

Aus der medizinischen Betriebseinheit  
Institut für Anatomie und Zellbiologie  
des Klinikums der Justus-Liebig-Universität Gießen

Eingereicht über das Institut für Veterinär-Anatomie, -Histologie und -Embryologie  
der Justus-Liebig-Universität Gießen

**Morphologische und morphometrische Untersuchung des  
Dickdarmes der Koalas,  
einschließlich einer vergleichenden Gegenüberstellung der Darmtrakte  
von Koala, Schwein und Pferd**

**Inaugural-Dissertation**  
zur Erlangung des Doktorgrades beim  
Fachbereich Veterinärmedizin  
der Justus-Liebig-Universität Gießen

Eingereicht von  
MATTHIAS RADEMANN

Gießen 2003

Aus der medizinischen Betriebseinheit  
Institut für Anatomie und Zellbiologie  
des Klinikums der Justus-Liebig-Universität Gießen

Betreuer: PD Dr. med. wis. R. L. Snipes

Eingereicht über das Institut für Veterinär-Anatomie, -Histologie und -Embryologie  
der Justus-Liebig-Universität Gießen

Im Fachbereich vertreten durch: Prof. Dr. med. Dr. h.c. R. Leiser

**Morphologische und morphometrische Untersuchung des  
Dickdarmes der Koalas,  
einschließlich einer vergleichenden Gegenüberstellung der Darmtrakte  
von Koala, Schwein und Pferd**

**Inaugural-Dissertation**

zur Erlangung des Doktorgrades beim  
Fachbereich Veterinärmedizin  
der Justus-Liebig-Universität Gießen

Eingereicht von  
MATTHIAS RADEMANN  
Tierarzt aus Bochum (NRW)

Gießen 2003

Mit Genehmigung des Fachbereichs Veterinärmedizin  
der Justus-Liebig-Universität Gießen

Dekan: Prof. Dr. med. vet. Dr. h.c. B. Hoffmann

---

1. Berichterstatter: PD Dr. med. wis. R. L. Snipes
2. Berichterstatter: Prof. Dr. med. vet. Dr. h.c. R. Leiser

Tag der mündlichen Prüfung: 14.01.2003

## **Meinen Eltern**



## **Inhaltsverzeichnis**

<b>I.</b>	<b>Inhaltsverzeichnis</b>	
<b>II.</b>	<b>Auflistung der Abbildungen und Tabellen</b>	
<b>1.</b>	<b>Einleitung</b> .....	<b>1</b>
<b>2.</b>	<b>Ziel der Arbeit</b> .....	<b>3</b>
<b>3.</b>	<b>Lebensraum und Lebensweise der Koalas</b>	
3.1	Taxonomie .....	4
3.2	Habitat und Feinde .....	5
3.3	Anatomische Besonderheiten der Gliedmaßen .....	6
3.4	Ernährung .....	6
3.5	Fortpflanzung .....	7
3.6	Parasiten und Erkrankungen .....	9
<b>4.</b>	<b>Material und Methoden</b>	
4.1	Tiere .....	10
4.2	Fixierung .....	10
4.3	Bestimmung der Grundoberfläche .....	11
4.4	Bestimmung des Oberflächenvergrößerungsfaktors 2. Ordnung .....	11
4.4.1	Probeentnahme der Präparate und deren weitere Fixierung .....	12
4.5	Gewebeeinbettung .....	12
4.6	Bestimmung der Orte der Probeentnahme .....	13
4.7	Meßvorrichtung .....	14
4.7.1	Vorteile des halbautomatischen Videoplan-Analysesystems .....	15

## 5. Ergebnisse

5.1	Morphologie / Morphometrie .....	18
5.1.1	Großes Netz / Omentum majus .....	20
5.1.2	Magen / Gaster .....	21
5.1.3	Dünndarm / Intestinum tenue .....	21
5.1.4	Dickdarm / Intestinum crassum .....	22
5.1.4.1	Blinddarm / Caecum .....	22
5.1.4.2	Grimmdarm / Colon .....	23
5.1.5	Mastdarm / Rektum .....	24
5.2	Histologie Caecum – proximales Colon .....	26
5.3	Meßwerte der untersuchten Koalas .....	32
5.3.1	Körpergewicht .....	32
5.3.2	Länge der einzelnen Kompartimente des Verdauungstraktes .....	32
5.3.3	Durchschnittliche Länge der einzelnen Kompartimente .....	33
5.4	Bestimmung der Grundoberfläche .....	34
5.4.1	Grundoberfläche ohne Plicae longitudinales .....	34
5.4.2	Bestimmung der Fläche der Plicae longitudinales .....	35
5.4.3	Grundoberfläche einschließlich Plicae longitudinales .....	37
5.5	Bestimmung des Oberflächenvergrößerungsfaktors (OVF) 2. Ordnung .....	38
5.5.1	OVF 2. Ordnung, Koala 1 .....	38
5.5.2	OVF 2. Ordnung, Koala 2 .....	39
5.5.3	OVF 2. Ordnung, Koala 3 .....	39
5.5.4	Durchschnittliche OVF 2. Ordnung der verschiedenen Kompartimente .....	40
5.6	Grundoberfläche einschließlich Plicae longitudinales und OVF 2. Ordnung .....	41
5.7	Oberflächenvergrößerungsfaktor 3. Ordnung .....	42
5.8	Gesamte Grundoberfläche des Verdauungstraktes eines Koalas .....	43
5.9	Volumen der einzelnen Kompartimente des Verdauungstraktes .....	44
5.10	Zusammenfassung aller morphometrischen Daten .....	45

5.11	Koeffizientenbildung zur vergleichenden Gegenüberstellung .....	48
5.11.1	Koeffizient der Fläche (Flächen-Verhältnisse) .....	48
5.11.2	Koeffizient des Volumens (Volumen-Verhältnisse) .....	50
5.11.3	Verhältnis aus Fläche und Volumen .....	51

## 6. Diskussion

6.1	Entwicklung von Modellen für den Gastro-Intestinal-Trakt .....	53
6.2	Katalyse / Autokatalyse .....	57
6.3	Ernährungsstrategien von Herbivoren und Omnivoren .....	61
6.3.1	Caecum-Fermenter .....	65
6.3.2	Funktionelle Einheit Caecum – proximales Colon .....	67
6.3.3	Colon-Fermenter .....	68
6.3.4	Dickdarm-Motilität .....	69
6.4	Physiologie .....	71
6.4.1	Eukalyptus als Nahrungsgrundlage .....	71
6.4.2	Darmflora .....	74
6.5	Vergleichende Gegenüberstellung des Darmes von Koala, Schwein .....	76
	und Pferd	
6.5.1	Verdauungstrakt Schwein ( <i>Sus scrofa</i> ) .....	76
6.5.1.1	Taxonomie .....	76
6.5.1.2	Anatomie Verdauungstrakt .....	76
6.5.1.3	Morphometrische Daten Schwein .....	79
6.5.1.4	Koeffizienten Schwein .....	80
6.5.1.5	Fermentationsart .....	80
6.5.1.6	Reaktorenarrangement .....	81
6.5.2	Verdauungstrakt Pferd ( <i>Equus caballus</i> ) .....	82
6.5.2.1	Taxonomie .....	82
6.5.2.2	Anatomie Verdauungstrakt .....	82
6.5.2.3	Morphometrische Daten Pferd .....	86
6.5.2.4	Koeffizienten Pferd .....	87
6.5.2.5	Fermentationsart .....	88
6.5.2.6	Reaktorenarrangement .....	88

6.6	Abschließende Interpretation der Ergebnisse .....	89
6.6.1	Vergleich Koala – Schwein .....	89
6.6.2	Vergleich Koala – Pferd .....	91
6.6.3	Vergleich Koala - Schwein + Pferd .....	92
6.6.3.1	Koeffizient der Fläche .....	92
6.6.3.2	Koeffizient des Volumens .....	93
6.6.3.3	Verhältnis aus Fläche und Volumen .....	94
6.6.3.4	Zusammenfassende Gegenüberstellung .....	95
	der einzelnen Verdauungstrakte	
<b>7.</b>	<b>Zusammenfassung</b> .....	<b>96</b>
<b>8.</b>	<b>Summary</b> .....	<b>98</b>
<b>9.</b>	<b>Literaturverzeichnis</b> .....	<b>100</b>
<b>10.</b>	<b>Danksagung</b> .....	<b>111</b>

## Auflistung der Abbildungen und Tabellen

### Abbildungen:

Abb. 4.1	Schematische Darstellung des Verfahrens zur Bestimmung der ..... Grundoberfläche	16
Abb. 4.2	Schematische Darstellung des Verfahrens zur Bestimmung des ..... Oberflächenvergrößerungsfaktors 2. Ordnung	17
Abb. 5.1	In situ Darstellung des Magen-Darm-Traktes eines Koalas .....	20
Abb. 5.2	In situ Darstellung des Magen-Darm-Traktes eines Koalas, ..... bei nach links aus dem Abdomen gelegtem Caecum-Konvolut	20
Abb. 5.3	Darstellung der Plicae longitudinales bei eröffnetem Caecum .....	23
Abb. 5.4	Magen-Darm-Trakt eines Koalas nach Entnahme aus frischtotem ..... Tier	25
Abb. 5.5 a/b	LM-Darstellung des Übergangsbereiches Caecum – proximales ..... Colon	28
Abb. 5.6 a/b	LM-Darstellung einer Dickdarmfalte aus dem Bereich des ..... prox. Colon einschließlich des ihn überziehenden Bakterienraumes	29
Abb. 5.7 a/b	LM-Darstellung der Schleimhaut des distalen Colon .....	30
Abb. 5.8	LM-Darstellung des proximalen Colon .....	31
Abb. 5.9	EM-Darstellung der Schleimhaut des Caecums .....	31
Abb. 6.1	Schematische Darstellung der einzelnen Reaktoren-Typen .....	56
Abb. 6.2	Schematische Darstellung des Magen-Darm-Traktes der Schweine .....	78
Abb. 6.3	Schematische Darstellung des Magen-Darm-Traktes der Pferde .....	85
Abb. 6.4	Verhältnis aus Dickdarm- und Dünndarmfläche .....	92
Abb. 6.5	Verhältnis aus Dickdarm- und Dünndarmvolumen .....	93
Abb. 6.6	Verhältnis aus Fläche zum Volumen des gesamten Dickdarms .....	94

**Tabellen:**

Tab. 6.1	Vergleich der Charakteristika der drei Idealtypen der Reaktoren .....	55
Tab. 6.2	Katalytische Quellen und chemische Reaktoren, die zum Aufschluß ... der Nahrung im Verdauungstrakt von Säugetieren genutzt werden	60
Tab. 6.3	Charakteristika der verschiedenen Caecum-Fermenter-Typen .....	65
Tab. 6.4	Vergleich der funktionellen Charakteristika von Caecum und .....	66
	prox. Colon bei Caecum-Fermentern	
Tab. 6.5	Interspezifischer Vergleich des Verdauungstraktes von Koala, .....	95
	Schwein und Pferd	

## **1. Einleitung**

Aus europäischer Sicht stellt der Koala (*Phascolarctos cinereus*, Goldfuß 1817) nicht nur wegen seiner geographischen Isolation, begrenzt auf den fünften Kontinent, sondern auch wegen der dadurch bedingten funktionellen und morphologischen Adaptation, insbesondere seines Verdauungstraktes, ein aus anatomischer Sicht ausgesprochen interessantes Untersuchungsobjekt dar.

Neben dem Koala gibt es weltweit nur noch drei weitere Vertreter, die in der Lage sind Eukalyptus, mit all seinen toxischen Bestandteilen, entweder als Hauptnahrungsquelle oder zumindest als einen Hauptbestandteil ihrer Ernährung nutzen zu können, nämlich den Riesengleitbeutler (*Petauroides volans*, Kerr 1792) sowie zwei Vertreter aus der Familie der Kletterbeutler, und zwar der Ringelschwanz-Kletterbeutler (*Pseudocheirus peregrinus*, Boddaert 1785) und die Buschschwanzbeuteltiere (*Trichosurus vulpecula*, Kerr 1792).

Die Methodik dieser Arbeit stellt eine Kombination der klassischen vergleichenden Anatomie mit der modernen, von Snipes (1995, 1997) eingeführten Technik der Morphometrie dar, die es ermöglicht, mit nur drei Exemplaren einer Art auszukommen und dabei trotzdem statistisch gesicherte, vergleichbare und aussagekräftige Daten zu erhalten.

Dabei wird der gesamte Darmtrakt eines frischtoten Tieres noch in seiner in situ-Position durch Injektion einer Fixierungslösung in das Lumen fixiert. Anschließend wird der anfixierte Darm entnommen, der Länge nach eröffnet und von der Fixierungslösung gereinigt. Im Folgenden werden nun die verschiedenen Ebenen der Oberflächenvergrößerung ermittelt. Zunächst wird dabei die innere Oberfläche des gesamten Darmtraktes ermittelt, indem der eröffnete Darm zwischen Glasplatten gelegt und makroskopisch vermessen wird. Diese gesamte Oberfläche entspricht der Grundoberfläche des Darmtraktes. Da die Darmoberfläche jedoch nicht glatt ist, sondern durch zahlreiche Falten, Zotten und Krypten nicht unerheblich vergrößert wird,

muß die Grundoberfläche noch mit den Oberflächenvergrößerungsfaktoren der einzelnen Darmabschnitte multipliziert werden, um so die Gesamtheit der zur Resorption von Nahrungs-, Wasser- sowie Elektrolytbestandteilen zur Verfügung stehenden Oberfläche zu erhalten. Diese Oberflächenvergrößerungsfaktoren werden aus Abschnitten aller Darmanteile durch die sich anschließenden histologisch-morphometrischen Analysen gewonnen. Die Auswahl dieser Abschnitte erfolgt streng nach morphometrischen Gesichtspunkten, die für den jeweiligen Darmabschnitt repräsentativ sein müssen. Dabei wird zunächst die Vergrößerung der Mukosaoberfläche lichtmikroskopisch bestimmt. Hierbei erhält man die Oberflächenvergrößerung 2. Ordnung. Werden auch noch elektronenmikroskopische Aufnahmen mit einbezogen, bei denen insbesondere die Mikrovilli vermessen werden, erhält man den Oberflächenvergrößerungsfaktor 3. Ordnung.

Alles in allem erfaßt diese Methode so die Gesamtoberfläche aller Darmabschnitte, und nicht - wie in früheren Methoden - nur einzelne Darmbereiche, und spiegelt somit die intravitalen Resorptionsverhältnisse sehr genau wider.

## **2. Ziel der Arbeit**

Die Fragestellung der hier vorgelegten Arbeit besteht darin, die spärlichen Veröffentlichungen über den Verdauungstrakt der Koalas in Bezug auf dessen Morphometrie zu ergänzen und zu vervollständigen. In dieser Arbeit wird der Versuch unternommen - nicht wie früher üblich - den Verdauungstrakt ausschnittsweise zu betrachten, sondern ihn in seiner Gesamtheit zu analysieren. Der Untersuchungsschwerpunkt wird aus der Überlegung heraus, daß es sich bei den Koalas um Dickdarm-Fermenter der Gruppe der Caecum-Fermenter handelt, auf den Bereich des Dickdarmes gelegt. Ein Grund hierfür ist nicht zuletzt in dessen herausragenden morphologischen sowie funktionellen Entwicklung zu sehen.

Um die Besonderheit des Ernährungsverhaltens der Koalas und deren einzigartige Verdauungsstrategie hervorzuheben, erfolgt darüber hinaus ein Vergleich der gewonnenen Ergebnisse mit den hierzulande bestens bekannten Haussäugetieren Pferd und Schwein und deren Ernährungs- und Verdauungsstrategien. Diese Gegenüberstellung erscheint insbesondere deshalb sinnvoll, da es sich bei beiden Spezies ebenfalls um Dickdarm-Fermenter handelt, wobei sich insbesondere das Schwein als Allesfresser doch stark vom Koala, als extremem Nahrungsselektierer, abgrenzt.

### **3. Lebensraum und Lebensweise der Koalas**

#### 3.1 Taxonomie

Die Säugetiere, zu denen heute etwa 4.150 Spezies gezählt werden, werden in zwei Subklassen, und zwar in die Prototheria (Echidnas und Platypus) sowie die Theria (Beuteltiere und placentabildende Säugetiere) unterteilt. Innerhalb dieser zwei Subklassen können Unterteilungen in 20 weitere Ordnungen vorgenommen werden.

Zur Familie der Kletterbeutler (Phalangeridae), zu der rund 45 verschiedene Arten zählen, wird dabei unter anderem auch der Koala gerechnet. Wie auch der Koala sind alle Vertreter dieser Art vor allem pflanzenfressende Beuteltiere, wobei sich der Beutel bei allen, mit Ausnahme des Koalas, nach vorne öffnet. Ausschließlich beim Koala liegt die Beutelöffnung nach hinten. In aller Regel handelt es sich um dämmerungs- bzw. nachtaktive Baum- und Felsenkletterer, deren Verbreitungsgebiet der australische Raum ist.

Das Charaktertier der australischen Eukalyptuswälder, und heutzutage sicherlich ganz Australiens, ist der Koala (*Phascolarctos cinereus*), gemeinhin auch als Beutelbär bezeichnet. Dieser vor allem nachtaktive Blattfresser nutzt den Eukalyptusbaum nicht nur als primäre Nahrungsquelle, sondern auch als sein Lebensraum. Neben den Koalas zeigen vor allem Vertreter der Gattungen der Ringelschwanzbeutler (*Pseudocheirus*) sowie der Riesengleitbeutler (*Schoinobates*) ähnliche Lebens- und Freßgewohnheiten.

