.

Schlüsselwörter: Pferd, Ileum, Caecum, Motilität, Intestinalflora

Physiology of the digestion in ileum and caecum in the horse

The passage from ileum to caecum represents the border between the mainly enzymatic digestibility in the lower gut and the highly developed microbial fermentation in the hind gut. The transfer of digesta from the terminal lower gut into the caecum is the main physiological function of the ileum and highly endangered by disturbances. Within the caecum, microbial population and its activity are dependent on the nutrient composition of the ileal digesta. These dependency causes a risk potential for developing a defective fermentation with the possible result of enteral (e. g. colic, diarrhoea) as well as extraenteral (e. g. laminitis) disturbances. To maintain physiological conditions feeding practice should consider the specific requirements of the individual gut segments.

Keywords: horse, ileum, caecum, motility, gut microbes

Einleitung

Der Übergang vom Ileum zum Caecum stellt die Grenze zwischen den beiden großen Darmteilen mit einerseits deutlich überwiegender Verdauung leichtlöslicher Nährstoffe durch körpereigene Enzyme und andererseits ausgeprägter mikrobieller Fermentation ileocaecal passierender Nahrungsbestandteile dar. Die jeweils spezifischen Funktionen zeigen eine in unterschiedlichem Maße ausgeprägte Abhängigkeit von Nahrungsfaktoren, welche nicht unwesentlich für die Aufrechterhaltung des physiologischen Zustandes verantwortlich sind.

Ileum

Die prominente Bedeutung des Dünndarmes liegt in der Fähigkeit begründet, den weitaus überwiegenden Teil leichtverdaulicher Nährstoffe durch körpereigene Enzyme zu degradieren und die Endprodukte der Absorption zuzuführen. Die tatsächliche Verdauungskapazität des Ileums als terminalem Dünndarmabschnitt ist dagegen wenig gut bekannt, abgesehen von Besonderheiten bei der Absorption einiger wasserlöslicher Vitamine. Anders als bei den vorgelagerten, weit umfangreicheren Dünndarmabschnitten besteht die herausragende physiologische Bedeutung des Ileums in der besonderen motilen Leistung zur Entleerung von Dünndarminhalt in das Caecum.

Verdauung und Absorption

In der jüngeren experimentellen Praxis wird der Beitrag des Ileums zur Dünndarmverdaulichkeit von Nährstoffen durch die Verwendung von am terminalen Jejunum bzw. Ileum fistulierten Pferden bewusst vernachlässigt (Meyer und Klingeberg-Kraus 2002). Dies geschieht vor allem aus methodischen Gründen, da nicht ausgeschlossen werden kann, dass bei der Entnahme von über das Ostium ileocaecale passierendem Dünndarmchymus mittels Sonde unbemerkt vorbeifließendes Material zu Verlusten führt (Gerhards et al. 1991).

Ergebnisse, welche hinsichtlich der Verdaulichkeit von Rohnährstoffen im Ileum quantitative Ableitungen erlauben würden, liegen bisher nur aus post mortem-Untersuchungen vor (Hertel et al. 1970). Als Besonderheit hervorzuheben ist, dass eine sehr effiziente Cobalaminresorption (Resorptionsrate > 90 %) über aktive Transportmechanismen nur im Ileum angesiedelt ist. Weitere Absorptionsmöglichkeiten bestehen auf passivem Weg in Duodenum und Jejunum. Die Resorptionsrate beträgt hier allerdings nur etwa 1 %. Auch Ascorbinsäure wird im Ileum sowohl über aktiven Transport als auch einfache Diffusion aufgenommen. Für dieses Vitamin existieren jedoch mit Duodenum und Jejunum noch weitere effektive Resorptionsorte sowie die Möglichkeit der Eigensynthese in der Leber.

Ileumentleerung

Unabhängig von der tatsächlichen absorptiven Kapazität imponiert das Ileum vor allem mit einem hohen motilen Potential zur Weiterleitung des Dünndarminhalts in das Caecum. Dieser wesentlichen Funktion entsprechend ist dieses Dünndarmsegment mit einer kräftigen Längs- und Ringmuskulatur ausgestattet. Die Zotten sind kürzer, breiter und weniger dicht als im Jejunum. Bei maximaler Kontraktion der Muskulatur kann sich das Ileum unter erheblicher Dickenzunahme von 0,7 auf 0,2 m verkürzen. Die hohe Anfälligkeit für Passagestörungen (Little und Blikslager 2002, Mair 2002, Hanson 2003) resultiert aus dem komplizierten Entleerungsmechanismus. Die Entleerung von Ileuminhalt in das Caecum erfolgt durch kräftige peristaltische Wellen (Hill 1952) als Einschließen eines etwa fingerdicken Strahls wasserreichen Materials in das Caecum (Lenz 1947). Wie Untersuchungen an caecal kanülierten Pferden zeigten, geschieht dies in unregelmäßigen Zeitabständen, und zwar nach Brumme (1953) während der Fütterung in etwa einminütigem Abstand bzw. in den Zwischenfütterungszeiten aller 8 bis 10 Minuten. Muuß (1980) fand ebenfalls an Equiden mit Caecumfistel bei durchschnittlich 5- bis 7-maliger Entleerung pro Stunde keinen eindeutigen zeitlichen Zusammenhang zu den Futterzeiten.