### 3.2 Habitat und Feinde

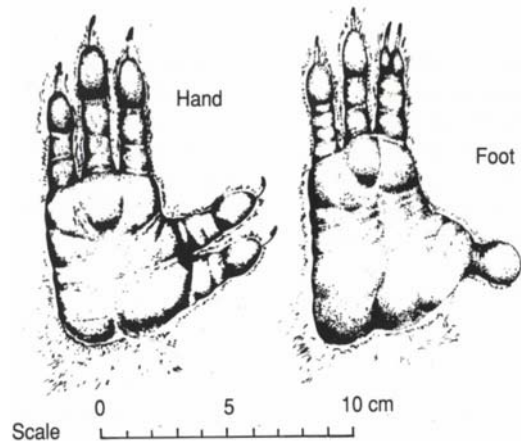
Der ursprüngliche Verbreitungsraum des Koalas erstreckte sich über die gesamten Eukalyptuswälder Ostaustraliens. Zu seinen ursprünglichen Feinden zählten früher nur die Beutelwölfe sowie die Beutelteufel. Außernormweise kann es vorkommen, daß ein Adler oder eine Eule einen jungen Koala reißt. Des Weiteren bildeten die Koalas Teil der Nahrung der australischen Ureinwohner, der Aboriginals. All dies hat jedoch keine ernste Gefahr für den Fortbestand seiner Art dargestellt.

Erst mit Beginn der Besiedlung des australischen Kontinents durch die Europäer kam es zu einem dramatischen Rückgang des Koalabestandes. Neben einer fortschreitenden Urbanisierung, die insbesondere in heutiger Zeit die größte Bedrohung darstellt, führte eine extreme Bejagung auf Grund seines ansprechenden und leider zeitweise weltweit begehrten Felles dazu, daß der Koala zeitweise ernsthaft in seinem Bestand bedroht wurde. Zum Glück kam es in den letzten Jahrzehnten durch eine fortschreitende Sensibilisierung der Bevölkerung weltweit, letztlich vor etwa 50 Jahren zum einem Jagdverbot. Außerdem begannen die Australier Schutzgebiete zu schaffen und die Koalas in ihren ursprünglichen Lebensräumen wieder anzusiedeln, nachdem diese bereits aus den Bundesstaaten Victoria und New-South-Wales fast gänzlich verschwunden waren, so daß der Fortbestand der Koalas heute gesichert scheint.

Ein weiterer Feind des Koalas ist der ursprünglich ebenfalls nicht auf dem australischen Kontinent beheimatete Dingo. Da es sich bei den Koalas um reine Baumtiere handelt, stellt es für den flinken Dingo kein Problem dar, die am Boden eher als unbedarft zu bezeichnenden Koalas beim Wechsel von einem Eukalyptusbaum zum nächsten zu reißen.

### 3.3 Anatomische Besonderheiten der Gliedmaßen

Ganz im Gegensatz zu der schwerfälligen Fortbewegung am Boden, entpuppt sich der Koala als guter Kletterer. Dies verdankt er unter anderem der zangenartigen Opponierbarkeit des ersten und zweiten Fingers sowie der ersten Zehe. Als weiterhin hilfreich erweisen sich das Zusammenwachsen der zweiten und dritten Zehe sowie spitze Krallen, die überall, mit Ausnahme der ersten Zehe, vorhanden sind (Forbes 1881).



### 3.4 Ernährung

Die ca. 60 bis 85 cm großen Tiere wiegen in der Regel zwischen 5 bis 15 kg. Sie werden durchschnittlich etwa 12 bis 15 Jahre, maximal bis zu 20 Jahre, alt und zeichnen sich als extreme Nahrungsspezialisten aus. Dabei ernähren sie sich ausschließlich von Eukalyptusblättern, von denen sie pro Tag etwa 1 kg aufnehmen. Von den über 600 bekannten Vertretern der Gattung *Eucalyptus* (Myrtaceae) dienen jedoch nur 6 Arten, wie z.B. *E. viminalis*, *E. punctata* sowie *E. tereticornis*, als regelmäßige Nahrungsquelle. Weitere 15 werden dagegen nur gelegentlich genutzt (Lawler et al. 1998, Hume 1999).

Ein hoher Rohfasergehalt, der die Blätter für den Koala nicht nur schwerverdaulich, sondern auch energetisch niederwertig macht, stellt neben bestimmten Ölen, die für die meisten Herbivoren toxisch sind, das zentrale Problem einer einseitigen Ernährung durch Eukalyptusblätter dar.

Durch Anpassung seines Verdauungstraktes - insbesondere des enorm entwickelten Caecums - sowie durch gezielte Auslese von Blättern mit einem Wassergehalt von mindestens 55%, einem Gehalt von wenigstens 2% essentieller Öle und einem hohen Anteil von Stickstoff im Verhältnis zu Tannin und Rohfaser, gelingt es dem Koala, genügend Nährstoffe und Energie seiner einseitigen Nahrung zu entziehen.

Jede der verschiedenen Eukalyptusarten ändert jahreszeitlich sowie ebenfalls in Abhängigkeit von der Landschaft seinen Gehalt an bestimmten ätherischen Ölen. So enthält insbesondere junges Laub einen hohen Gehalt an Blausäure und wird damit sogar für Koalas toxisch. Steigt der Gehalt an toxischen Substanzen in den Blättern des jeweiligen Baumes, von dem sich ein Koala gerade ernährt, ist dieser gezwungen, den Baum oder gegebenenfalls auch die Eukalyptusart zu wechseln. In diesem Moment wird er auf Grund seiner Behändigkeit am Boden zur leichten Beute seiner meist am Boden lebenden Feinde oder fällt dem Verkehr zum Opfer.

Diese einseitige Ernährung macht es schwierig, Koalas in Zoos außerhalb Australiens zu halten, geschweige denn zu vermehren. Dies ist bisher nur in San Francisco, Kalifornien, geglückt, da nur dort die Anzucht von Eukalyptusbäumen gelang.

### 3.5 Fortpflanzung

Mit etwa zwei bis vier Jahren (♀2J., ♂3-4J.) erreichen Koalas die Geschlechtsreife. Die Zyklusdauer beträgt beim saisonal polyoestrischen Beutelbär 27 bis 30 Tage. Die Paarungszeit beschränkt sich auf die Monate September bis Oktober.

Nach einer Tragzeit von etwa 25 bis 30 Tagen gebären die Koalas, für Beuteltiere typische, stark unterentwickelte Junge. Diese, zur Zeit der Geburt blinden und unbehaarten Jungtiere, sind etwa 2 cm lang und wiegen weniger als 1 g. Die Jungtiere kriechen instinktiv sofort nach der Geburt in den sich nach hinten öffnenden Beutel, wo sie sich an einer der beiden Zitzen des Muttertieres festsaugen. Dort verbleibt es

während der ersten 6 Lebensmonate und ernährt sich ausschließlich von der Muttermilch.

Ab etwa dem 7. Monat beginnt die Nahrungsumstellung. Dabei nimmt das Junge neben der Muttermilch zunehmend mehr von der Mutter vorverdaute Blätter, die den Verdauungstrakt schneller als gewöhnlich passieren, auf. Dabei muß das Junge den Beutel immer noch nicht verlassen, da es die vorverdaute Nahrung leicht vom Beutel aus vom After des Muttertieres aufnehmen kann. Auf diesem Wege nimmt der junge Koala neben den vorverdauten Blättern auch die zum Aufschluß und zur Entgiftung notwendigen Mikroorganismen aus dem Darm der Mutter auf.

Mit ca. 8 Monaten kommt es zur Entwöhnung von der Muttermilch. Das Junge verläßt nun zunehmend häufiger den Beutel und wird weitere 6 Monate von der Mutter auf dem Rücken getragen.

Auf Grund dieser langen und engen Mutter-Kind-Beziehung kommt es nur alle 2 Jahre zur Geburt von Jungen, wobei Zwillinge äußerst selten auftreten. Mit ca. 18 Monaten verläßt der junge Koala dann das Gebiet der Mutter und wird zum Einzelgänger. Obwohl sie bereits weit früher geschlechtsreif werden, erreichen Koalas erst mit etwa 4 (♀) bzw. 5 Jahren (♂) das Ende ihrer physischen Entwicklung (Grand & Barboza 2000).

Einzig während der Paarungszeit kommt es dazu, daß sich männliche Koalas einen kleinen "Harem halten", die sie samt ihrem Revier, das sie mit Hilfe einer Duftdrüse, die vorne am Brustkorb gelegen ist, kennzeichnen und gegen männliche Rivalen verteidigen. Nicht zuletzt dieses stark ausgeprägte Revierverhalten limitiert die Anzahl der in einer bestimmten Region vorkommenden Koalas.

### 3.6 Parasiten und Erkrankungen

Im allgemeinen scheinen Koalas nicht anfällig für Endoparasiten, insbesondere nicht für Darmparasiten, zu sein. In seltenen Fällen gelang es Cestoden der Gattung *Prototaenia obesa* sowie *Taenia geophiloides* (Mackerras 1958) nachzuweisen. Ein Grund für diese geringe Durchseuchung insbesondere mit Darmparasiten ist wohl in der Toxizität der Eukalyptusblätter zu suchen.

Untersuchungen in Gefangenschaft verstorbener Koalas ergaben weiterhin eine relativ hohe Inzidenz an Cryptococccen-Erkrankungen. Außerdem scheinen Ovarialzysten-Veränderungen ebenfalls häufig als Todesursache in Frage zu kommen (Pratt 1937, Backhouse & Bolliger 1960-61). Zu Beginn des zwanzigsten Jahrhunderts erlagen im Osten Australiens Millionen von Koalas Epidemien, die durch eine Periostitis der Schädelknochen sowie durch eine bestimmte Form einer Augenerkrankung ausgelöst wurden (Stead 1934, Troughton 1941).

## **4. Material und Methoden**

### 4.1 Tiere

Im anatomischen Institut der Justus Liebig-Universität in Gießen ist man zu dem Schluß gekommen, daß drei Tiere pro Spezies ausreichend für alle morphologischen und morphometrischen Studien sind. Dies gilt ebenso für verschiedene Altersgruppen und Entwicklungsstadien.

Eine Bestätigung, daß bereits drei Tiere pro Spezies ausreichend und aussagekräftige statistische Daten liefern, zeigte die 1997 veröffentlichte Arbeit von Snipes. Ein Grund hierfür ist unter anderem darin zu sehen, daß der gesamte Darm, und nicht wie sonst üblich nur Ausschnitte, vermessen wird.

### 4.2 Fixierung

Nach dem Tod der Tiere<sup>1</sup> wird das Abdomen schnellstmöglich durch mediane Inzision eröffnet. Zunächst erfolgt eine intrakorporale Fixierung der Eingeweide durch Injektion einer 5%-ig gepufferten Formaldehyd-Lösung (Formalin) in das Darmlumen. Zusätzlich zu dieser intrakorporalen in situ-Fixierung wird eine äußerliche Behandlung mit Formalin noch vor der Exzision des Darmes durchgeführt.

Die Fixierung des Darmes durch die oben beschriebenen Injektionen mit Formalin wird jeweils unter Vermeidung von Druck durchgeführt, so daß der Darm nicht geweitet wird. Sollte noch Darminhalt im Lumen verblieben sein, wird distal der Injektionsstelle eine Inzision vorgenommen, so daß der Darminhalt vorsichtig ausgewaschen werden kann.

Im Folgenden wird nun der gesamte Darm entnommen und durch einen Längsschnitt entlang des mesenterialen Ansatzes eröffnet und von der Fixierungslösung gereinigt.

---

<sup>1</sup> Sämtliches Tiermaterial wurde von Dr. F. N. Carrick, University of Queensland, St. Lucia, Department of Zoology and Entomology, Queensland, Australia, zur Verfügung gestellt. Alle Sektionen erfolgten unter seiner Obhut. Die verwendeten Tiere verendeten entweder im Straßenverkehr oder auf Grund von Hundeattacken.

Zu diesem Fixierungszeitpunkt können die Proben für die sich später anschließenden lichtmikroskopischen Untersuchungen entnommen werden.

#### 4.3 Bestimmung der Grundoberfläche

Der gesamte Dickdarm wird dabei in Segmente geeigneter Größe, sog. Streifen, für die makroskopische Bestimmung der inneren Oberfläche des gesamten Darmtraktes zerteilt (Ebene 1). Die so gewonnenen Streifen werden, bevor sie zur Vermessung zwischen zwei Glasplatten gelegt werden, kurzzeitig mit Formalin nachfixiert. Gemeinsam mit der zuvor durchgeführten Präfixation verhindert dies eine Ausdehnung des Darmes, während dieser zwischen den Glasplatten liegt. Die obere Glasplatte wird vorsichtig ohne Druck auf den Schnitt gelegt. Im weiteren können die Glasplatten von unterhalb beleuchtet werden, so daß die Konturen der Streifen auf transparentes Papier übertragen werden können.

Das transparente Papier mit den Konturen wird nun auf eine mit einem Computer verbundene Vermessungsplatte, die mit einem Kontron halbautomatischen Videoplan-Analysesystem verbunden ist und mit Software zur Bestimmung von Flächen (in mm<sup>2</sup>) ausgestattet ist, gelegt. Die Summe der so gemessenen Darmumrisse entspricht der Grundoberfläche (Abb. 4.1).

#### 4.4 Bestimmung des Oberflächenvergrößerungsfaktors 2. Ordnung

Um die Oberflächen ober- und unterhalb dieser ermittelten Grundoberfläche, hervorgerufen durch mikroskopisch sichtbare Strukturen wie z. B. offene Krypten, Villi oder auch Falten, zu erhalten, werden die Proben für die lichtmikroskopischen Analysen dem von Snipes (1994) entwickelten Bildanalyse-Programm unterzogen (Abb. 4.2).

#### 4.4.1 Probeentnahme der Präparate und deren weitere Fixierung

Nachdem der Darm in situ intraluminal fixiert und anschließend entnommen und der Länge nach eröffnet worden ist, aber noch bevor die Scheiben zwischen die Glasplatten zur Bestimmung der Grundoberfläche plaziert werden, werden Proben aus vorbestimmten Gebieten des Darmes mit Hilfe eines Kork-Bohrers von geeigneter Größe ausgestanzt, so daß wenigstens drei Viertel des Darmumfangs eingeschlossen sind. Auf diese Weise entstehen scheibenförmige Proben.

Die ausgestanzten Proben werden, mit der Mukosa nach oben zeigend, auf eine flache Unterlage gelegt und mit Bouin-Flüssigkeit bedeckt und fixiert. Danach werden die Proben in Behältnisse, die die gleiche Fixationslösung enthalten, für wenigstens 24 Stunden gelegt und anschließend für die Lichtmikroskopie nach folgendem Schema weiterverarbeitet:

1. ansteigende Serien von Ethyl-Alkohol (80%, 90%, 96%, 99%) für 0,5-1 Stunde
2. gleiche Volumina eines 99%-igen Ethyl-Alkohols und Methyl-Benzoats über Nacht
3. Methyl-Benzoat, zwei Wechsel, über Nacht
4. gleiche Volumina Methyl-Bezoat und flüssiges Paraffin für 3-6 Stunden
5. flüssiges Paraffin über Nacht
6. geschmolzenes Paraffin, drei Wechsel, für 6 Stunden
7. Einbettung

#### 4.5 Gewebe-Einbettung

Die Scheibe sollte auf ihrer Kante liegend eingebettet werden. Dieser Weg stellt sicher, daß die Ebenen der Schnitte immer senkrecht zur Mukosa liegen, so daß die gesamte Darmwand in die Schnitte einbezogen wird. Des weiteren, um stereologischen Erfordernissen gerecht zu werden, werden die verschiedenen Scheiben in wahllos festgelegten Winkeln von einer Probe zur nächsten entnommen.

#### 4.6 Bestimmung der Orte der Probeentnahme

Die Bestimmung der Lokalisierung der Probeentnahmen ist der mit Abstand umstrittenste Punkt und verlangt Vorkenntnisse über die Architektur des Darmes. Idealerweise sollten ausgedehnte morphologische Studien des Darmes durchgeführt werden, bevor dieser in die Messungen einbezogen wird. Als noch günstiger erweist sich, neben der Kenntnis der makroskopischen Gegebenheiten, eine ebenfalls gute Kenntnis der mikroskopischen Architektur des jeweiligen Darmes, da auch diese sich alles andere als einheitlich darstellt. Probeentnahmen an einem unbekanntem Darm durchzuführen, birgt immer die Gefahr, Besonderheiten des jeweiligen Darmes zu übersehen und diese dadurch bedingt nicht in die Untersuchungen einzubeziehen. Ein gutes Beispiel für interspezifische Varietäten stellen z.B. die Plicae longitudinales im Dickdarm des Koalas oder auch die Plicae circulares des menschlichen Dünndarms dar. Nach der von Snipes eingeführten Methode werden derlei Strukturen zunächst makroskopisch abgegrenzt und im Folgenden dann direkt, wie oben in Bezug auf die Bestimmung der Grundoberfläche beschrieben, gemessen. Diese Strukturen werden als eigenständige Einheiten betrachtet und im Weiteren der zuvor bestimmten Grundoberfläche zugerechnet. Dabei vergrößern die oben genannten Beispiele die Gesamtoberfläche zum Teil nicht unerheblich und würden bei deren Übersehen das Ergebnis stark verfälschen.