Die Ingesta kann bereits im physiologischen Zustand bis zu 30 Minuten im Ileum sistieren (Muuß 1980). Im Vergleich mit nervalen oder endokrinen Reizen im Zusammenhang mit der Fütterung scheint der Füllungsgrad des Ileums den stärkeren Stimulus für die Entleerung darzustellen (Hanson 2003). Dies entspricht Ergebnissen, nach welchen die Anzahl der Ileumentleerungen positiv mit der anflutenden Chymusmenge korreliert (Muuß 1980). In der entleerungsfreien Zeit liegen im Ileum sehr kleine bis mittelgroße Druckschwankungen vor, welche unregelmäßig bis regelmäßig 8 bis 12 mal pro Minute auftreten (Brumme 1953). Ileumentleerungen kündigen sich durch heftige Kontraktionen an, welche die mittelgroßen Druckschwankungen der entleerungsfreien Zeit um das 3- bis 6-fache übertreffen (Brumme 1953). Die unter hohem Druck in das Caecum entleerten Chymusportionen weisen Volumina zwischen 0,5 und 2,7 ml pro kg Lebendmasse (LM) auf (Muuß 1980). Dabei steht die Dauer der Druckerhöhung offenbar in negativer Beziehung zum Wassergehalt des Ileumchymus (Brumme 1953), wobei der Wassergehalt wiederum von der Nahrung des Pferdes beeinflusst zu sein scheint. So passiert bei raufutterreicher Fütterung gegenüber Mischfuttergabe deutlich mehr Wasser (bis etwa 14 vs. 9 kg/kg Futtertrockensubstanz) vom Ileum ins Caecum, was einer raufutterinduziert höheren Wasseraufnahme und Speichelproduktion und vermutlich auch einer stärkeren Sekretion im Dünndarmbereich entspricht (Meyer et al. 1975, Muuß 1980, Meyer et al. 1982b, 1985, Danielsen et al. 1995, Meyer 1996, Ellis et al. 2002). Um etwa 50 % gegenüber der Norm reduzierte Wassergaben scheinen dagegen weder den Wassergehalt des Ileumchymus noch die Ileumentleerung zu beeinträchtigen (Meyer et al. 1982b). Dagegen führt die Zuteilung höherer Mischfuttermengen pro Mahlzeit (rd. 1 % der LM) innerhalb von etwa 6 Stunden nach Fütterungsbeginn zu deutlich erhöhten Trockensubstanzgehalten im Ileuminhalt (Meyer et al. 1982b).

Eine abschließende Risikobewertung der genannten Nahrungsfaktoren steht noch aus. Nach dem bisherigen Kennt-

nisstand sicher Ileumanschoppungen begünstigende Futtermittel sind Grobfuttermittel mit einer im Kauprozess schwer zerkleinerbaren, langfasrigen Struktur (z. B. junger, langstengliger Klee, Windhalm, Bermudagrass), zu stark vorzerkleinertes und deshalb ungenügend gekautes Material (z. B. Rasenmähergras, kurzes Häckselgut) sowie sehr viel ungenügend zerkleinertes, hartstengliges Futter (z. B. Stroh, Mais- oder Sonnenblumenstengel). Auch das Auspressen des Chymuspropfes bei unvollständiger Ileumentleerung stellt durch die Anreicherung trockensubstanzreichen Materials am Ileumende einen Risikofaktor dar.

Mikrobielle Besiedelung und Immunkompetenz

Die mikrobielle Besiedelung des Dünndarmes und deren Bedeutung fanden bisher beim Pferd vergleichsweise wenig Beachtung. Dabei erreicht die Gesamtkeimzahl im Dünndarminhalt lg 6,5 bis 7,5 pro g, wobei die Keimdichte aboral bis zum Ileumende zunimmt (Mackie und Wilkins 1988). Die kommensalen Mikroorganismen des Dünndarmes werden von proteolytischen Bakterien dominiert, deren Aktivität bei Equiden in diesem Darmsegment etwa 30-mal höher liegt als im Dickdarm (Mackie und Wilkins 1988). Neben Lactobacillen sind auch Enterobakterien zu finden (Kern et al. 1974, Mackie und Wilkins 1988, Kropp 1991, Kollarzick et al. 1992). Dem zu erwartenden verstärkten Antigenkontakt trägt die morphologische Ausstattung der Ileumwand Rechnung. So treten in diesem Darmsegment M-Zellen sowie eine höhere Anzahl an Becherzellen als im vorderen Dünndarm auf. In der Tela submucosa sind Peyer-Platten eingelagert, die sich meist weit in die Tunica mucosa schieben, die freie Oberfläche des Darmrohres erreichen und durch kuppelartige Vorwölbung z.T. die Darmzotten verdrängen. In diesem Bereich ist besonders das Epithelium mucosae reichlich mit Lymphozyten mit infiltriert.

Caecum

Das Caecum ist als integraler Bestandteil in die generellen Funktionen des Dickdarmes, wie mikrobielle Fermentation, Synthese von B-Vitaminen sowie die Netto-Absorption von Wasser und wesentlichen Elektrolyten integriert. Eine besondere Brisanz kommt diesem Darmsegment aufgrund seiner – auch innerhalb des Dickdarmbereiches – außerordentlich hohen Keimdichte und der direkten Beeinflussbarkeit der Mikroorganismen von der Menge und der Nährstoffzusammensetzung des ileocaecal passierenden Materials zu.

Mikrobielle Besiedelung

Die Zusammensetzung und Aktivität der Intestinalflora steht in engem Zusammenhang unter anderem mit der Anzahl der limitierenden Substrate, der Anaerobiose, dem pH-Wert und dem H₂S-Gehalt (Freter et al. 1983) und ist damit maßgeblich durch die Fütterung beeinflusst. Smith (1965) untersuchte 15 warmblütige Tierarten auf ihre bakterielle Flora im Magen-Darm-Kanal und fand ähnliche Mikrobenarten und -stämme in unterschiedlicher Häufigkeit. Trotz der großen Bedeutung der Dickdarmmikroben für das Pferd gibt es nur wenige umfassende Studien über die Mikroflora und -fauna

des equinen Dickdarms (Greiss 1995). Bekannt ist, dass das Pferd mit einer mikrobiellen Besiedelung von $\lg 8,6$ bis $\lg 10,5$ pro g Chymus postileal über potente Fermentationsräume verfügt, wobei Cellulyten die Masse der Flora bilden (Smith 1965, Hintz et al. 1971, McCreery et al. 1971, Kern et al. 1973, 1974, Argenzio 1975, Bellet 1982, Sprouse und Garner 1982b, Baruc et al. 1983, Maczulak et al. 1985, Goodson et al. 1988, Mackie und Wilkins 1988, de Vaux 1992). Kern et al. (1974) isolierten bei Heufütterung aus dem Caecum bzw. Colon von Pferden Bakterien in einer Konzentration von $6,4 \times 10^9$ bzw. $3,2 \times 10^9$ koloniebildenden Einheiten (KBE) pro g Inhalt, wovon die Cellulyten 43×10^6 bzw. 7×10^6 KBE pro g stellten. Nach Auffassung von Kern et al. (1974) und Julliard (1992) weisen Caecum und Colon trotz verschiedener Volumina aufgrund der unterschiedlichen Keimdichte gleiche cellulytische Fermentationspotentiale auf. Drogoul et al. (1999) stellten ex vivo in vitro keine signifikanten Differenzen zwischen der Aktivität ausgewählter Polysaccharidasen der Mikrobenpopulation in Colon- und Caecuminhalt (feste Phase) von Ponys fest. Aus dem Caecuminhalt wurden sowohl lactatproduzierende als auch lactatfermentierende Bakterien isoliert (Alexander und Davies 1963). Zu den wichtigsten Lactatproduzenten gehören die Lactobacillen, während *Veilonella gazogenes* beim Pferd den bedeutendsten Lactatfermentierer darstellt (Alexander et al. 1952, Alexander und Davies 1963, Davies 1964, Baruc et al. 1983). Der Anteil der Proteolyten an der Caecalflora variiert zwischen 20 und 40 % (Kern et al. 1973, Reitnour und Mitchell 1979, Mackie und Wilkins 1988, de Vaux 1992). Dabei scheinen verschiedene Bakterienstämme vor allem im Caecum eine hohe proteolytische Aktivität aufzuweisen (Baruc et al. 1983, Kern et al. 1973, Mackie und Wilkins 1988, Reitnour 1979). Smith (1965) sowie Sprouse und Garner (1982b) differenzierten im Dickdarminhalt von Pferden Enterobacteriaceae sowie *Streptococcus* spp., *Lactobacillus* spp., *Bacteroides* spp. und *Bacillus* spp. und betonten in Besonderheit die signifikante Anwesenheit von *E. coli*.

Neben Bakterien werden im Dickdarm auch Protozoen, vor allem der Gattungen *Cycloposthium* spp. und *Blepharocorys* spp., gefunden, welche cellulytische, aber auch lipolytische Aktivität entfalten (Adam 1951, Kern et al. 1974, Bellet 1982, Bonhomme 1986a, Bonhomme-Florentin 1988, Julliard 1992). Von Kern et al. (1974) wurden Protozoen lediglich im Caecum von Pferden, von anderen Autoren (Adam 1951, Bellet 1982, Bonhomme-Florentin 1988) dagegen auch in weiter distal gelegenen Dickdarmabschnitten gefunden. Dabei waren im Pansen von Wiederkäuern 25- bis 40-mal höhere Protozoenkonzentrationen zu finden als im equinen Caecum (Kern et al. 1973). Die Fütterung verschiedener konventioneller Rationen an Pferde hatte einen Einfluss auf die Artenvielfalt, nicht jedoch auf die Konzentration an Protozoen im Dickdarminhalt (Kern et al. 1973). Infolge der Gabe von stärkereichem Kraffutter wurde gegenüber Heufütterung die Anzahl der Protozoengattungen von 10 auf 3 reduziert (Goodson et al. 1988).

Auch Pilze werden sowohl im Pansen (Orpin und Joblin 1988, Fonty und Joblin 1991) als auch im Darmtrakt von Monogastern (Pferd: Orpin 1981; Schwein: Ngoc-Bau 1990) gefunden, diese haben aber unter physiologischen Bedingungen im Vergleich zu Bakterien und Protozoen eine untergeordnete Bedeutung.