Neben diesen makroskopisch sichtbaren Strukturen müssen anschließend mittels histologisch-morphometrisch ermittelten Analysen die rein mikroskopisch erkennbaren Strukturen, wie z.B. Zotten und Krypten der Gesamtoberfläche in Form von Oberflächenvergrößerungsfaktoren zugerechnet werden. Dabei werden alle lichtmikroskopisch auswertbaren Aufwerfungen der Mukosa als Oberflächenvergrößerungsfaktoren 2. Ordnung und die rein elektronenmikroskopisch darstellbaren Vergrößerungen der Mukosa als Oberflächenvergrößerungsfaktoren 3. Ordnung bezeichnet.

Bei der Ermittlung der Oberflächenvergrößerungsfaktoren 2. Ordnung wird bei der Untersuchung der einzelnen lichtmikroskopischen Schnitte immer nach dem selben Verfahren vorgegangen:

Mit Hilfe eines Cursors, der an einen Computer angeschlossen ist, wird zunächst eine Referenzlinie festgelegt, die sich über die gesamte Länge des Schnittes erstreckt. Im Folgenden wird nun die durch Krypten und Zotten verursachte Vergrößerung dieser Mukosaanteile ebenfalls mit dem Cursor ausgemessen und anschließend ins Verhältnis zur vorher ermittelten Referenzlinie gesetzt.

Die bereits zuvor ermittelte Grundoberfläche wird nun mit diesen Oberflächenvergrößerungsfaktoren multipliziert, so daß sie sich zum Teil nicht unerheblich vergrößert.

Weitergehende Informationen mit Verwendung statistischer Analysen in Hinblick auf die Gültigkeit dieser neuen Technik liefert als Erstbeschreiber Snipes (1995) in seiner Habilitationsschrift „Morphometry of the Mammalian Intestinal System - A methodological concept to incorporate the functionally important structural parameters of intestinal absorptive surfaces“.

#### 4.7 Meßvorrichtung

Halbautomatisches Videoplan-Analysesystem (Kontron):

Hierbei handelt es sich um ein computergestütztes Routineverfahren zur Bestimmung von Flächen und Längen. Dabei wurde ein Schiebe-Projektor mit einem Gestell und einem Spiegel ausgestattet, um die Bilder der mikroskopischen Schnitte mit ausreichender Vergrößerung ohne Verwendung eines Okulars auf eine Vermessungsplatte zu projizieren.

Die Umrisse der Bilder können dann mit Hilfe eines Cursors umfahren und ausgemessen werden. Das zugehörige Software-Programm ermöglicht direkte tabellarische Auflistungen sowie kombinierte statistische Analysen. Auf diesem Weg kann das Verhältnis der gefalteten Mukosa gegenüber der Referenzlinie als Oberflächenvergrößerungsfaktor bestimmt werden.

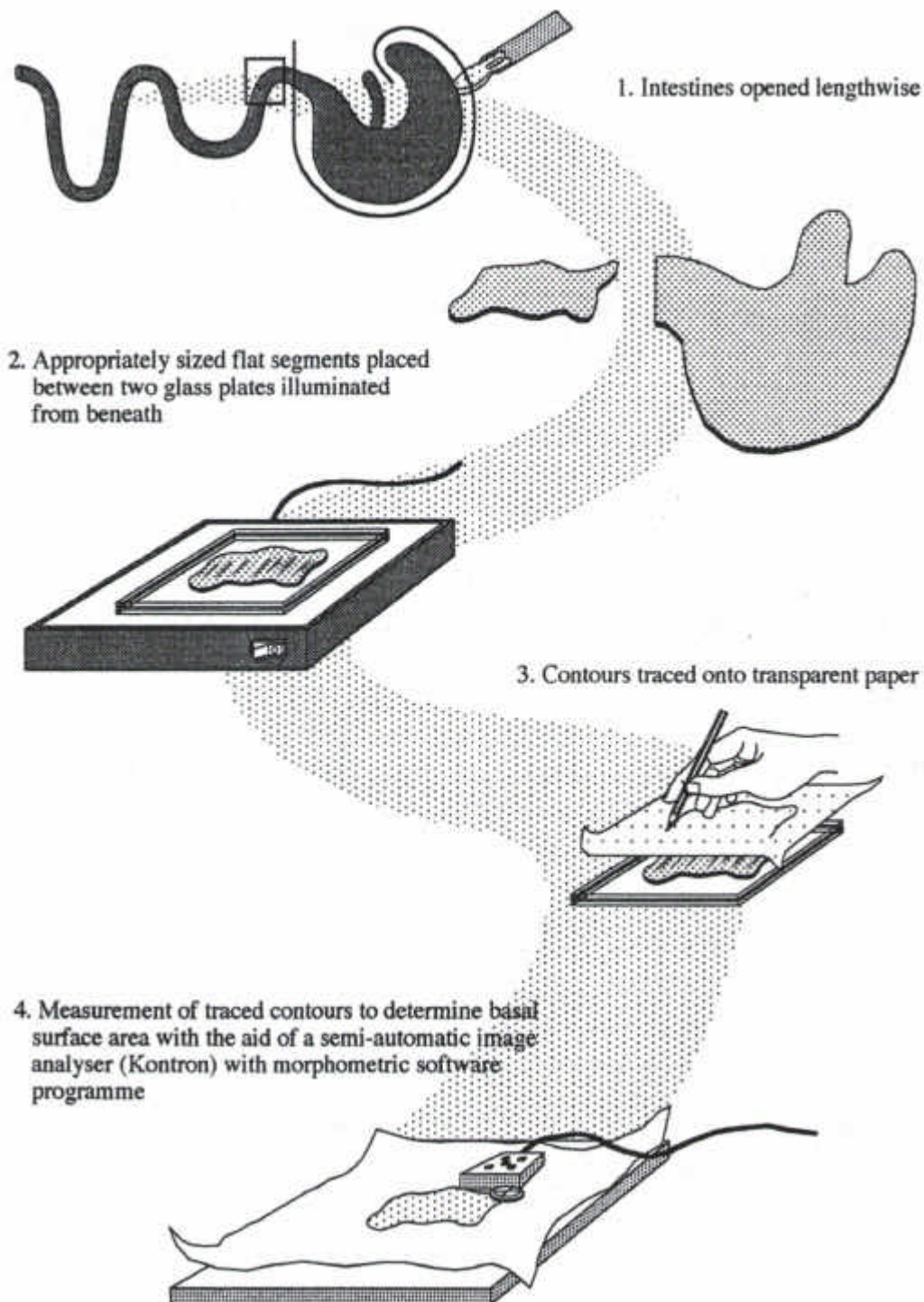
#### 4.7.1 Vorteile des halbautomatischen Videoplan-Analysesystems

Die Anwendung des halbautomatischen Kontron-Systems ermöglicht eine exakte manuelle Messung zuvor in Augenschein genommener Strukturen mit Hilfe eines Cursors, verbunden mit einer gleichzeitigen computergestützten Auswertung der vermessenen Strukturen. Dabei erweist sich insbesondere die automatische Datenverarbeitung als außerordentlich zeitsparend.

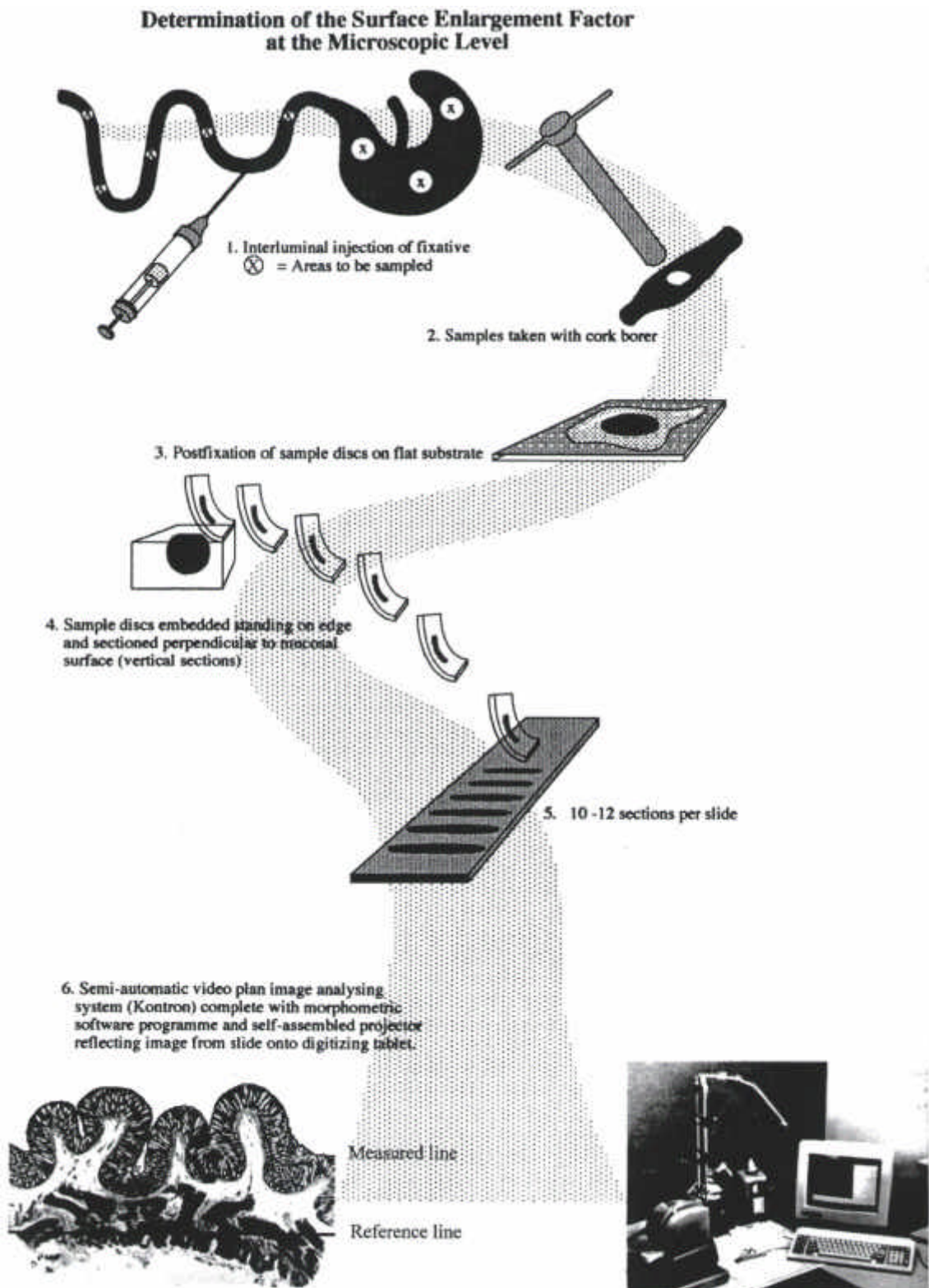
Die vollautomatischen Systeme vermessen hingegen auch Strukturen, die, für den Betrachter offensichtlich, den zu messenden oberflächenvergrößernden Strukturen nicht zuzurechnen waren. Dies bedeutete eine häufige Unterbrechung des Meßvorganges mit sich anschließenden Korrekturen.

Die Benutzung eines Projektors ermöglicht dem Betrachter ein bei weitem größeres Blickfeld auf die Schnitte, als dies unter Benutzung eines Mikroskops möglich wäre. So ist es möglich den gesamten Schnitt in nur einem Arbeitsschritt auszumessen, und dies auch noch in einer weit weniger ermüdenden Art und Weise.

## Determination of Basal Surface Area



**Abb. 4.1** Schematische Darstellung des Verfahrens zur Bestimmung der Grundoberfläche



**Abb. 4.2** Schematische Darstellung des Verfahrens zur Bestimmung des Oberflächenvergrößerungsfaktors 2. Ordnung

## **5. Ergebnisse**

### 5.1 Morphologie / Morphometrie

Wie eingangs bereits erwähnt, bezieht sich die einzigartige Stellung des Koalas innerhalb des Tierreiches nicht nur auf dessen strikte Spezialisierung auf bestimmte Eukalyptusarten, sondern auch auf seinen sowohl hochkomplexen als auch hochentwickelten Verdauungstrakt. Dabei nimmt die enorme Größe des Dickdarmes, insbesondere hier des Caecums, eine besondere Rolle in der Morphologie des Gastro-Intestinal-Traktes der Koalas ein.

Der Verdauungstrakt der Vertebraten entspricht nicht nur einer simplen Röhre, sondern vielmehr einem komplexen System, das aus zahlreichen strukturellen und funktionellen Komponenten unterschiedlicher Größen zusammengesetzt ist.

Allgemein betrachtet läßt sich feststellen, daß die jeweilige Morphologie und Funktionsweise der einzelnen Kompartimente des Gastro-Intestinal-Traktes einer jeweiligen Spezies zurückzuführen sind auf deren Ernährungsweise (Caton 1997) sowie deren Energiebedarf, der sich aus Parametern, wie z.B. Grundumsatz, Bewegung, Reproduktion usw., zusammensetzt (Starck 1989).

Prinzipiell läßt sich der Verdauungsapparat in zwei Hauptregionen unterteilen, die ihrerseits weiter unterteilt werden können (Nickel, Schummer, Seiferle, 1987):

#### I. Kopfdarm

##### 1.1 Mundhöhle

##### 1.2 Anhangsdrüsen der Mundhöhle

##### 1.3 Schlundkopf

## II. Rumpfdarm (siehe Abb. 5.4)

### 2.1 Vorderdarm

#### 2.1.1 Speiseröhre

#### 2.1.2 Magen

### 2.2 Mitteldarm = Dünndarm

### 2.3 Enddarm = Dickdarm

### 2.4 Afterkanal

### 2.5 Anhangsdrüsen des Darmes

All diese verschiedenen Kompartimente übernehmen bei der Aufschließung, Zersetzung und Verwertung der jeweiligen Nahrung einer Spezies unterschiedlichste Aufgaben. Dabei gehen Modifikationen der Morphologie und der Funktion dieser einzelnen Bereiche insbesondere auf Unterschiede hinsichtlich der jeweiligen Ernährungsstrategie oder metabolischen Strategie zurück (Hume & Warner 1980).

Die jeweilige Ernährungsstrategie einer gegebenen Spezies beschreibt die Art und Weise, in der die Nahrung im Gastro-Intestinal-Trakt aufgeschlossen wird und hängt dabei vor allem ab

- a) von der Art der aufgenommenen Nahrung sowie
  - b) von der Morphologie des jeweiligen Verdauungstraktes
- (Hume 1989, Stevens & Hume 1995).

Die Evolutionsbiologie geht davon aus, daß die funktionelle Kapazität eines jeweiligen Kompartimentes den jeweiligen Anforderungen, die an sie gestellt werden, angepaßt ist, nicht zuletzt um eine unnötige Energieverschwendung zu vermeiden (Diamond 1998).

Die oben bereits angesprochene, allgemein übliche Einteilung des Verdauungstraktes der Säugetiere, läßt sich dementsprechend natürlich auch auf den Koala übertragen. Allerdings unterscheidet sich sowohl die Morphologie als auch die Morphometrie des Verdauungstraktes des Beutelbäres z.T. erheblich von der anderer Säugetiere, was sich besonders eindrucksvoll am Caecum abzeichnet.



Abb. 5.1



Abb. 5.2

Abb. 5.1, Abb. 5.2 In situ Darstellung des Magen-Darm-Traktes der Koalas  
 (Abb. 5.2: Caecum-Konvolut nach links aus Abdomen gelegt)  
 a) Gaster, b) Intestinum tenue, c) Caecum, d) prox. Colon

### 5.1.1 Großes Netz / Omentum majus

Nach Eröffnung des Abdomens fällt bei der in situ Betrachtung des Bauchraumes sofort die Dominanz des Dickdarmes auf, der in allen vier Quadranten vertreten ist. Im Gegensatz zu den meisten anderen Spezies scheint ein Omentum majus, das sonst die Gesamtheit der Eingeweide vor einer direkten Betrachtung nach Eröffnung des Abdomens abschirmt, hier vollständig zu fehlen. Bei gründlicherer Betrachtung findet sich das große Netz jedoch, wenn auch stark verkleinert, im Bereich der rechten Regio hypochondriaca, wo es mit Teilen des Colon transversum verwachsen ist.

### 5.1.2 Magen / Gaster

Wie auch seine engsten Verwandten, die Wombats, weist der Koala einen relativ simpel strukturierten Magen auf. Dieser ist im Bereich des Epigastriums sowie der linken Regio hypochondriaca gelegen und ist von typisch zylindrischer, sackartiger Form. Sowohl Cardia als auch Pylorus zeigen nach rechts und sind deutlich voneinander abgrenzbar. Der Magenausgang hat Kontakt zur sehr prominent entwickelten Gallenblase, die zusammen mit der Leber vollständig unter den Rippenbögen verschwindet. Ebenfalls gut voneinander zu unterscheiden sind die Curvatura major und die Curvatura minor. Links des Oesophagus liegt deutlich sichtbar der Fundus. Die einzig herausragende Eigenschaft des Koalamagens stellt eine cardiogastrische Drüse (Oppel 1896, Johnstone 1898) dar, die etwa die Größe einer Walnuß aufweist. Diese Drüse, die sonst nur bei den nahen Verwandten, den Wombats, sowie bei Bibern zu finden ist, ist in der kleinen Krümmung des Magens, genau zwischen Cardia und Pylorus gelegen und mündet in etwa 30, in Größe und Form variabel strukturierte Öffnungen im Inneren des Magens (Krause, Cutts & Leeson 1977, Harrop & Degabriele 1976).

### 5.1.3 Dünndarm / Intestinum tenue

Der Dünndarm, der immerhin eine Länge von rund 170 cm sowie ein Volumen von knapp 100 ml aufweist (siehe 5.10), ist bei der Eröffnung des Abdomens zunächst nur im Bereich des rechten oberen Quadranten sowie zu einem geringen Anteil ebenfalls im rechten unteren Quadranten zwischen Anteilen vom Colon transversum und den cranialen Caecumwindungen zu erkennen. Größtenteils entzieht er sich jedoch einer direkten Betrachtung, da er sonst fast vollständig vom massiven Dickdarm bedeckt ist. Eine exakte Abgrenzung der einzelnen Dünndarmabschnitte ist äußerlich nur unzureichend durchführbar. Das Duodenum zieht, ausgehend vom Pylorus, zunächst caudalwärts und zur rechten Seite. Dabei kommt der Zwölffingerdarm ventral der rechten Niere sowie dorsal des Colon ascendens zu liegen. Die restlichen Dünndarmabteilungen, die nicht deutlich voneinander abzugrenzen sind, schmiegen sich auf Grund ihrer losen Aufhängung variabel zwischen die übrigen Darmabschnitte.

Der Übertritt vom Dünndarm in den Dickdarm erfolgt im Übergangsbereich zwischen Caecum und proximalem Colon.

#### 5.1.4 Dickdarm / Intestinum crassum

##### 5.1.4.1 Blinddarm / Caecum

Bereits makroskopisch bemerkenswert ist unumstritten das Caecum des Koalas. Bei einer Länge von ca. 130 cm sowie einem durchschnittlichen Volumen von 485 ml entfallen etwa 24 % der gesamten zur Verfügung stehenden Resorptionsfläche auf den Blinddarm (siehe 5.10). Damit stellt der Koala dasjenige Tier mit dem bei weitem höchst entwickelten Caecum dar. Dies wird augenblicklich nach Eröffnung der Bauchhöhle eindrucksvoll deutlich, da die beiden unteren Quadranten fast gänzlich durch die Caecumlagen ausgefüllt werden. Dabei liegt der mächtige Blinddarm quer zur Längsachse des Tieres aufgewunden im Abdomen. Außergewöhnlich zeigt sich weiterhin die Lage der Caecumspitze. Diese zieht caudalwärts, links des Rektums sowie dorsal der Vesica urinaria liegend, bis tief hinein in die Beckenhöhle. Das längsgestreifte Äußere des Blinddarmes, das im Übrigen ebenfalls ein Merkmal des proximalen Colons ist, geht auf die innen liegenden Plicae longitudinales zurück, die außen in Form von weißen Taenien sichtbar werden (Abb. 5.1 - 5.3). Diese Längsfalten, die neben dem Caecum ebenfalls im Bereich des proximalen Colons anzutreffen sind, stellen das bei weitem herausragendste Merkmal des Verdauungstraktes der Koalas dar und sind in dieser Ausprägung im Tierreich einzigartig. Einzig die Plicae circulares des menschlichen Dünndarmes können einem Vergleich standhalten (siehe auch 5.4.2).



**Abb. 5.3** Darstellung der Plicae longitudinales bei eröffnetem Caecum

#### 5.1.4.2 Grimmdarm / Colon

Auch das Colon des Koalas kann in unterschiedliche Abteilungen untergliedert werden:

Das *proximale Colon*, das mit einer Länge von nur 74,7 cm recht kurz erscheint, zieht rechtsseitig entlang der Bauchwand bzw., in seinem oberen Anteil, entlang des Rippenbogens nach cranial. Mit ca. 650 ml Volumen entfallen knapp 50 % des gesamten Volumens des Verdauungstraktes auf das proximale Colon (siehe 5.10). Ähnliches gilt auch für seinen Anteil an der Resorptionsfläche des Darmes: Mit knapp 43 % bzw. etwa 19 m<sup>2</sup> (siehe 5.10) bildet das proximale Colon dasjenige Kompartiment mit der bei weitem größten zur Verfügung stehenden Resorptionsoberfläche.

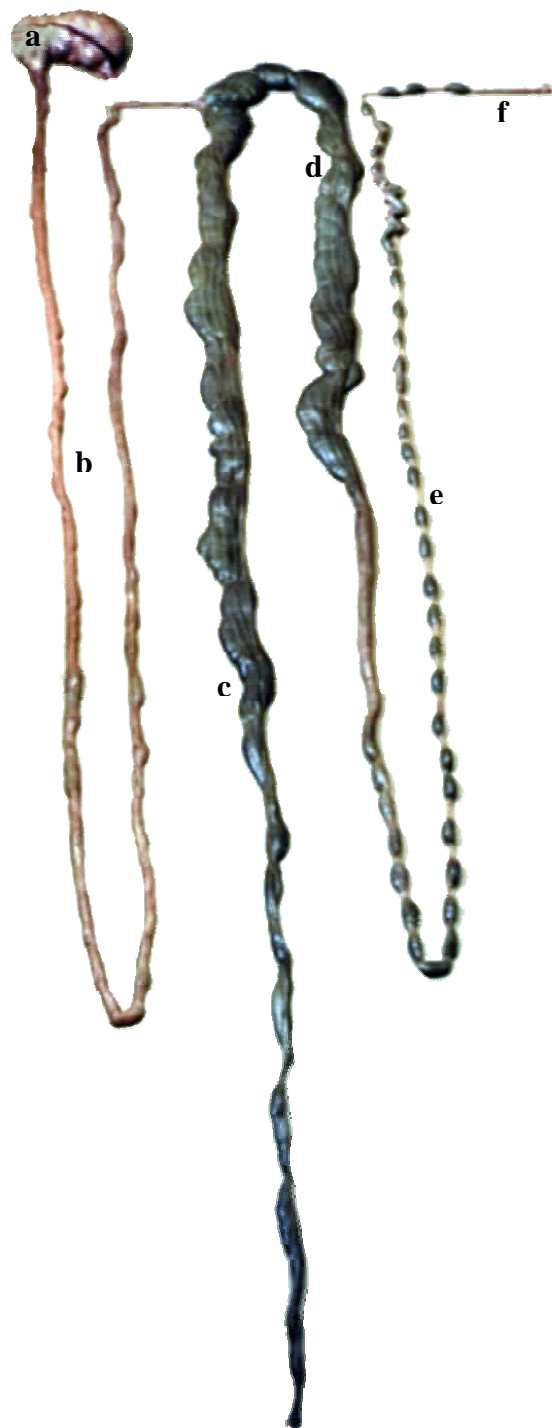
Das *distale Colon* ist insbesondere dadurch gekennzeichnet, daß es zu einer starken Einengung des Lumens kommt, bei gleichzeitigem Fehlen jeglicher Taenien bzw. Plicae longitudinales. Dementsprechend reduziert sich die Fläche auf nur etwa 2 m<sup>2</sup> (siehe 5.10) oder auf einen prozentualen Anteil der zur Resorption zur Verfügung stehenden Schleimhautfläche von nur noch ca. 4 (siehe 5.10). Entsprechendes gilt natürlich ebenfalls für das Volumen, das nur noch einem Anteil von 12 % (siehe 5.10) entspricht. Ganz im Gegensatz dazu entfallen mit 206 cm nahezu 36 % der Gesamtlänge des Darmes alleine auf den Bereich des distalen Colons (siehe 5.10).

Das distale Colon entspringt rechtsseitig, gerade unterhalb des Rippenboges, und zieht nahezu parallel zur *Curvatura major* des Magens in die linke Körperhälfte. Kennzeichnend für das distale Colon ist ein sehr breites und lockeres Mesocolon, das es diesem Kompartiment ermöglicht, eine Serie lockerer Schlingen zu formen, die nur dann in Erscheinung treten, wenn das gesamte Darmkonvolut nach links aus dem Abdominalraum herausgelegt wird.

Bei den Koalas empfiehlt sich, nicht eine Unterteilung in Colon ascendens, Colon transversum sowie Colon descendens vorzunehmen, wie dies beim Menschen und einer Vielzahl anderer Spezies der Fall ist (siehe Snipes et al. 1982, „Structural and functional differences in various divisions of the rabbit colon“).

#### 5.1.5 Mastdarm / Rektum

Der Enddarm der Koalas entspricht in seiner Form etwa der des distalen Anteils des Colons. Dieser im Beckenbereich gelegene Endabschnitt des Verdauungstraktes des Koalas ist nur wenige cm lang.



**Abb. 5.4** Magen-Darm-Trakt eines Koalas nach Entnahme aus frishtotem Tier  
a) Gaster, b) Intestinum tenue, c) Caecum, d) proximales Colon,  
e) distales Colon, f) Rektum

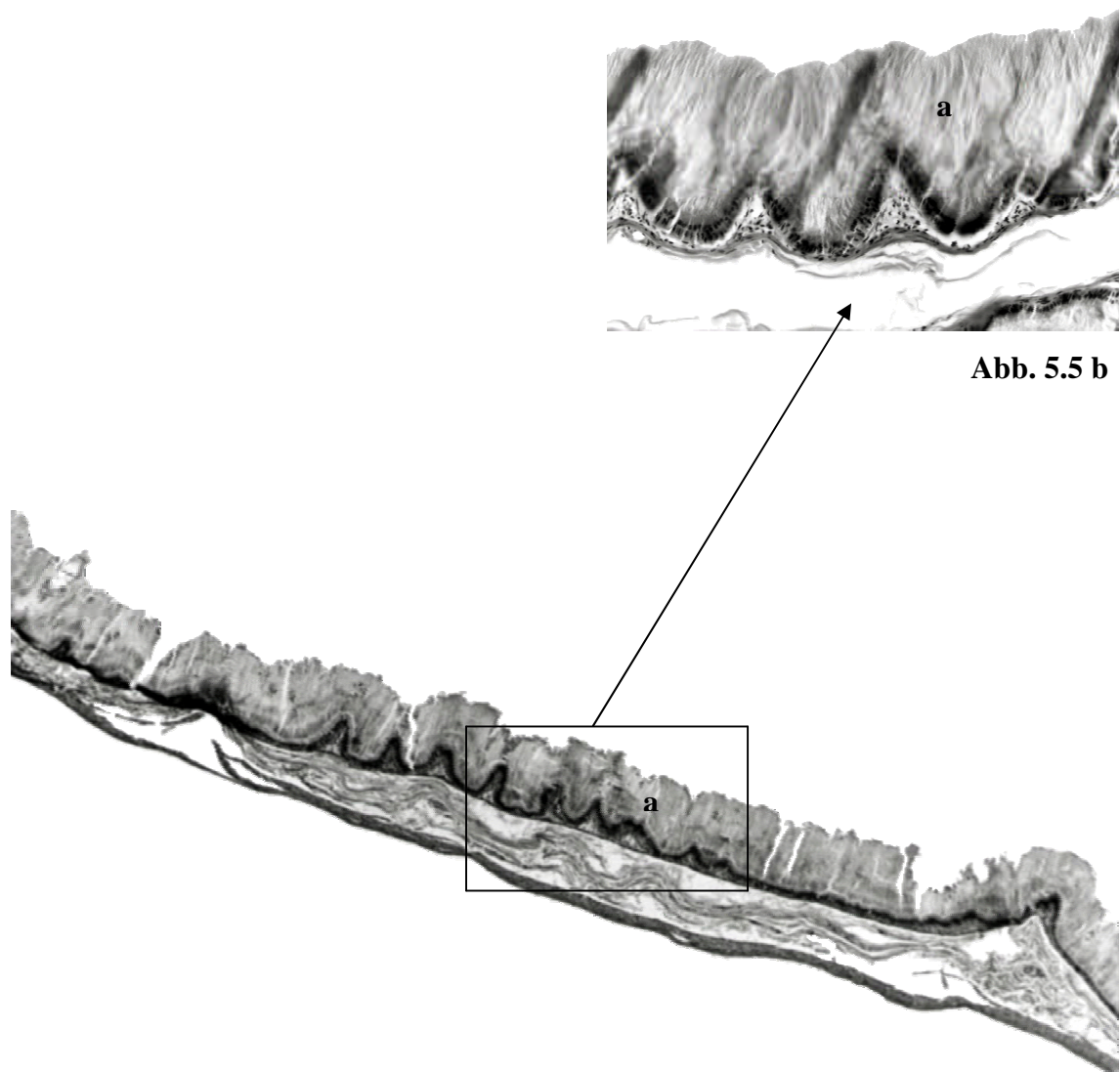
## 5.2 Histologie Caecum – proximales Colon

Histologische Untersuchungen des Wandaufbaus von Caecum und proximalem Colon weisen einen prinzipiell gleichen Aufbau auf wie dies bei den meisten anderen Säugern auch der Fall ist (Pfeiffer et al. 1974):

Das mehrreihige Zylinderepithel setzt sich vor allem aus Enterozyten sowie aus Schleim produzierenden Becherzellen zusammen. Diese Zellen sitzen einer normal strukturierten Basallamina auf und entwickeln nahe des Darmlumens Tight-junctions. Die epithelialen Interzellularspalten dehnen sich unterhalb dieser Verbindungsstellen aus und enthalten komplexe Interdigitationen der lateralen Zellmembranen. Die Enterozyten bilden an ihrer luminalen Seite lange Mikrovilli aus, besitzen im Bereich des apikalen Zytoplasmas zahlreiche Mitochondrien und ihr Nucleus ist der apikalen Membranseite zugewandt. Bei elektronenmikroskopischen Betrachtungen fallen eine Vielzahl von Vesikeln im Cytoplasma der Zellen auf, die mit dunklen Granula durchsetzt sind. Bei diesen handelt es sich aller Wahrscheinlichkeit nach um Peroxisomen, die mit Tanninkomplexen gefüllt sind (Abb. 5.9).

Die ausgedehnten Interzellularspalten sowie die zahlreichen Interdigitationen der lateralen Plasmamembranen der Enterozyten sprechen für einen Wassertransport aus dem Darmlumen in Richtung Lamina propria. Dieser ultrastrukturelle Prozess eines epithelialen Wassertransportes wurde bereits 1966 von Kaye et al. an der Gallenblase des Hasen nachgewiesen und entspricht dem des Koalas. Da Koalas ihren Flüssigkeitsbedarf fast ausschließlich über den Wassergehalt der Eukalyptuskost decken, scheint dieser Mechanismus, neben dem geringen Grundumsatz und dem selektiven Rückhalt kleinerer Nahrungsbestandteile im Dickdarm der Koalas, einer der entscheidenden Mechanismen der Überlebensstrategie der Koalas zu sein. Dabei wirkt sogar die Darmflora mit, da diese den von den Becherzellen sezernierten Schleim akkumuliert, was zu einer verstärkten Retention von Wasser im Darmlumen führt, welches nachfolgend wiederum absorbiert werden kann (Loeschke & Gordon 1970).

Der die komplette Oberfläche des Dickarmes bedeckende Bakterienfilm stellt eines der herausragendsten Merkmale bei der mikroskopischen Betrachtung des Dickdarmes der Koalas dar. Erstaunlich erscheint dabei vor allem die Dicke des Bakterienfilms, der trotz bereits durchgeführter Bearbeitung und Fixierung der Präparate keinen nennenswerten Schaden genommen zu haben scheint (vergleiche auch 6.4.2 sowie die Abb. 5.5, 5.6, 5.8 & 5.9).