Verdaunungsleistung

Im Hinblick auf Verdauungsprozesse ist die größte Bedeutung der mikrobiellen Tätigkeit im Dickdarm der Pferde im Beitrag zur Gerüstsubstanzerdaulichkeit zu sehen. Bonhomme (1986b) untersuchte Caecumchymus von Pferden elektronenmikroskopisch und beschrieb eine massive Adhäsion von Mikroben an Zellwände aus Futtergräsern, ähnlich wie dies aus Panseninhalt bekannt ist. So werden nach einer Übersicht von Meyer (1980) beim Pferd 75 bis 85 % der schwerlöslichen Kohlenhydrate mikrobiell im Dickdarm verdaut. Den Beitrag des Caecums zur Verdaulichkeit der Nahrung fokussierte eine Untersuchung an typhlektomierten Ponys (Meyer et al. 1979). Danach führte beim Einsatz verschiedenster Futtermittel (Heu, Luzernegrünmehlpellets, Stroh, Haferschrot, verschiedene Mischfuttermittel und junges Weidegras) die totale Extirpation des Blinddarmes zu einer signifikanten Reduktion der scheinbaren Verdaulichkeit der organischen Substanz, des Rohproteins und der Rohfaser um im Mittel 5, 7 und 8 %-Punkte. Von den Mengenelementen wurde Natrium im Mittel um 7 %-Punkte schlechter verdaut. Dies korrespondiert gut mit einer offenbar geringeren Wasserabsorption, da die Versuchstiere ohne Caecum höhere Kotwassergehalte und eine gesteigerte Wasseraufnahme zeigten. Von klinischem Interesse war die Entwicklung von Diarrhoe nach der Gabe von jungem Weidegras bzw. einer Obstipationskolik nach Strohgabe.

Azidierung

Von besonderem Interesse sind jedoch Entgleisungen der caecalen Fermentation durch ein Überangebot leicht fermentierbarer Kohlenhydrate, wie Stärke oder Fructane. In Untersuchungen an Ponys variierte der Stärkegehalt in der Trockensubstanz des Jejunumchymus je nach gefütterter Stärkemenge und deren Dünndarmverdaulichkeit von 0 % bei ausschließlicher Heufütterung in jeder Abstufung bis 24 % (Radckke 1990, Wilke 1992, Kleffken 1993, Illenseer 1994, Rottmann 1994, Heintzsch 1995). Messungen in der Trockensubstanz des Ileumchymus zeigten, dass nach der Verabfolgung von Mischfutter auf Hafer- oder Maisbasis (morgens 1,8 g/kg LM) der Stärkegehalt im Durchschnitt des postprandialen Messzeitraumes (3. bis 7. Stunde) für Hafer mit 0,1 % kaum von Heufütterung verschieden war, während für Mais mit 16,3 % signifikant höhere Werte vorlagen (Radicke 1990).

Nach Aufnahme stärkereicher Futtermittel wird in Abhängigkeit vom Ausmaß der ileocaecalen Passage von Stärke und deren Fermentierbarkeit im Caecuminhalt eine Erhöhung der Gesamtkeimzahl (Kern et al. 1973, Garner et al. 1978, Julliard 1992) und bei vermehrter Produktion flüchtiger Fettsäuren und in der Regel kleiner werdendem Essigsäure-Propionsäure-Quotienten eine pH-Wert-Senkung (Kern et al. 1973, Argenzio et al. 1974, Tisserand et al. 1977, Schwabenbauer 1979, Tisserand et al. 1980, Meyer et al. 1982a) gefunden. Vergleichbar der Pansenacidose des Rindes kann so bei stärkereicher Fütterung und der geschilderten Disposition des Pferdes über den Substrat- und den damit verbundenen pH-Effekt (Abel et al. 1990) eine überstimulierte mikrobielle Aktivität im stark besiedelten hinteren Verdauungstrakt zu klinisch relevanten acidotischen Milieuveränderungen führen. Garner et al. (1978) und Moore et al. (1979) beschrieben die Caecumacidose des Pferdes modellhaft infolge einmaliger