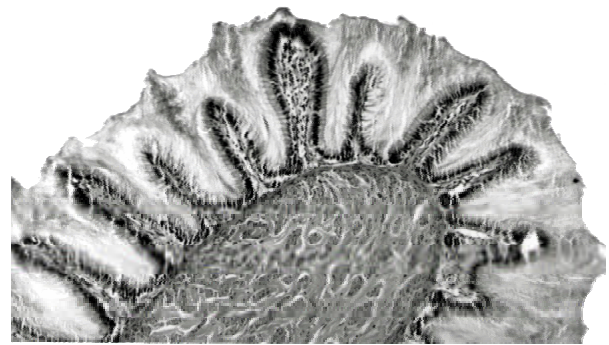


**Abb. 5.5 a**

Abb. 5.5 a, Abb. 5.5 b LM-Darstellung des Übergangsbereiches Caecum – prox. Colon mit 4-facher (a) bzw. 20-facher Vergrößerung (b),  
a) Bakterienfaden

Abb. 5.6 a, Abb. 5.6 b LM-Darstellung einer Dickdarmfalte aus dem Bereich des proximalen Colons einschließlich des ihn überziehenden Bakterienfilms

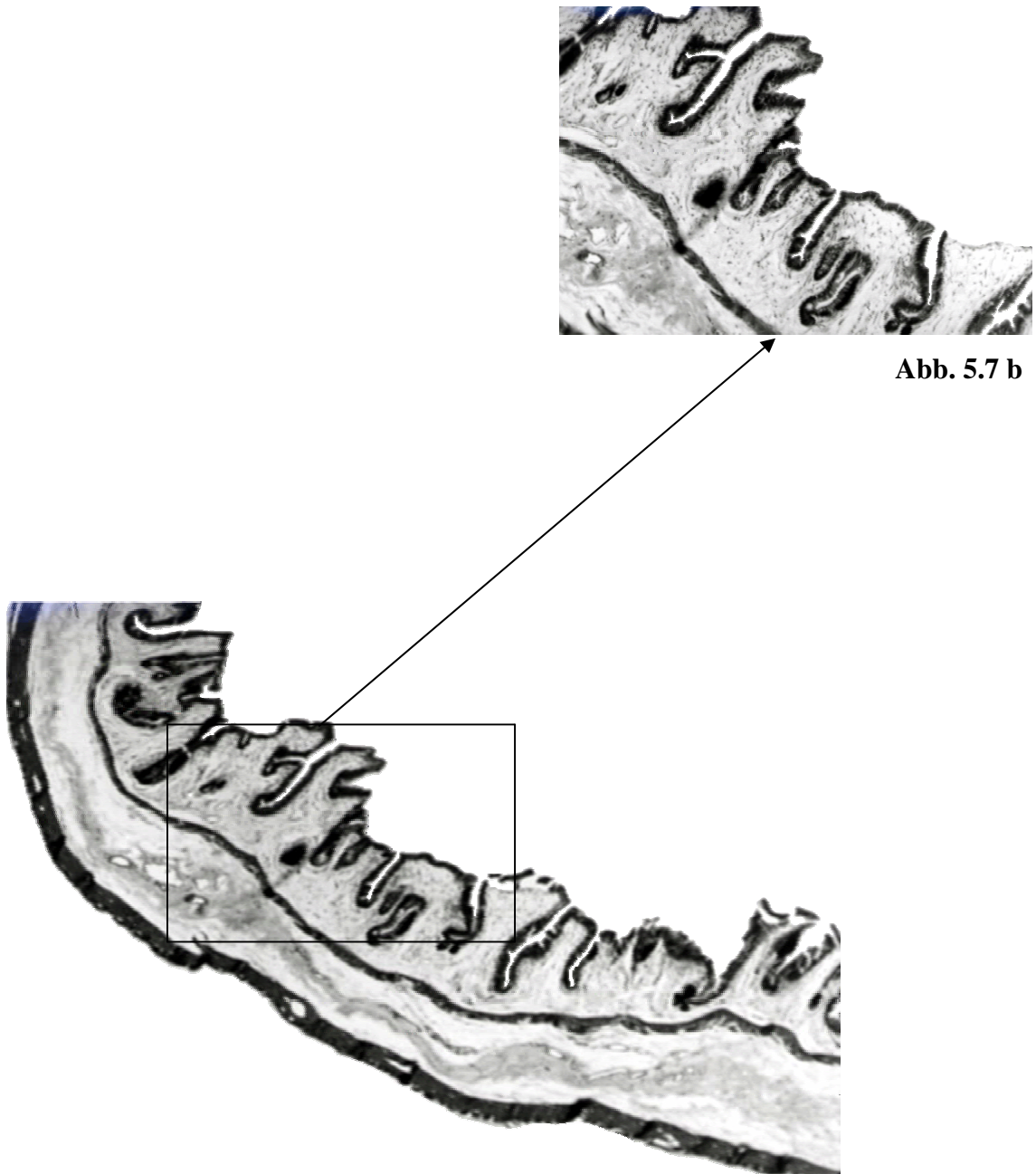
(a) 4-fache, (b) 10-fache Vergrößerung



**Abb. 5.6 b**



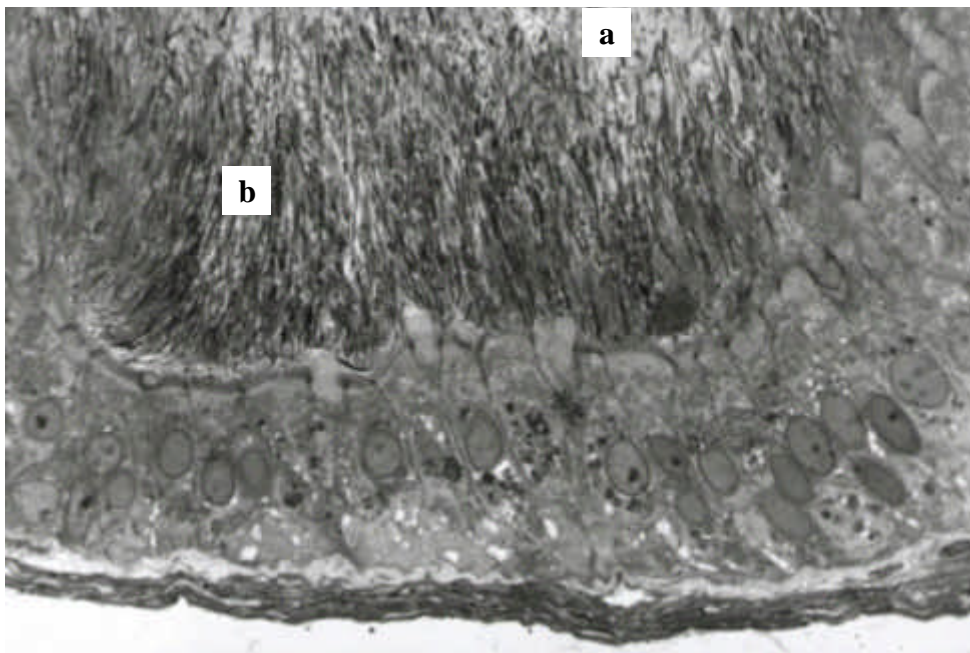
**Abb. 5.6 a**



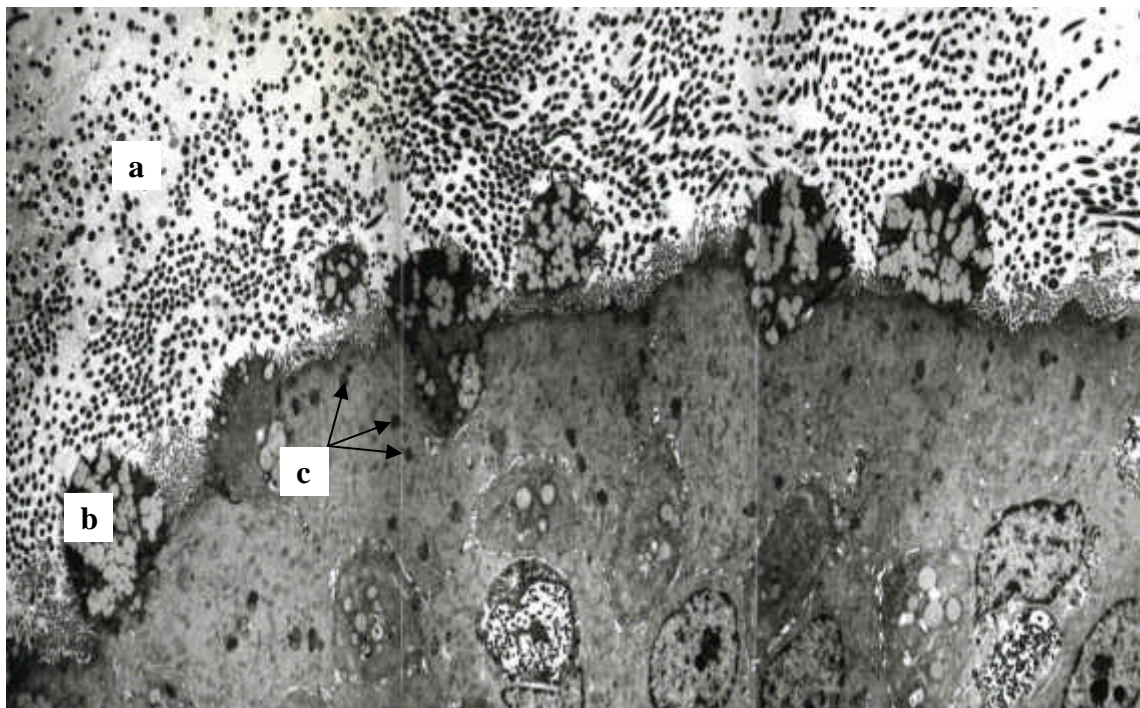
**Abb. 5.7 a**

**Abb. 5.7 b**

Abb. 5.7 a, Abb. 5.7 b LM-Darstellung der Schleimhaut des distalen Colons mit 4-facher (a) bzw. 10-facher Vergrößerung (b)



**Abb. 5.8** LM-Darstellung des proximalen Colons bei 100-facher Vergrößerung  
a) Darmlumen, b) Bakteriensaum



**Abb. 5.9** EM-Darstellung der Schleimhaut des Caecums  
a) Bakteriensaum, b) Becherzellen, c) Peroxisomen

### 5.3 Meßwerte der untersuchten Koalas

Bei den hier untersuchten Koalas handelt es sich um ein Weibchen (Koala 1) sowie zwei männliche Tiere (Koala 2 & 3).

#### 5.3.1 Körpergewicht

	<b>Körpergewicht</b>
Koala 1	3,75
Koala 2	6,75
Koala 3	3,78
Durchschnitt	4,76

Angaben in kg

#### 5.3.2 Länge der einzelnen Kompartimente des Verdauungstraktes

	Dünndarm	Caecum	Colon	proximales Colon	distales Colon
Koala 1	160	136	256	70	186
Koala 2	167	135	327	94	233
Koala 3	180	120	260	60	200
Durchschnitt	169	130,3	281	74,7	206,3

Längenangaben in cm

## 5.3.3 Durchschnittliche Längen der einzelnen Kompartimente

	<b>Länge</b>	prozentualer Anteil
Dünndarm	169,0	29,1
Caecum	130,3	22,5
Colon	281,0	48,4
proximales Colon	74,7	12,9
distales Colon	206,3	35,6
Caecum & Colon	411,3	70,9
Caecum & proximales Colon	205,0	35,3
Gesamt	580,3	100

Längenangaben in cm

#### 5.4 Bestimmung der Grundoberfläche

Die Bestimmung der Grundoberfläche des Koaladarmes beginnt mit einer makroskopischen Vermessung der Flächen der einzelnen Darmabschnitte.

Anschließend werden die Oberflächenvergrößerungsfaktoren (OVF) 2. und 3. Ordnung sowohl licht- als auch elektronenmikroskopisch bestimmt und mit der Grundoberfläche verrechnet.

##### 5.4.1 Grundoberfläche **ohne** Plicae longitudinales

	Dünndarm	Caecum	Colon
Koala 1	433,82	686,48	1.307,29
Koala 2	488,92	1.070,54	1.714,27
Koala 3	479,45	911,32	1.228,33
Durchschnitt	467,40	889,45	1.416,63

Angaben in cm<sup>2</sup>

	proximales Colon	distales Colon	Caecum & proximales Colon
Koala 1	788,31	518,98	1.474,79
Koala 2	845,79	868,48	1.916,33
Koala 3	704,85	523,48	1.616,17
Durchschnitt	779,65	636,98	1.669,10

Angaben in cm<sup>2</sup>

Durchschnittliche Grundoberfläche aller Tiere **ohne** Plicae longitudinales:

	Durchschnitt	prozentualer Anteil
Dünndarm	467,40	16,9
Caecum	889,45	32,1
Colon	1.416,63	51,1
proximales Colon	779,65	28,1
distales Colon	636,98	23,0
Caecum & Colon	2.306,08	83,1
Caecum & proximales Colon	1.669,10	60,2
Gesamt	2.773,48	100

Angaben in cm<sup>2</sup>

#### 5.4.2 Bestimmung der Fläche der Plicae longitudinales

Bei der Erfassung der Grundoberfläche des Darmes reicht ein einfaches Umfahren und Ausmessen des Darmes nicht aus, da der Verdauungstrakt eine koalaszpezifische Besonderheit aufweist, die die Resorptionsfläche erheblich vergrößert. Bei dieser herausragenden Struktur handelt es sich um Längsfalten, Plicae longitudinales, die sich vom Caecumkopf bis an den Übergang ins distale Colon erstrecken. Dabei finden sich durchschnittlich 9 Plicae longitudinales über die Breite des Caecums verteilt sowie weitere 12 Längsfalten im proximalen Colon (Abb. 5.3).

Da diese Längsfalten über ihre gesamte Länge eine konstante Form und Größe aufweisen, ist es ausreichend und repräsentativ, ein 10 cm langes Stück heraus zu schneiden und zu vermessen.

Dabei werden die Messungen ebenfalls dreimal wiederholt und nachfolgend gemittelt.

Die auf diese Weise erhaltenen Werte müssen weiterhin, da sie sich bis zu diesem Zeitpunkt nur auf 10 cm beziehen, noch mit der Länge des jeweiligen Darmabschnittes verrechnet werden.

	Pl. longitudinalis im Caecum	Plicae longitudinalis im proximalen Colon
Koala 1	28,22	29,18
Koala 2	26,56	27,06
Koala 3	27,43	28,70
Durchschnitt	27,40	28,31

Angaben in cm<sup>2</sup>

Aus den Werten der obigen Tabelle ergeben sich für die Caecum- bzw. Colonlängsfalten folgende Durchschnittswerte:

Caecumlängsfalte : 27,40 cm<sup>2</sup> pro 10 cm Länge

Colonlängsfalte : 28,31 cm<sup>2</sup> pro 10 cm Länge.

Im Mittel beträgt die Länge eines Koalacaecums 130,3 cm, während die des proximalen Colons bei durchschnittlich 74,7 cm liegt.

Auf die gesamte Länge von Caecum und proximalem Colon bezogen, bedeutet dies für eine einzelne Längsfalte eine Fläche von:

Caecum : 357,02 cm<sup>2</sup>

prox. Colon : 211,48 cm<sup>2</sup>.

Wie oben bereits erwähnt, finden sich etwa 9 Plicae longitudinales über die Breite des Caecums sowie weitere 12 über die gesamte Breite des proximalen Colons verteilt. Zu den bereits unter Punkt 5.2.1 angegebenen Daten der Grundoberfläche müssen dementsprechend noch folgende Flächen dem Caecum bzw. dem proximalen Colon zugerechnet werden:

Caecum : 3.213,18 cm<sup>2</sup>  
 prox. Colon : 2.537,76 cm<sup>2</sup>.

#### 5.4.3 Grundoberfläche **einschließlich** Plicae longitudinales

	Durchschnitt	prozentualer Anteil
Dünndarm	467,40	5,5
Caecum	4.102,63	48,1
Colon	3.954,39	46,4
proximales Colon	3.317,41	38,9
distales Colon	636,98	7,5
Caecum & Colon	8.057,02	94,5
Caecum & proximales Colon	7.420,04	87,1
Gesamt	8.524,42	100

Angaben in cm<sup>2</sup>

### 5.5 Bestimmung des Oberflächenvergrößerungsfaktors 2. Ordnung

Bei der Bestimmung der Oberflächenvergrößerungsfaktoren 2. Ordnung werden die zuvor ausgestanzten und fixierten Schnitte lichtmikroskopisch untersucht und vermessen. Dabei wird die Vergrößerung der Oberfläche durch Krypten und Zotten ins Verhältnis zu einer zuvor festgelegten Referenzlinie gesetzt (Abb. 4.2).

Wie zuvor werden auch bei diesen Messungen, um das Auftreten von Meßfehlern weitgehend auszuschließen, jeweils drei Messungen vorgenommen und daraus der Mittelwert berechnet.

#### 5.5.1 OVF 2. Ordnung, Koala 1

	Anzahl der untersuchten Schnitte	Oberflächen- vergrößerungsfaktor 2. Ordnung
Dünndarm	12	13,87
Caecum	12	1,21
proximales Colon	12	2,65
distales Colon	12	1,27

## 5.5.2 OVF 2. Ordnung, Koala 2

	Anzahl der untersuchten Schnitte	Oberflächen- vergrößerungsfaktor 2. Ordnung
Dünndarm	12	14,42
Caecum	12	1,31
proximales Colon	12	2,85
distales Colon	12	1,10

## 5.5.3 OVF 2. Ordnung, Koala 3

	Anzahl der untersuchten Schnitte	Oberflächen- vergrößerungsfaktor 2. Ordnung
Dünndarm	12	13,33
Caecum	12	1,27
proximales Colon	12	2,90
distales Colon	12	1,53

## 5.5.4 Durchschnittliche OVF 2. Ordnung der verschiedenen Kompartimente

	Dünndarm	Caecum	proximales Colon	distales Colon
Koala 1	13,87	1,21	2,65	1,27
Koala 2	14,42	1,31	2,85	1,10
Koala 3	13,33	1,27	2,90	1,53
Durchschnitt	13,87	1,26	2,8	1,3

## 5.6 Grundoberfläche einschließlich Plicae longitudinales und OVF 2. Ordnung

Nachdem nun zunächst die Grundoberfläche (einschließlich der Fläche der Plicae longitudinales) und anschließend die Oberflächenvergrößerungsfaktoren 2. Ordnung bestimmt worden sind, muß im Folgenden die Grundoberfläche der jeweiligen Darmabschnitte noch mit den zugehörigen OVF multipliziert werden.

	Durchschnitt	prozentualer Anteil
Dünndarm	6.482,84	29,8
Caecum	5.169,31	23,7
Colon	10.116,82	46,5
proximales Colon	9.288,75	42,7
distales Colon	828,07	3,8
Caecum & Colon	15.286,13	70,2
Caecum & proximales Colon	14.458,06	66,4
Gesamt	21.768,97	100

Angaben in cm<sup>2</sup>

### 5.7 Oberflächenvergrößerungsfaktor 3. Ordnung

Nicht nur auf lichtmikroskopischer, sondern gleichfalls auch auf elektronenmikroskopischer Ebene kommt es zu einer erheblichen Vergrößerung der dem Koala zur Verfügung stehenden Resorptionsoberfläche durch Einziehungen und Aufwerfungen der Schleimhautoberfläche.

Hierbei sind insbesondere die Mikrovilli zu nennen, die auf Grund ihrer Größe lichtmikroskopisch nicht erfaßbar sind. Obwohl ihre Größe verschwindend gering erscheint, vergrößern sie dennoch die Resorptionsfläche des gesamten Verdauungstraktes erheblich.

Messungen der Mikrovilli ergaben einen Oberflächenvergrößerungsfaktor 3. Ordnung von durchschnittlich 20. Dieser Wert bleibt über die gesamte Strecke des Verdauungstraktes annähernd konstant (Snipes 1991, R. Snipes/ H. Snipes & Carrick 1993, Snipes 1997).

## 5.8 Gesamte Grundoberfläche des Verdauungstraktes eines Koalas

	Grundoberfläche einschließlich Pl. longitudinales & OVF 2. + 3. Ordnung  (cm <sup>2</sup> )	Grundoberfläche einschließlich Pl. longitudinales & OVF 2. + 3. Ordnung  (m <sup>2</sup> )	prozentualer Anteil
Dünndarm	129.656,80	12,97	29,8
Caecum	103.386,20	10,34	23,7
Colon	202.336,40	20,23	46,5
proximales Colon	185.775,00	18,58	42,7
distales Colon	16.561,40	1,66	3,8
Caecum & Colon	305.722,60	30,57	70,2
Caecum & proximales Colon	289.161,20	28,92	66,4
Gesamt	435.379,40	43,54	100

## 5.9 Volumen der einzelnen Kompartimente des Verdauungstraktes

	<b>Volumen</b>	prozentualer Anteil
Dünndarm	99,5	7,1
Caecum	485,9	34,7
Colon	815,3	58,2
proximales Colon	648,7	46,3
distales Colon	166,6	11,9
Caecum & Colon	1.301,2	92,9
Caecum & proximales Colon	1.134,6	81,0
Gesamt	1.400,7	100

Volumenangaben in ml

Bei den in der Tabelle aufgelisteten Volumenangaben handelt es sich um errechnete Werte, die sich aus Länge und Fläche der jeweiligen Kompartimente ergeben (Quelle: Snipes, „Intestinal absorptive surface in mammals of different sizes“, 1997).

## 5.10 Zusammenfassung aller morphometrischen Daten

Auf den gesamten Verdauungstrakt bezogen, verkörpern die morphometrischen Daten die bei weitem höchsten innerhalb der Klasse der Herbivoren, an die selbst die bereits erstaunlichen Werte des Hasen nicht heranreichen:

	<b>Länge</b> (cm)	Anteil an der Länge (%)	<b>Volumen</b> (ml)	Anteil am Volumen (%)
Dünndarm	169,0	29,1	99,5	7,1
Caecum	130,3	22,5	485,9	34,7
Colon	281,0	48,4	815,3	58,2
prox. Colon	74,7	12,9	648,7	46,3
dist. Colon	206,3	35,6	166,6	11,9
Caecum & Colon	411,3	70,9	1.301,2	92,9
Caecum & prox. Colon	205,0	35,3	1.134,6	81,0
Gesamt	580,3	100	1.400,7	100

	Grundoberfläche einschließlich Pl. longitudinales & OVF 2. Ordnung  (cm <sup>2</sup> )	<b>Grundoberfläche einschließlich Pl. longitudinales &amp; OVF 2. + 3. Ordnung</b>  (cm <sup>2</sup> )	Anteil an der Gesamtfläche  (%)
Dünndarm	6.482,84	129.656,8	29,8
Caecum	5.169,31	103.386,2	23,7
Colon	10.116,82	202.336,4	46,5
prox. Colon	9.288,75	185.775,0	42,7
distales Colon	828,07	16.561,4	3,8
Caecum & Colon	15.286,13	305.722,6	70,2
Caecum & proximales Colon	14.458,06	289.161,2	66,4
Gesamt	21.768,97	435.379,4	100

Mit seinen knapp 44 m<sup>2</sup> entspricht die gesamte, dem Koala zur Verfügung stehende Resorptionsfläche des Darmes immerhin in etwa der Größe eines Squash-Courts. Diese doch immens große Fläche erscheint angesichts der doch eher geringen Körpermaße der Kolas unerwartet hoch. Dabei darf allerdings eine Besonderheit des Koaladarmes nicht außer Acht gelassen werden: Allein durch das Vorhandensein von durchschnittlich 8 - 14 *Längsfalten, Plicae longitudinales*, kommt es zu einer enormen Vergrößerung der Resorptionsoberfläche, der für den Koala so wichtigen Kompartimente Caecum und proximales Colon, ohne die er den Aufschluß seiner kargen Nahrung nicht bewerkstelligen könnte. Diese nahezu parallel verlaufenden *Plicae longitudinales* erstrecken sich vom Caecumkopf bis zum Beginn des distalen Colons und stellen eine

einzigartige Besonderheit im Vergleich zu anderen Säugetierdärmen dar. Diese makroskopisch herausragenden Strukturen sorgen im Dickdarm für eine Oberflächenvergrößerung von mehr als 70%.

Die funktionelle Wichtigkeit des Dickdarmes in Bezug auf die Ernährungsstrategie dieses Tieres verdeutlicht sich alleine bei einem Vergleich der Anteile der einzelnen Kompartimente zueinander. Da es sich bei den Koalas um Dickdarm-Fermenter handelt, ist es demnach nicht weiter erstaunlich, daß alleine Caecum und Colon zusammen etwa 70 % der gesamten Resorptionsoberfläche einnehmen, wovon lediglich knappe 4 Prozent auf den distalen Anteil des Colons entfallen.

Wird eine Unterteilung des Colons in einen proximalen und einen distalen Anteil vorgenommen, zeigt es sich, daß das distale Colon mit einer Länge von durchschnittlich 206,3 cm etwa drei mal so lang ist wie das proximale Colon, mit durchschnittlich nur 74,7 cm Länge. Jedoch entspricht die Resorptionsoberfläche des proximalen Colons mit ca. 18,6 m<sup>2</sup> dabei etwa dem elffachen Wert des distalen Colons mit nur rund 1,7 m<sup>2</sup>. Diese Einteilung erscheint nicht nur makroskopisch, sondern vor allem auch funktionell gesehen sinnvoll, da Caecum und proximales Colon eine funktionelle Einheit bilden.

### 5.11 Koeffizientenbildung zur vergleichenden Gegenüberstellung

Die reine Darstellung der Daten des Verdauungstraktes der Koalas ist mit seinen rund 44 m<sup>2</sup> Resorptionsfläche bei seiner Körpergröße zwar an sich bereits sehr beeindruckend, bleibt jedoch trotz allem eher abstrakt. Sinn erhält die ganze Untersuchung erst durch vergleichende Betrachtungen der jeweiligen Gegebenheiten des Verdauungstraktes verschiedener Spezies. Um einen sinnvollen Vergleich der verschiedenen Gastro-Intestinal-Trakte zu ermöglichen, reicht eine reine Betrachtung der makroskopischen Gegebenheiten bei weitem nicht aus. Vielmehr muß der Versuch unternommen werden, gemeinsame Parameter zu finden, die über die Makroskopie hinaus einen direkten Vergleich möglich machen. Neben den unterschiedlichen Fermentationsarten sowie Reaktoren-Arrangements bieten sich hierfür ebenfalls verschiedene Koeffizienten an:

Dabei werden die gewonnenen empirischen Daten zueinander in Beziehung gesetzt (z.B. Oberfläche zum Volumen). Dies erleichtert den Überblick über die Ergebnisse und macht es im Folgenden möglich, anhand dieser Ergebnisse interspezifische Vergleiche durchzuführen.

#### 5.11.1 Koeffizient der Fläche (Flächen-Verhältnisse)

Eine allgemein gebräuchliche Methode einer Klassifikation der Ernährungsstrategie einer bestimmten Spezies, die auf den Daten der Resorptionsflächen der einzelnen Kompartimente des Verdauungstraktes beruht, wurde von Chivers und Hládik 1980 entwickelt. Sie stützt sich auf eine Kalkulation des sog. „Koeffizienten der Eingeweide-Differenzierung“. Dieser resultiert aus dem Verhältnis von der Dickdarmoberfläche zur Dünndarmoberfläche.

Um eine bessere Übersicht zu erlangen, werden die errechneten Koeffizienten nachfolgend jeweils mit dem Faktor 100 multipliziert.

Basierend auf den so gewonnenen Daten, kann nun eine Zuordnung der einzelnen Spezies in eine von drei Gruppierungen hinsichtlich ihrer Ernährungsstrategie vorgenommen werden. Hohe Werte weisen dabei auf eine große funktionelle Bedeutung des Dickdarmes hin, wohingegen niedrige Werte eher für ein funktionelles Übergewicht seitens des Dünndarmes sprechen.

Mögliche Gruppierungen:

Gruppe A: Spezies mit Werten zwischen	0 und 30	:	<i>Carnivoren</i>
Gruppe B: Spezies mit Werten zwischen	30 und 70	:	<i>Omnivoren</i>
Gruppe C: Spezies mit Werten	> 70	:	<i>Herbivoren</i>

Flächen:

	Dünndarm	Caecum	Colon	gesamter Verdauungstrakt
Koala	129.656,8	103.386,2	202.336,4	435.379,4

Fläche in cm<sup>2</sup>

**Koeffizient der Fläche:**

	Koeffizient	Gruppenzugehörigkeit
Koala	236	Herbivor

## 5.11.2 Koeffizient des Volumens (Volumen-Verhältnisse)

Ebenfalls von Chivers und Hládik (1980) wurde der Koeffizient des Volumens eingeführt. Hierbei handelt es sich um eine geeignete Methode zur Analyse von Volumenangaben. Dabei wird das Verhältnis aus Dickdarmvolumen zum zugehörigen Dünndarmvolumen gebildet.

Aus Übersichtsgründen wird der so gebildete Koeffizient nachfolgend noch mit dem Faktor 10 multipliziert.

Hohe Werte bedeuten in diesem Falle eine große Beteiligung von Caecum und/oder Colon am Fermentationsprozeß. Diese Tendenz zeigt sich insbesondere bei ausgesprochenen Herbivoren.

Dementsprechend kann eine Einteilung in folgende drei Gruppierungen vorgenommen werden:

Gruppe A: Spezies mit Werten zwischen	0 und 7	:	<i>Carnivoren</i>
Gruppe B: Spezies mit Werten zwischen	8-15	:	<i>Omnivoren</i>
Gruppe C: Spezies mit Werten	>15	:	<i>Herbivoren</i>

Volumen:

	Dünndarm	Caecum	Colon	gesamter Verdauungstrakt
Koala	99,5	485,9	815,3	1.400,7

Volumen in ml

**Koeffizient des Volumens:**

	Koeffizient des Volumens	Gruppenzugehörigkeit
Koala	130,8	Herbivor

## 5.11.3 Verhältnis aus Fläche und Volumen

Das Verhältnis zwischen der zur Resorption zur Verfügung stehenden Schleimhautoberfläche und dem zugehörigen Volumen ist sowohl aus biologischer als auch aus morphometrischer Sicht äußerst interessant. Wird die Mucosa eines Eingeweide-Kompartimentes durch ihr zugehöriges Volumen dividiert, können Angaben über die Größe der zur Absorption zur Verfügung stehenden Schleimhautfläche gemacht werden.

Hohe Werte zeigen ein günstiges Oberflächen-Volumen-Verhältnis an. Die Möglichkeit, dass im Lumen befindliches, verdauungsfähiges Material mit der Schleimhaut in Berührung kommt und so absorbiert wird, ist dementsprechend günstig.

Insbesondere bei kleineren Tieren mit ihrem erhöhten Stoffwechselbedarf finden sich höhere Werte und somit vorteilhaftere Verhältnisse hinsichtlich der Oberflächen-Volumen-Verteilung bzw. der Möglichkeit für Nährstoffabsorption als dies bei größeren Tieren der Fall ist.

Fläche:

	Dünndarm	Caecum	Colon	gesamter Verdauungstrakt
Koala	129.656,8	103.386,2	202.336,4	435.379,4

Fläche in cm<sup>2</sup>

Volumen:

	Dünndarm	Caecum	Colon	gesamter Verdauungstrakt
Koala	99,5	485,9	815,3	1.400,7

Volumen in ml

**Verhältnis aus Fläche und Volumen:**

	Dünndarm	Caecum	Colon	gesamter Dickdarm	gesamter Verdau- ungstrakt
	(Fläche/Vol)	(Fläche/Vol)	(Fläche/Vol)	(Fläche/Vol)	(Fläche/Vol)
Koala	1.303,1	212,8	248,2	235,0	310,8

## **6. Diskussion**

### 6.1 Entwicklung von Modellen für den Gastro-Intestinal-Trakt

Penry und Jumars unternahmen erstmals 1987 den Versuch die Komplexität der physiologischen Zusammenhänge der Verdauung von Tieren in einem Modell vereinfachend darzustellen. Dazu bedienten sie sich bereits der in der chemischen Industrie existierenden Reaktorenformen, die sie auf den Verdauungstrakt von einer Vielzahl von „marine deposit feeders“ übertrugen. Mit der von ihnen entwickelten „Theorie der chemischen Reaktoren“ wurden die physiologischen Zusammenhänge der Verdauung erstmals greifbar dargestellt (Tab. 6.1, Abb. 6.1).

Industriell genutzte chemische Reaktoren werden jeweils mit dem Ziel konstruiert, den Gewinn der durchgeführten Reaktionen unter bestimmten, vorgegebenen ökonomischen Bedingungen zu optimieren (Denbigh & Turner 1971). Gleiches gilt im übertragenen Sinne ebenfalls für die Verdauungsvorgänge im Magen-Darm-Trakt von Säugetieren. Das „Reaktoren-Modell der Verdauung“, das auf den Grundzügen der Prinzipien chemischer Reaktoren beruht, wurde später auch auf Herbivoren übertragen (Hume 1989, Alexander 1991).

Die funktionellen Zusammenhänge des Gastro-Intestinal-Traktes auf dieses Modell zu übertragen, bedeutete eine Reduzierung der komplexen Vorgänge der Verdauung auf ein Wesentliches (Hume 1989; Tab. 6.1). Jede Spezies ist bemüht, die ihm zur Verfügung stehende Nahrungsquelle optimal zu nutzen und dementsprechend den Gewinn an Nährstoffen zu maximieren (Silby 1981, Penry & Jumars 1986, Hume 1989), genau dies entspricht auch der Grundlage der Konstruktion von Reaktoren.

Die Übertragung der funktionellen Vorgänge der Verdauung auf das Modell der chemischen Reaktoren ermöglicht es, quantifizierbare Aussagen zu erstellen. Dabei werden physiologische Parameter lebender Tiere genutzt, um den jeweils optimalen Reaktoren-Typ sowie die Verdauungsstrategie hinsichtlich einer spezifischen Ernährung oder Eingeweide-Morphologie vorhersagen zu können (Hume 1989, Martinez del Rio

1994). Dabei hängt die Verdauungsstrategie einer jeweiligen Spezies vor allem von zwei Faktoren ab (Schmidt-Nielsen 1984, Hume 1989):

- a) von der jeweiligen Ernährungsweise
- b) von den metabolischen Bedürfnissen der Spezies.

Der Nutzen dieser „Reaktoren-Theorie“ ist vor allem darin zu sehen, daß der Versuch unternommen wird, ein funktionelles Modell der Eingeweide zu entwickeln, das es ermöglicht, die Beziehung zwischen der jeweiligen Verdauungsstrategie und der dazugehörigen Ernährung eines Individuums oder einer Spezies auf der einen Seite herzustellen sowie gleichzeitig einen interspezifischen Vergleich der verschiedenen Verdauungsstrategien bzw. Eingeweide-Morphologien zu ermöglichen (Penry & Jumars 1986, Martinez del Rio 1994).

Ingenieure greifen bei der Konstruktion von Fabriken, die der Verarbeitung von Chemikalien dienen, vor allem auf drei Basis- bzw. Idealtypen chemischer Reaktoren zurück (Tab. 6.1, Abb. 6.1):

- 1.) **Batch-Reaktor**
- 2.) **Plug-Flow-Reaktor**
- 3.) **Continuous flow, stirred-tank-Reaktor.**

Jeder dieser Reaktortypen besitzt dabei für ihn spezifisch-funktionelle Charakteristika, die es ihm ermöglichen, den Nettogewinn der jeweiligen Reaktion zu optimieren (Denbigh & Turner 1971, Penry & Jumars 1986/1987).