Zwangsfütterung von 15 g isolierter Maisstärke pro kg LM. Der als Resultat der Fütterungsmaßnahme gemessene intracaecale pH-Abfall bedeutet einen Selektionsvorteil für säuretolerante Lactatbildner, wodurch bei sich änderndem Keimpektrum die via Lactat weiter geförderte Acidierung (Willard et al. 1977) erst bei einem pH-Wert unter 5 oder bei Substraterschöpfung zum Stillstand kommt. Durch die initiale Förderung der Gesamtbesiedelung und dem späteren Absterben der gramnegativen Flora steigt die Endotoxinaktivität im Dickdarminhalt an (Moore et al. 1979, Kamphues et al. 1992). Während die Inhalation endotoxinbelasteter Futterpartikel im Hinblick auf die Ausbildung chronischer Atemwegserkrankungen durchaus kritisch gewertet wird (Übersichten siehe Rade und Kamphues 1999 sowie Kamphues 2000), scheint bei darmgesunden Tieren der Endotoxinübertritt über die Darmwand, wenn überhaupt, moderate Ausmaße nicht zu übersteigen und so eher immunstimulierend zu wirken (Inoue und Yokochi 1990, Urbaschek und Urbaschek 1990). Wenn auch die Beteiligung außergewöhnlich hoch endotoxinbelasteter Futtermittel an kolikauslösenden Prozessen denkbar scheint (Kamphues et al. 1991), ist unter den Bedingungen marginaler Translokation dem oralen Endotoxineintrag eine untergeordnete Bedeutung beizumessen. Allerdings wird ein vermehrter Übertritt von Endotoxinen aus dem Intestinum in die periphere Zirkulation als Resultat einer durch stärkereiche Fütterung geschädigten Dickdarmschleimhaut (Rudat 1993) wie auch infolge von Ischämien am Darm (Garner und Sprouse 1982, Sprouse et al. 1987) diskutiert. So wiesen Weiss et al. (1998) mittels Isotopentechnik nach, dass die Magen-Darm-Schranke im Prodromalstadium einer experimentell im Stärkemodell an Ponys ausgelösten Fütterungsreihe vorübergehend ihre Barrierefunktion verliert und den Durchtritt größerer Moleküle gestattet. Als Folgen der Dickdarmacidose werden Koliken, aber vor allem extraintestinal durch Endotoxaemie (Sprouse et al. 1987, Moore 1982a, Sprouse und Garner 1982a, Bueno et al. 1989) ausgelöste Hufrehe (Obel 1948, Garner et al. 1975, Moore et al. 1979, Garner und Sprouse 1982, Sprouse et al. 1987) und Schockzustände mit zum Teil letalem Ausgang (Donawick et al. 1974, McClure und McClure 1982, Moore et al. 1976, Garner et al. 1977, Moore et al. 1980, Burrows 1982, Moore et al. 1982ab, Stephans 1982, Carroll et al. 1987, Henry et al. 1991) beschrieben. Vergleichbare Effekte auf die Mikrobenpopulation des Caecums, welche in einer caecalen Acidose münden und sich extraintestinal als Hufrehe präsentieren, können durch Fructane ausgelöst werden. Fructane sind in besonders hohen Konzentrationen in intensiven Futtergräsern des ersten Aufwuchses enthalten. Der entsprechende experimentelle Nachweis des reheauslösenden Potentials von Fructanen gelang Pollit und van Eps (2002), und zwar immerhin schon mit 7,5 g Raftilose/kg LM, während Garner et al. (1978) und Moore et al. (1979) im gleichen Pathogenesemodell erfolgreich 14 g Maisstärke/kg LM benutzten.

Literatur

- Abel H. J., Coenen G. und Immig I. (1990): Untersuchungen zum Einfluß von Fett- und Stärkezulagen auf den mikrobiellen Stoffwechsel im Pensensimulationssystem RUSITEC. *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr.* 64, 62-73
- Adam K. M. (1951): The quantity and distribution of the ciliate protozoa in the large intestine of the horse. *Parasitology* 41, 301-311
- Alexander F. und Davies E. (1963): Production and fermentation of lactate by bacteria in the alimentary canal of the horse and pig. *J. Comp. Path.* 73, 1-8
- Alexander F., Mac Pherson J. D. und Oxford A. E. (1952): Fermentative activity of some members of the normal caecal flora of the horses large intestine. *J. Comp. Path.* 62, 252-258
- Argenzio R. A. (1975): Functions of the equine large intestine. *Cornell Vet.* 65, 303-330
- Argenzio R. A., Southworth M. und Stevens C. E. (1974): Sites of organic acid production and absorption in the equine gastrointestinal tract. *Am. J. Physiol.* 226, 1043-1050
- Baruc J.C., Dawson K.A. und Baker J.P. (1983): The characterization and nitrogen metabolism of equine caecal bacteria. 8th Equine Nutr. Physiol. Symp., 151-156
- Bellet S. (1982): Étude des effets de différents régimes sur la microflore caecale et colique de poney. Dijon (France): Univ., Diss. (zit. nach Julliand 1992)
- Bonhomme A. (1986a): Dégradation des galactolipides par les protozoaires et les bactéries du contenu de caecum de cheval. *Reprod. Nutr. Dévelop.* 26 (1B), 291-292
- Bonhomme A. (1986b): Attachment of horse caecal bacteria to forage cell walls. *Jpn. J. Vet. Sci.* 48, 313-322
- Bonhomme-Florentin A. (1988): Degradation of hemicellulose and pectin by horse caecum contents. *Br. J. Nutr.* 60, 185-193
- Brumme D. (1953): Physiologische und pharmakologische Untersuchungen am Endabschnitt des Ileums beim Pferd. Berlin: Univ., Diss.
- Bueno A. C., Moore R. M., Seahorn T. L., Cornick-Seahorn J. und Horohov D. W. (1989): Quantification of plasma and urine nitric oxide concentrations in experimentally induced endotoxemia in horses. *Proc. 6th Equine Colic Res. Symp.*, 16
- Burrows G. E. (1982): Lethal endotoxemia modelling. *Proc 1st Equine Endotoxemia – Laminitis Symp. Newsletter* 2, 52-54
- Carroll C. L., Hazard G., Coloe P. J. und Hooper P. T. (1987): Laminitis and possible endotoxemia associated with carbohydrate overload in mares. *Equine vet. J.* 19, 344-346
- Davies M. E. (1964): Cellulolytic bacteria isolated from the large intestine of the horse. *J. Appl. Bacteriol.* 27, 373-378
- Danielsen K., Lawrence L. M., Siciliano P., Powell D. und Thompson K. (1995): Effect of diet on weight and plasma variables in endurance exercised horses. *Equine vet. J., Suppl.* 18, 372-377
- de Vaux A. (1992): Étude de l'effet d'un probiotique sur la digestion microbienne caecale chez le poney. DEA Université de Dijon (Ed.: ENSSAA, 21000 Dijon)
- Donawick W. J., Ramberg C. F. und Paul S. R. (1974): The diagnostic and prognostic value of lactate determination in horses with acute abdomen. *J. S. Afr. Vet. Med. Assoc.* 46, 127
- Drogoul C., Mugnier B., Mansuy E. und Julliand V. (1999): Fibrolytic activities in caecal and colonic microbial ecosystems in ponies: effect of the presentation of the forage. *Proc. Nutr. Soc.* 58, 80A
- Ellis J. M., Hollands T. und Allen D. E. (2002): Effect of forage intake on bodyweight and performance. *Equine vet. J., Suppl.* 34, 66-70
- Fonny G. und Joblin K. N. (1991): Rumen anaerobic fungi: Their role and interactions with other rumen microorganisms in relation to fibre digestion. In: *Physiological aspects of digestion and metabolism in ruminants* (Eds.: Tsude T., Sasaki Y., Kwashima R.). San Diego: Academic press Inc., 659-680
- Freter R., Brickner H., Botney M., Cleven D. und Aranki A. (1983): Mechanism that control bacterial populations in continuous-flow culture models of mouse large intestinal flora. *Inf. Immunol.* 39, 676-685
- Garner H. E., Coffman J. R., Hahn A. W., Hutcheson D. P. und Tumbleson M. E. (1975): Equine laminitis of alimentary origin: an experimental model. *Am. J. Vet. Sci.* 30, 441-444
- Garner H. E., Hutcheson D. P., Coffman J. R., Hahn A. W. und Salem C. (1977): Lactic acidosis: a factor associated with equine laminitis. *J. Anim. Sci.* 45, 1037-1041
- Garner H. E., Moore J. N., Johnson J. H., Clark I., Amend J. F., Tritschler L. G. und Coffman J. R. (1978): Changes in the caecal flora associated with the onset of laminitis. *Equine vet. J.* 10, 249-252

- Garner H. E. und Sprouse R. F. (1982): Laminitis modelling. Proc 1st Equine Endotoxemia – Laminitis Symp Newsletter 2, 116-119
- Gerhards H., Radicke S. und Hipp K.-P. (1991): Anlage, Pflege und Nutzung von Dünndarmfisteln bei Ponys. Pferdeheilkunde 7, 243-248
- Goodson J., Tyznik W. J., Dehority B. A. und Cline J. H. (1988): Effects of an abrupt change from hay to concentrate on microbial numbers and physical environment in the cecum of the pony. Appl. Environ. Microbiol. 54, 1946-1950
- Greiss C. (1995): Bakteriologische Untersuchungen zur quantitativen Zusammensetzung der aeroben und anaeroben Dickdarmflora von Pferden mit Typhlocolitis und Koliksymptomatik. Hannover: Tierärztl. Hochschule, Diss.
- Hanson H. H. (2003): Ileal impaction. In: Current Therapie in Equine Medicine 5 (Ed.: N. E. Robinson). Elsevier Science (USA)
- Heintzsch A. (1995): Effekte einer Enzymmischung (?-Amylase, Xylanase, β -Glucanase, Pectinase) als Futteradditiv auf die praeileale Verdaulichkeit stärkereicher Rationen beim Pferd. Hannover: Tierärztl. Hochschule, Diss.
- Henry M. M., Moore J. N. und Fischer J. K. (1991): Influence of an omega-3 fatty acid-enriched ration on in vivo responses of horses to endotoxin. Am. J. Vet. Res. 52, 523-527
- Hertel J., Altmann H.-J. und Drepper K. (1970): Ernährungsphysiologische Untersuchungen beim Pferd. II. Rohnährstoffuntersuchungen im Magen-Darm-Trakt von Schlachtpferden. Z. Tierphysiol., Tierernährung und Futtermittelkunde 26, 169-174
- Hill H. (1952): Die Motorik des Verdauungskanal bei den Equiden mit besonderer Berücksichtigung des Röntgenbildes. Hannover: Tierärztl. Hochschule, Habilitationsschrift
- Hintz H. F., Argenzio R. A. und Schryver H. F. (1971): Digestion coefficients, blood glucose levels and molar percentage of volatile acids in intestinal fluid of ponies fed varying forage-grain ratios. J. Anim. Sci. 33, 992-995
- Huntington P. und Pollitt C. C. (2002): Nutrition and the equine foot. Proc. 2002 Equine Nutr. Conf. Kentucky Equine Research, 149-162
- Illenseer M. (1994): Praeileale Verdaulichkeit von Hafer-, Kartoffel- und Maniokrationen beim Pferd. Hannover: Tierärztl. Hochschule, Diss.
- Inoue Y. und Yokochi T. (1990): The mechanism of adjuvant action of bacterial lipopolysaccharide (LPS) in subcutaneous immunisation. In: Endotoxin (Eds.: Friedman H., Klein T. W., Nakano M., Nowotny A.). New York und London: Plenum Press, 557-559
- Julliard V. (1992): Mikrobiologie des Dickdarmes bei Equiden. Pferdeheilkunde (Sonderausgabe), 42-48
- Kamphues J. (2000): Die Bedeutung der Fütterung für die Gesundheit des Atmungstraktes von Pferden. Dem Pferd auf's Maul geschaut. Praxisrelevante Fragen (Hrsg.: Coenen M., Vervuert I.), 72-79
- Kamphues J., Denell S. und Radicke S. (1992): Lipopolysaccharid-Konzentrationen im Magen-Darm-Trakt von Ponys nach Aufnahme von Heu bzw. einer krautfutterreichen Ration. Pferdeheilkunde (Sonderausgabe), 59-63
- Kamphues J., Fimmen H., Küstermann S. und Meyer H. (1991): Lipopolysaccharides in feedstuffs for horses. Equine Nutr. Physiol. Symp. 11, 36-41
- Kern D. L., Slyter L. L., Leffel E. C., Weaver J. M. und Oltjen R. R. (1974): Ponies vs. steers: microbial and chemical characteristics of intestinal ingesta. J. Anim. Sci. 38, 559-564
- Kern D. L., Slyter L. L., Weaver J. M., Leffel E. C. und Samuelson G. (1973): Pony cecum vs. steer rumen: The effect of oats and hay on the microbial ecosystem. J. Anim. Sci. 37, 463-469
- Kleffken D. (1993): Praeileale Verdauung von Getreidestärke (Gerste / Mais) in Abhängigkeit von Zubereitung, Rauhfutterangebot und Amylasezusatz beim Pferd. Hannover: Tierärztl. Hochschule, Diss.
- Kollarzick B., Enders C., Friedrich M. und Gedek B. (1992): Auswirkungen der Rationszusammensetzung auf das Keimspektrum im Jejunum von Pferden. Pferdeheilkunde (Sonderausgabe), 49-54
- Kropp S. (1991): Bakteriologische Untersuchungen zur Zusammensetzung der Darmflora des Pferdes und deren Beeinflussung durch Chemotherapeutika. Hannover: Tierärztl. Hochschule, Diss.