	<b>Batch-Reaktor (BR)</b>	<b>Plug-Flow-Reaktor (PFR)</b>	<b>Continuous-Flow, Stirred-Tank- Reaktor (CSTR)</b>
Form	faßähnlich	röhrenförmig	faßähnlich
Fluß	geschlossen (Eingang entspricht Ausgang)	offen	offen
Fluß-Muster	Unterbrechung zum Füllen und Entleeren des Reaktors	fortlaufend und unidirektional; Inhaltsstoffe fließen unvermischt	fortlaufende Mischung resultiert in perfekter Durchmischung der Inhaltsstoffe
Durchmischung	fortlaufend und perfekt während der Reaktorfüllung	radiär, mit geringer oder fehlender axialer Durchmischung	fortlaufend und perfekt
Konzentration der Reaktanten	hoch während der Füllphase, danach gradueller Abfall mit länger- werdendem Rückhalt	hoch im Eingangsbereich, danach gradueller Abfall über die gesamte Länge des Reaktors	Reaktanten werden augenblicklich im Eingangsbereich verdünnt

**Tabelle 6.1:** Vergleich der Charakteristika der drei Idealtypen der Reaktoren

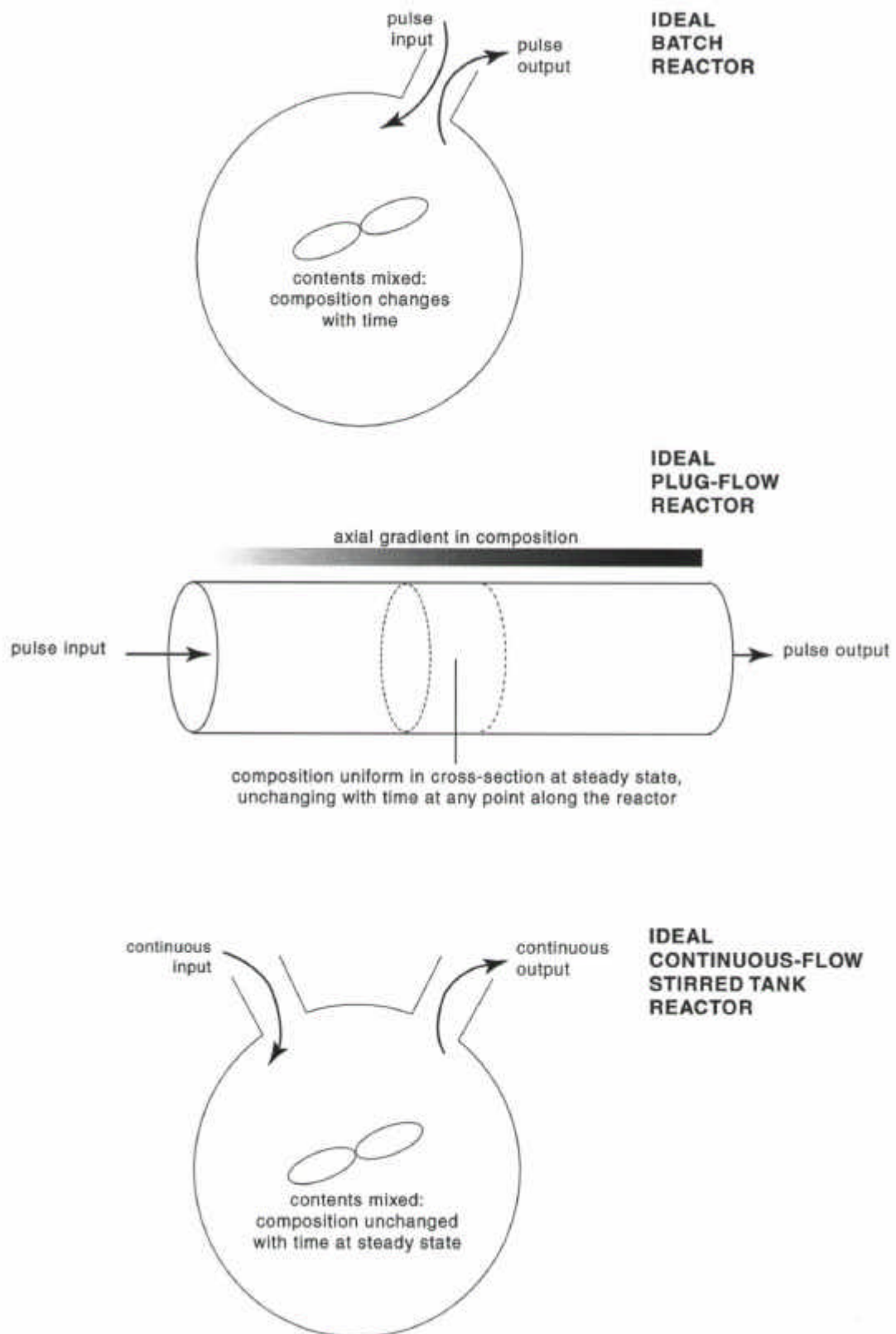
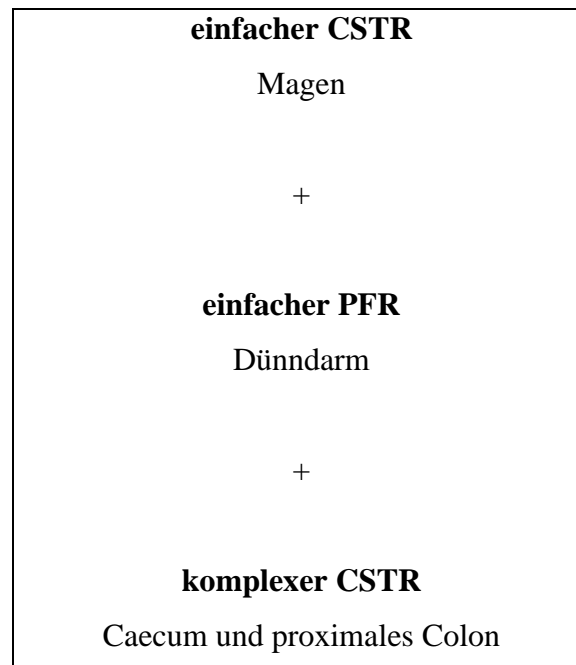


Abb. 6.1 Schematische Darstellung der einzelnen Reaktoren-Typen (nach Caton 1997)

Das Reaktoren-Arrangement des Gastro-Intestinal-Traktes der Koalas entspricht demnach folgendem Bild:



## 6.2 Katalyse /Autokatalyse

Der chemische Aufschluß von Makromolekülen der Nahrung während der Verdauung beinhaltet deren Hydrolyse in kleinmolekulare Bestandteile mit Hilfe verschiedenster Katalysatoren (Enzyme). Abhängig von der Quelle der Enzyme, die an diesem Verdauungsprozess beteiligt sind, wird der gesamte Verdauungsprozess in zwei Abteilungen untergliedert (Stevens & Hume 1995):

- 1.) *Katalytische Reaktionen* werden mit Hilfe von Enzymen durchgeführt, die in Eingeweidedrüsen synthetisiert und sezerniert werden  
> endogener Weg
- 2.) *Autokatalytische Reaktionen* sind in aller Regel langsamer und werden mit Hilfe von Enzymen bewerkstelligt, die von symbiotischen Mikroorganismen des Darmes synthetisiert werden  
> exogener Weg

Herbivoren, genauso wie Omnivoren, müssen zu einem größeren Anteil auf autokatalytische Prozesse zurückgreifen als dies bei Carnivoren der Fall ist, wodurch sich ihr Verdauungstrakt sehr komplex darstellt. Dies geht nicht zuletzt auf die strikte Trennung aller katalytischen von den autokatalytischen Prozessen zurück (Caton 1997).

Dabei erfolgt die funktionelle Trennung nicht nur auf makroskopischer Ebene, sondern ebenfalls auch auf molekularer Ebene (Peterson 1965, Stevens & Hume 1995). Es existieren zwei Hauptgründe für die räumliche Trennung von katalytischen und autokatalytischen Prozessen:

- 1.) Schutz der symbiotischen Mikroorganismen vor endogener Enzymverdauung und
- 2.) wiederholte Durchmischung der Ingesta und dadurch Verbesserung der mikrobiellen Einwirkung auf den Nahrungsbrei, um so eine komplette Verdauung zu ermöglichen und die jeweiligen Umweltbedingungen, wie pH-Wert, Temperatur und Einwirkzeit der Mikroorganismen auf die Ingesta, zu optimieren (Bergman 1990).

Katalytische und autokatalytische Reaktionen benötigen unterschiedliche Voraussetzungen (z.B.: pH-Wert; Volumen, das in einer bestimmten Zeit umgesetzt werden kann; Gesamtumsatzzeit) und produzieren unterschiedliche Endprodukte (Denbigh & Turner 1971, Penry & Jumars 1987, Hume 1989, Alexander 1991, Martinez del Rio 1994).

Bezogen auf das Reaktoren-Modell gilt dabei in erster Linie:

- 1.) Ein bestimmter Reaktortyp kann nur entweder katalytisch oder autokatalytisch tätig sein.
- 2.) Verschiedene Reaktortypen arbeiten bei verschiedenen chemischen Reaktionen unterschiedlich effizient (z.B. bei unterschiedlicher chemischer Zusammensetzung der Nahrung).

Insbesondere diese zwei Faktoren müssen bei der Entwicklung von Modellen hinsichtlich der Funktion der Eingeweide sowie für die Betrachtung optimaler Verdauungsstrategien bezüglich spezifischer Ernährungsgrundlagen in Betracht gezogen werden (Tab. 6.2).

	Reaktions-Typ	
	Katalyse	Autokatalyse
Nahrungs-Komponenten (Reaktanten)	qualitativ hochwertig: pfl. Zellinhaltsstoffe, tierisches Fleisch, sekretorische Produkte (pflanzlich od. tierisch)	qualitativ minderwertig: pfl. Strukturpolysaccharide, pfl. Exsudate (Gummi) Chitin
katalytische Quelle (Enzyme)	endogen (Verdauungsdrüsen)	exogen (symbiotische Mikroorganismen)
Reaktoren-Typ	PFR	CSTR, semi-BR oder modifizierter PFR

**Tabelle 6.2:** Katalytische Quellen und chemische Reaktoren, die zum Aufschluß der Nahrung im Verdauungstrakt von Säugetieren genutzt werden (Caton 1997)

Der Verdauungstrakt der Koalas läßt sich leicht durch seine makroskopischen Gegebenheiten unterteilen. Dabei entfallen auf die unterschiedlichen Kompartimente jeweils verschiedene physiologische Aufgaben, die im Großen und Ganzen denen der anderen Säugetiere entsprechen. Dabei finden sich die makroskopischen Besonderheiten auch auf physiologischer Ebene wieder:

Bei einer Unterscheidung zwischen katalytischen und autokatalytischen Verdauungsvorgängen ist eine Unterteilung des Darmes nach diesen physiologischen Gesichtspunkten, die über die rein makroskopische Einteilung hinausgeht, möglich. Dabei entfallen die katalytischen Verdauungsprozesse auf den Dünndarm und die autokatalytischen Vorgänge auf den Bereich des Dickdarmes, und zwar insbesondere auf die funktionelle Einheit bestehend aus Caecum und proximalem Colon.

Obwohl der Dünndarm mit 169 cm relativ kurz im Vergleich zum gesamten Darm ist, bildet er doch den Hauptort der *katalytischen Verdauung* von Proteinen, Fetten und Kohlehydraten, aus denen dann Aminosäuren, Glycerol, Fettsäuren sowie einfache Zucker gebildet werden. Etwa 91 % des täglichen Energiebedarfs der Koalas wird so über die Dünndarmverdauung sichergestellt (Hume 1994).

Die Aufgabe der *autokatalytischen Verarbeitung* der Nahrung fällt beim Koala vor allem dem Caecum zu, das dabei zum Teil noch von dem proximalen Colon unterstützt wird.

### 6.3 Ernährungsstrategien von Herbivoren und Omnivoren

Pflanzenfressende Säugetiere verzehren eine große Vielfalt verschiedenster Pflanzenteile, die sich in der Zusammensetzung hinsichtlich der Polysaccharide und anderer organischer Elemente zum Teil stark unterscheiden. Dabei konsumieren die verschiedenen Spezies entweder eine Mischung dieser verschiedenen Anteile oder sie haben sich als Nahrungsselektierer auf nur wenige oder gar nur eines dieser Pflanzenteile spezialisiert, wie z.B. der Koala auf Eukalyptusblätter (Chivers & Hládík 1980).

Die Ansprüche, die an die Verdauung von pflanzlicher Nahrung gestellt werden, sind allerdings weit komplexer als dies für die Verdauung von Fleisch der Fall ist, da Herbivoren neben katalytischen Prozessen auch auf autokatalytische Prozesse zurückgreifen müssen, um ihren metabolischen Ansprüchen gerecht zu werden (Hume 1989, Alexander 1991, Caton et al. 1996). Als Resultat dessen ist der Gastro-Intestinal-Trakt der Herbivoren morphologisch weit komplexer ausgebildet als dies bei Carnivoren der Fall ist, da Herbivoren große Populationen an zellulosespaltenden Mikroorganismen in dafür spezialisierten Kompartimenten des Darmtraktes beheimaten müssen (Bergmann 1990, Chivers & Hládik 1980, Stevens & Hume 1995). Die zur autokatalytischen Fermentation genutzten Bereiche des Verdauungstraktes sind dabei entweder oral der Region des eigentlichen Magens als sog. Vormägen, die Säuren und Enzyme freisetzen, oder aber caudal des terminalen Ileums lokalisiert. Nach der Lokalisation dieser Fermentations-Kompartimente im Verdauungstrakt kann eine funktionelle Klassifikation der Herbivoren in folgende Gruppen vorgenommen werden (Hume & Warner 1980, Hume 1989):

<b>Klassifikation</b>	<b>Lokalisation der Fermentationskammer</b>
<b>A) Vormägen-Fermenter</b>	oral des Labmagens / Belegzellen
<b>B) Dickdarm-Fermenter</b>	caudal des Übergangs Ileum - Dickdarm
a) Caecum-Fermenter (Typen A-C)	Hauptort der Fermentation: Caecum
b) Colon-Fermenter	Hauptort der Fermentation: Colon

Da es sich sowohl beim Koala als auch bei den zum Vergleich ausgewählten Spezies Schwein und Pferd um Vertreter der Dickdarm-Fermenter handelt, wird im Weiteren nur auf diese Gruppe eingegangen.

Der Hauptort der autokatalytischen Prozesse liegt bei allen Dickdarm-Fermentern caudal des Übergangs zwischen terminalem Ileum und Dickdarm und bildet morphologisch sowie physiologisch gesehen den komplexesten Bereich des gesamten Verdauungstraktes (Hill 1958, Chivers & Hládik 1980, Stevens & Hume 1995).

Eine kurze Zusammenfassung weiterer Charakteristika bezüglich der Verdauung von Dickdarm-Fermentern liefert die folgende Auflistung:

(modifiziert nach: Caton 1997)

<b>Nahrung:</b>	<p>Herbivoren: unter Umständen von geringer Qualität, bestehend aus einem hohen Anteil an Zellwandbestandteilen verglichen zu den sonstigen Inhaltsstoffen</p> <p>Omnivoren: Mischung aus hochwertiger Nahrung (Fleisch) sowie hoch- und niederwertigen Pflanzenbestandteilen</p>
<b>vorläufiger Nahrungsaufschluß:</b>	<p>vor allem wichtig für Herbivoren: Aufbruch des pflanzlichen Materials zur Freisetzung der Zellbestandteile sowie Zellwandzerkleinerung in eine optimale Größe für die Verdauung</p> <p>kaum zum Aufschluß der hochwertigen Nahrung der Omnivoren nötig</p>

Fortsetzung der Auflistung einiger wichtiger Charakteristika bezüglich der Verdauung von Dickdarm-Fermentern:

<b>optimale Verdauungszeit:</b>	kürzer für Omnivoren als für Herbivoren
<b>maximale Nahrungsaufnahme:</b>	abhängig von der Zusammensetzung der pflanzlichen Nahrung
<b>Hauptverdauungsreaktionen:</b>	Katalyse zum vorläufigen Nahrungsaufschluß, mit Verdauung von Zellinhaltsstoffen und Fleisch, gefolgt von autokatalytischen Prozessen zum Aufschluß der Zellwände
<b>optimaler Reaktoren-Typ:</b>	Katalyse: einfacher CSTR und einfacher PFR  Autokatalyse: semi-BR oder komplexer CSTR
<b>Hauptorte der Verdauung:</b>	Katalyse in einfachem CSTR (Magen) und einfachem PFR (Dünndarm),  Autokatalyse im semi-BR oder komplexen CSTR (cranialer Dickdarm)

## 6.3.1 Caecum-Fermenter

Die Caecum-Fermenter, zu denen neben den Eukalyptusblätter-fressenden Beuteltieren, wie dem Koala, auch der Hase zählt, sind in aller Regel von geringer Körpergröße und wiegen selten mehr als 10 kg (Hume 1989). Da die Morphologie des Caecums dieser Gruppe zum Teil stark variiert, sind weitere Unterteilungen in die Untergruppen A - C vorgenommen worden (Hume & Sakaguchi 1991, Stevens & Hume 1995; Abb 6.3 & 6.4). Die Unterteilung der Caecum-Fermenter in diese drei Untergruppen basiert auf Unterschieden hinsichtlich der Ernährung, der Morphologie des Dickdarmes sowie dem z.T. unterschiedlichen Rückhalt flüssiger bzw. kleinstrukturierter Elemente des Nahrungsbreies (Tab. 6.3, Tab. 6.4).