- Lenz H. (1947): Die Art und die Dauer der Wirkung einzelner Koliktherapeutika auf das Caecum geprüft mit Hilfe einer Blinddarmfistel. Berlin: Univ., Diss.
- Little D. und Blikslager A. T. (2002): Factors associated with development of ileal impaction in horses with surgical colik: 78 cases (1986-2000). Equine vet. J. 34, 464-468
- Mackie R. I. und Wilkins C. A. (1988): Enumeration of anaerobic bacterial microflora of equine gastrointestinal tract. Appl. Environ. Microbiol. 54, 2155-2160
- Maczulak E. E., Dawson K. A. und Baker J. P. (1985): Nitrogen utilisation in bacterial isolated from the equine cecum. Appl. Environ. Microbiol. 50, 1439-1443
- Mair T. S. (2002): Small intestinal obstruction caused by a mass of feedblock containing molasses in 4 horses. Equine vet. J. 34, 532-536
- McClure J. R. und McClure J. J. (1982): Intravascular coagulopathies associated with alimentary induced acut laminitis in the pony. Proc 1st Equine Endotoxemia – Laminitis Symp Newsletter 2, 124-127
- McCreery S., Fulgham R. S. und Baker J. P. (1971): Microflora of the equine cecum. J. Anim. Sci. 33, Nr. 156, 234
- Meyer H. (1980): Neuere Erkenntnisse zur Dickdarmverdauung des Pferdes. Übers. Tierernährg. 8, 123-150
- Meyer H. (1996): Influence of feed intake and composition, feed and water restriction, and exercise on gastrointestinal fill in horses. Equine Practice 18, 26-29
- Meyer A., Ahlswede L. und Reinhardt H. J. (1975): Untersuchungen über Kaufrequenz und Futterzerkleinerung beim Pferd. Dtsch. Tierärztl. Wschr. 82, 49-96
- Meyer A., Coenen M. und Gurer C. (1985): Investigations on the saliva production and chewing in horses fed various feeds. Proc. Equine Nutr. Physiol. Soc. 9, 38-41
- Meyer H. und Klingeberg – Kraus, S. (2002): Entwicklung der Fisteltechnik am Verdauungskanal von Equiden. Pferdeheilkunde 18, 633-639
- Meyer H., Lindemann G. und Schmidt M. (1982a): Einfluß unterschiedlicher Mischfüttergaben pro Mahlzeit auf praecaecale und postileale Verdauungsvorgänge beim Pferd. Fortschr. Tierphysiol. Tierernährg. 13, 32-39
- Meyer H., Muuß H., Güldenhaupt V. und Schmidt M. (1982b): Intestinaler Wasser-, Natrium-, und Kaliumstoffwechsel beim Pferd. Fortschr. Tierphysiol. Tierernährg. 13, 52-60
- Meyer H., Pferdekamp M. und Huskamp B. (1979): Untersuchungen über die Verdaulichkeit und Verträglichkeit verschiedener Futtermittel bei typhlektomierten Ponys. Dt. Tierärztl. Wschr. 86, 377-420
- Moore J. N. (1982a): Sublethal endotoxin modelling. Proc. 1st Equine Endotoxemia – Laminitis Symp. Newsletter 2, 64-67
- Moore J. N. (1982b): Association of endotoxin-induced hematologic alterations and pulmonary hypertension in conscious ponies. Proc 1st Equine Endotoxemia – Laminitis Symp. Newsletter 2, 67-73
- Moore J. N., Garner H. E., Berg J. N. und Sprouse R. F. (1979): Intracaecal endotoxin and lactat during the onset of equine laminitis. A preliminary report. Am. J. vet. Res. 40, 722-723
- Moore J. N., Garner H. E., Shapland J. E. und Hatfield D. G. (1980): Lactic acidosis and arterial hypoxemia during sublethal endotoxemia in conscious ponies. Am. J. vet. Res. 41, 1696-1698
- Moore J. N., Owen R. und Lumden J.H. (1976): Clinic evaluation of blood lactate in equine colic. Equine vet. J. 8, 49-54
- Muuß H. (1980): Untersuchungen über Entleerung sowie Zusammensetzung des Ileumchymus beim Pferd. Hannover: Tierärztl. Hochschule, Diss.
- Ngoc-Bau L. (1990): Hämatologisch-metabolische Blutuntersuchungen und mikrobiologische Kotanalysen nach Umstellung von Trockenfutter auf saures Flüssigfutter mit hohem Hefehalt beim Läuferfischwein. München: Ludwig-Maximilians-Univ., Diss.
- Obel N. (1948): Studies on the histopathology of acute laminitis. Uppsala: Verlag Almqvist und Wiksells.
- Orpin C. G. (1981): Isolation of cellulolytic phycomycete fungi from the cecum of the horse. J. Gen. Microbiol. 123, 287-296
- Orpin C. G. und Joblin K. N. (1988): The anaerobic fungi. In: The rumen microbial ecosystem (Ed.: Hobson P. N.). London, New York: 129. Elsevier Applied Science

- Pollitt C. C. und van Eps A. W. (2002): Equine laminitis: A new induction model based on alimentary overload with fructan. Proc. Austr. Equine Vet. Assoc. Bain-Fallon Memorial Lectures (zit. nach Huntington und Pollitt 1002)
- Rade C. und Kamphues J. (1999): Zur Bedeutung von Futter und Fütterung für die Gesundheit des Atmungstraktes von Tieren sowie von Menschen in der Tierbetreuung. Übers. Tierernährg. 27, 65-121
- Radicke S. (1990): Untersuchungen zur Verdauung von Mais- und Haferstärke beim Pferd. Hannover: Tierärztl. Hochschule, Diss.
- Reitnour C. M. (1979): Effect of cecal administration of corn starch on nitrogen metabolism in ponies. J. Anim. Sci. 49, 988-991
- Reitnour C. M. und Mitchell G. E. (1979): Anaerobic proteolytic bacteria in caecal contents of ponies. J. Agric. Sci. 92, 507-509
- Rottmann J. (1994): Untersuchungen zur Verdaulichkeit (insgesamt und praeileal) von Maissilage und Maiskolbensilage beim Pferd. Hannover: Tierärztl. Hochschule, Diss.
- Rudat R. (1993): Einfluß der Fütterung (Heu versus Kraftfutter) auf die Feinstruktur der Dickdarmschleimhaut beim Pferd. Hannover: Tierärztl. Hochschule, Diss.
- Schwabenbauer K. (1979): Einfluß von Futterzusammensetzung und Fütterungstechnik auf mikrobielle Umsetzungen im Blinddarm des Pferdes. Hannover: Tierärztl. Hochschule, Diss.
- Smith H. W. (1965): Observations on the flora of the alimentary tract of animals and factors affecting its composition. J. Pathol. Bacteriol. 89, 95-122
- Sprouse R. F. und Garner H. E. (1982a): The shwartzman reaction in horses and ponies with endotoxin and alimentary induced laminitis. Proc. 1st Equine Endotoxemia – Laminitis Symp. Newsletter 2, 119-124
- Sprouse R. F. und Garner H. E. (1982b): Normal and perturbed microflora of the equine cecum. Proc. 1th Equine Nutr. Physiol. Symp., 53-61
- Sprouse R. F., Garner H. E. und Green E. M. (1987): Plasma endotoxin levels in horses subjected to carbohydrate induced laminitis. Equine vet. J. 19, 25-28
- Stephans K. A. (1982): The effect of repeated sublethal chronic infusion of endotoxin in the equine. Proc. 1st Equine Endotoxemia – Laminitis Symp Newsletter 2, 57-64
- Tisserand J. L., Candau M., Houiste A. und Masson C. (1977): Evolution de quelques paramètres physico-chimiques du contenu caecal d'un poney au cours du nyctémère. Ann. Zootechn. 26, 429-434
- Tisserand J. L., Ottin-Pecchio M. und Rollin G. (1980): Effect du mode distribution du foin et des céréales sur l'activité cellulytique dans le gros intestin du poney. Reprod. Nutr. Develop. 20, 1685-1689
- Urbaschek R. und Urbaschek B. (1990): The mediation of endotoxin-induced beneficial effects by cytokines. In: Endotoxin (Eds.: Friedman H., Klein T. W., Nakano M., Nowotny A.). New York und London: Plenum Press, 549-555
- Weiss D. J., Evanson O. A., MacLeay J. und Brown D. R. (1998): Transient alteration in intestinal permeability to TechnitiumTc^{99m} diethylenetriaminopentaacetat during the prodomal stages of alimentary laminitis in ponies. Am. J. Vet. Res. 59, 1431-1434
- Wilke S. (1992): Zur praeilealen Verdaulichkeit von Hafer und Mais verschiedener Zubereitungen beim Pferd. Hannover: Tierärztl. Hochschule, Diss.
- Willard J. G., Willard J. C., Wolfram S. A. und Baker J. P. (1977): Effect of diet on cecal pH and feeding behaviour of horses. J. Anim. Sci. 45, 87-93

PD Dr. Annette Zeyner
 Albrecht-Daniel-Thaer-Institut für Agrarwissenschaften
 An-Institut an der Universität Leipzig
 Gustav-Kühn-Straße 8
 04159 Leipzig
 zeyner@aol.com