Charakteristikum	Caecum-Fermenter		
	Typ A	Typ B	Typ C
<b>Nahrung</b>	variabel i.d.R. Omnivoren	Herbivoren	Herbivoren
<b>Caecum-Morphologie</b>	nicht-haustriert	haustriert	haustriert
<b>selektiver Rückhalt</b>	kein selektiver Rückhalt	geringer oder kein selektiver Rückhalt	hoher selektiver Rückhalt

**Tabelle 6.3:** Charakteristika der verschiedenen Caecum-Fermenter-Typen  
(modifiziert nach: Hume & Sakaguchi 1991, Stevens & Hume 1995)

	funktionelle Charakteristika		
	Typ A	Typ B	Typ C
<b>Caecum</b>	Autokatalyse	Füllfunktion	Autokatalyse
<b>proximales Colon</b>	Füllung & Entleerung des Caecums, geringe Auto- katalyse	Autokatalyse	Füllung & Entleerung des Caecums, geringe Autokatalyse
<b>Reaktoren-Typ</b>	semi-BR (Caecum)	semi-BR (prox. Colon)	komplexer CSTR (Caecum)

**Tabelle 6.4:** Vergleich der funktionellen Charakteristika von Caecum und prox. Colon bei Caecum-Fermentern (modifiziert nach: Caton, 1997)

Da der Koala zu dem Typ C der Caecum-Fermenter gerechnet wird, soll im Rahmen dieser Arbeit nur kurz auf diese Untergruppe eingegangen werden:

Spezies, die zu dieser Gruppe der Caecum-Fermenter gehören, sind in der Lage auf der Grundlage einer extrem kargen Nahrung, wie z.B. den Blättern des Eukalyptusbaumes, zu überleben. Dies erfordert eine entsprechende Verweildauer des Nahrungsbreis in der Fermentationskammer. Funktionell gesehen bilden sie die höchst entwickelten Vertreter der Caecum-Fermenter (Elliot & Barclay-Smith 1904, Hume & Sakaguchi 1991, Björnhag 1994, Stevens & Hume 1995).

### 6.3.2 Funktionelle Einheit Caecum – proximales Colon

Die enorme Entwicklung vor allem des Caecums, aber auch des proximalen Colons, spiegelt deutlich deren Wichtigkeit bei den Verdauungsprozessen des Koalas wider, die in einer Verlängerung der Durchgangszeit der Ingesta, verbunden mit gleichzeitiger mikrobieller Fermentation, besteht.

Obwohl Caecum und proximales Colon zwar verschiedene individuelle Rollen bei der Autokatalyse innehaben, arbeiten sie jedoch, wie bereits mehrfach erwähnt, als eine funktionelle Einheit (Elliot & Barclay-Smith 1904, Christensen 1989, Bjørnhag 1994). Während im Caecum vor allem die mikrobielle Fermentation mit Bildung kurzkettiger Fettsäuren im Vordergrund steht, besteht die Aufgabe des proximalen Colons vor allem im Füllen und Entleeren des Caecums. Dies erfolgt durch eine selektive Ausscheidung der größeren Nahrungsbestandteile, während die kleinen und flüssigen Anteile des Nahrungsbreies entweder direkt im Caecum zurückbehalten oder vom proximalen Colon mit Hilfe antiperistaltischer Wellen ins Caecum zurückbefördert werden. Diese selektive Anreicherung kleiner Nahrungsbestandteile ist von erheblicher Bedeutung für den Koala:

- 1.) Die Verdaulichkeit der Nahrung wird entscheidend erhöht.
- 2.) Da die kleinen Nahrungsbestandteile bakterielle Zellansammlungen beinhalten, wird der Verlust an wichtigen mikrobiellen Proteinen weitgehend reduziert.
- 3.) Eine gleichzeitig erleichterte selektive Ausscheidung der größeren Nahrungsbestandteile, die weniger leicht und schnell durch die vorhandenen Mikroorganismen zersetzt werden können, vermindert in den Eingeweiden den auffüllenden Effekt.

Dieser Prozeß ermöglicht es dem Koala zunächst einmal, eine weitaus größere Menge der kargen Eukalyptuskost zu sich zu nehmen, und weiterhin, die für ihn wichtigen Bestandteile der Nahrung selektiv der mikrobiellen Fermentation und nachfolgend der Absorption zuzuführen (Cork & Warner 1983).

Außerdem erfolgt auch im proximalen Caecum in geringem Umfang eine Autokatalyse mit Bildung kurzkettiger Fettsäuren, Resorption von Wasser, Elektrolyten und einigen Vitaminen (Caton 1997).

Darüber hinaus zeigt sich das proximale Colon für den Erhalt der mikrobiellen Population verantwortlich, da es alle für die Mikroorganismen wichtigen Umgebungsparameter konstant hält (Elliot & Barclay-Smith 1904, Björnhag 1994).

Dieser Mechanismus der selektiven Ausscheidung von grobstrukturiertem Material zusammen mit dem geringen Grundumsatz seitens des Koalas stellt die wichtigste Voraussetzung seiner Existenz auf Grundlage dieser kargen und energiearmen Nahrung dar.

### 6.3.3 Colon-Fermenter

Die Colon-Fermenter, zu denen neben Schwein und Pferd auch noch etliche andere Spezies gezählt werden, wiegen meist mehr als 25 kg (Hume 1989). Der Hauptort der Fermentation ist in diesem Fall das voluminöse, haustrierte Colon. Oftmals, wie bei Schwein und Pferd, bildet das in seiner Größe stark variierende Caecum eine Art retrograde Verlängerung des proximalen Colons (Hume & Warner 1980, Warner 1981, Christensen 1989, Stevens & Hume 1995). In der Regel besitzen sowohl das Caecum als auch das proximale Colon, zum Teil sogar das distale Colon, Taenien unterschiedlicher Anzahl. Der Übergang vom terminalen Ileum in den Bereich des Dickdarmes erfolgt entweder in den Blinddarm oder direkt ins Colon (Nickel, Schummer, Seiferle, 1987).

#### 6.3.4 Dickdarmmotilität

Obwohl, sowohl bei den Caecum- als auch bei den Colon-Fermentern, Caecum und proximales Colon unterschiedliche Funktionen innehaben, arbeiten diese dennoch als funktionelle Einheit zusammen (Elliot & Barclay-Smith 1904, Christensen 1989, Björnhag 1994). Trotz dieser funktionellen Zusammengehörigkeit bestehen zum Teil jedoch gravierende Unterschiede. Betrachtet man die Motilität der beiden Kompartimente, fällt auf, daß entweder das Caecum oder das proximale Colon als Reservoir dienen, die die Füllfunktion des anderen Abschnittes übernehmen, während der jeweils andere Abschnitt als Fermentationskammer arbeitet (Björnhag & Snipes 1999). Ferner ist der Reservoir-Bereich für die Aufrechterhaltung der mikrobiellen Population sowie für eine gute Durchmischung des ankommenden Nahrungsbreies verantwortlich (Elliott & Barclay-Smith 1904, Björnhag 1994).

Auf Grund von Unterschieden hinsichtlich der Motilität kann der Dickdarm in zwei unabhängig voneinander agierende Einheiten unterteilt werden:

- 1.) Bei der ersten Einheit handelt es sich um Caecum und Colon. Bei beiden werden die Ingesta durch abwechselnde peristaltische und antiperistaltische Wellen vor und zurück befördert (Elliot & Barclay-Smith 1904, Christensen 1989). Kontraktionen der zirkulären Muskulatur der Haustrien produzieren so eine dauernde, lokalisierte Durchmischung des Nahrungsbreies (Elliot & Barclay-Smith 1904, Christensen 1989).
- 2.) Die zweite Einheit wird vom distalen Colon gebildet. Hier bewegen langsame peristaltische Wellen den Nahrungsbrei zum Enddarm (Elliot & Barclay-Smith 1904), unterstützt durch gelegentliche Massenbewegungen des Darmes (Christensen 1989).

Aus dieser Art der Durchmischung und Fortleitung der Ingesta, die bei vielen Säugetieren vorkommt, resultiert eine Verlangsamung der Ingestapassage. Dies läßt den Schluß zu, daß diese Art der Motilität des Dickdarmes zunächst der Verbesserung der Resorption von Wasser und Elektrolyten galt und erst sekundär-evolutionär, für

eine verbesserte Autokatalyse bei einigen Spezies, wie z.B. bei den Koalas, umfunktioniert wurde (Caton 1997).

## 6.4 Physiologie

Wie bereits mehrfach angesprochen, ist die Morphologie des Verdauungstraktes der Koalas als Resultat der Besetzung der von ihnen genutzten ökologischen Nische zu sehen. Der Koala, als ein Vertreter der Gruppe der Herbivoren, muß mit Eukalyptus als Ernährungsgrundlage, die nur eine geringe Ausbeute an Nährstoffen bietet, sowohl auf einen extrem angepaßten Verdauungstrakt als auch auf symbiotische Darmbakterien zurückgreifen, um die Aufschließung und Verwertung dieser kargen Nahrung überhaupt bewältigen zu können. Dies geschieht vor allem durch eine funktionelle Einheit, die sich aus Caecum und proximalem Colon bildet, sowie durch die in diesen Kompartimenten angesiedelte Mikroorganismen. Darüber hinaus muß den symbiotisch im Dickdarm lebenden Mikroorganismen weiterhin die Möglichkeit gegeben werden, diese schwerverdauliche Kost nutzbar zu machen. Dies wird durch die selektive Trennung von groben und kleinen Nahrungsbestandteilen, verbunden mit einer wiederkehrenden Durchmischung des Nahrungsbreies, ebenfalls im Bereich Caecum–proximales Colon erreicht. Für das Überleben des Koalas ist auch das weit weniger stark ausgebildete distale Colon von existenzieller Bedeutung. Im Vordergrund steht hier die Vermeidung von Wasserverlusten über die Faeces. Trotz seiner beachtlichen Länge ist das distale Colon jedoch für fermentative Prozesse von untergeordneter Bedeutung.

### 6.4.1 Eukalyptus als Nahrungsgrundlage

Die Nahrungsgrundlage des Koalas besitzt bekanntermaßen nicht nur einen geringen Anteil an Proteinen sowie einen hohen Rohfaseranteil sondern enthält gleichzeitig neben essentiellen Ölen, die potentiell toxisch sind, auch Tannin, welches seinerseits die Verfügbarkeit anderer Nährstoffe herabzusetzen vermag (Eberhard et al. 1976, Fox & MacAuley 1977, Ullrey et al. 1981, Hume 1982, Hume 1999, Stapley et al. 2000).

Durchschnittlich zeigen Eukalyptusblätter dabei folgende Zusammensetzung  
(Angaben in % der Trockenmasse):

a) Wasser	48-56 %
b) organische Bestandteile	97-98 %
c) Gesamtstickstoff	1,1-1,5 %
d) verfügbare Kohlenhydrate (Zucker & Stärke)	11 %
e) Rohfette	14-19 %
f) Gesamtphenole	22-29 %
g) Zellwandbestandteile	32-37 %
- Hemizellulose	4-7 %
- Zellulose	14-16 %
- Lignin	13-16 %

Erwartungsgemäß weicht die Verdaulichkeit der einzelnen Komponenten der Eukalyptusblätter stark voneinander ab:

<b>Grundbestandteile</b>	<b>durchschnittliche Verdaulichkeit (%)</b>
gesamter Zellgehalt	69,4
Gesamtstickstoff	45,4
verfügbare Kohlenhydrate	92,1
Rohfette	43,3
Gesamtphenol	91,2
Zellwand	25,1
Hemizellulose	24,2
Cellulose	30,5
Lignin	18,8

Die dabei durchschnittliche, verstoffwechselbare Energieaufnahme liegt bei reiner Aufnahme von Eukalyptusblätter bei rund  $0,43 \text{ MJ kg}^{-0,75} \text{ d}^{-1}$ . Die zum Überleben notwendige Energieaufnahme des Koalas liegt etwa bei  $0,33 \text{ MJ kg}^{-0,75} \text{ d}^{-1}$ . Dieser Wert liegt weitaus niedriger als es bei anderen Beuteltieren der Fall ist. Wie allgemein üblich wird auch hier die meiste Energie aus Kohlenhydraten und Fetten gewonnen.

Neben der geringen Verdaulichkeit dieser Nahrungsquelle steht auch noch deren Toxizität im Vordergrund. Hierbei ist vor allem die Tanninfraktion der Gesamtphenole zu nennen. Die Anwesenheit von Tannin kann prinzipiell nicht nur Einfluß auf die Stickstoffverdaulichkeit nehmen sondern ist ebenfalls in der Lage, den Aufschluß von endogenen Proteinen zu unterdrücken, indem es diese vor dem Angriff von Verdauungsenzymen schützt. Dies wiederum würde einen erhöhten Verlust von Stickstoff über die Faeces nach sich ziehen (McLeod 1974). Allerdings kann davon ausgegangen werden, daß ein Großteil der Tannine bei der Magenpassage einer Hydrolyse unterzogen wird. Dabei wird das Tannin in seine Bestandteile Zucker und Phenole gespalten. Derjenige Anteil des Tannins, der die Hydrolyse bei der Magenpassage übersteht, wird nachfolgend fast gänzlich von den Mikroorganismen des Dickdarmes neutralisiert und umgesetzt. Nur ein relativ geringer Anteil des Gesamttannins scheint letztlich das Dickdarmepithel zu erreichen. Nach Aufnahme werden diese Tanninkomplexe aller Wahrscheinlichkeit nach in Peroxisomen gespeichert, zur Leber transportiert und durch Glukuronidierung biotransformiert und auf diese Weise entgültig neutralisiert. All diese Mechanismen verringern den Effekt des Tannins auf den Stickstoffhaushalt und erklären gleichzeitig den geringen Tanningehalt in den Faeces der Tiere (McLeod 1974).

### 6.4.2 Darmflora

Neben der Absorption von Nährstoffen und Wasser aus dem Lumen sowie einer Sekretion von Schleim, um die Ingestapassage zu erleichtern, besteht eine weitere Aufgabe der epithelialen Oberfläche, insbesondere des Caecums, aber zum Teil auch des proximalen Colons darin, den Darmbakterien eine palisadenartige Bindung zu ermöglichen (Abb. 5.5, 5.6, 5.8 & 5.9). Diese palisadenartige Anheftung ermöglicht einer maximalen Anzahl von Bakterien einen sehr engen Kontakt mit der Schleimhaut (McKenzie 1978). Dieser Bakterienraum, der die luminale Oberfläche des Caecums komplett bedeckt, überragt die Enterozyten um ein Vielfaches ihrer Höhe.

Bei den Bakterien des Koaladarmes handelt es sich vornehmlich um anaerobe bzw. fakultativ aerobe gram-positive wie auch gram-negative Bacillen, Kokken und Actinomyceten-ähnliche Bakterien. Osawa et al. (1993) entdeckten des Weiteren gram-negative, fakultativ anaerobe, pleomorphe Stäbchen, die in der Lage sind, die im Magen nicht durch Hydrolyse gespaltenen Tannin-Komplexe zu zersetzen. Im Großen und Ganzen lagern sich diese Mikroorganismen in langen Ketten, die senkrecht zur Oberfläche der Epithelzellen angeordnet sind, parallel zueinander an. Die Mikroorganismen schmiegen sich dabei in den von den Becherzellen synthetisierten und sezernierten Schleim ein, der sie gänzlich umgibt. Wo immer möglich schieben sich die Bakterien zwischen die Mikrovilli der Enterozyten, um die Kontaktfläche zum Darmepithel zu maximieren (Van Iterson 1965).

Eines der herausragendsten Merkmale der bakteriellen Dickdarmflora der Koalas besteht in der extrem engen Interaktion der Darmflora mit den Enterozyten, wobei die spezielle Ausrichtung der Bakterien zum Epithel es einer maximalen Anzahl an Mikroorganismen ermöglicht, an dieser Symbiose zwischen Wirtstier und Mikroorganismus teilzunehmen. Die meisten übrigen Spezies zeigen hingegen entweder nur eine leichte Verbindung zwischen Epithelzellen und Bakterien, wie dies zum Beispiel bei der Maus der Fall ist (Davis 1976), oder eine direkte Interaktion fehlt völlig, wie beispielsweise bei der Ratte (Wagner & Barnett 1974).

Wie es an Hand der direkten und innigen Interaktion nicht anders zu erwarten ist, handelt es sich um eine echte Symbiose zwischen Wirtstier und Darmflora (Eberhard et

al. 1976). Auf der einen Seite werden die Bakterien mit Nährstoffen versorgt, andererseits neutralisieren diese wiederum die potentiell toxischen Öle der Eukalyptuskost und ermöglichen so erst ein Überleben der Koalas.

Nach London (1981) verteilen sich Anaerobier und Aerobier wie folgt im Caecum und proximalen Colon der Koalas:

*Anaerobier:* Caecum:  $1,1 \times 10^{10}$ / g Faeces  
proximales Colon:  $3,0 \times 10^9$ / g Faeces

*Aerobier:* Caecum:  $9,7 \times 10^6$ / g Faeces  
proximales Colon:  $2,3 \times 10^7$ / g Faeces

Die dabei von Bakterien hinsichtlich Wachstum und Fermentation bevorzugten Bedingungen werden vor allem vom proximalen Colon geschaffen und bei einem pH-Wert von 6,6 (Cork et al. 1983) sowie einer Temperatur von 36°C - 38°C (London 1981) konstant gehalten.

## 6.5 Vergleichende Gegenüberstellung des Darmes von Koala, Schwein und Pferd

### 6.5.1 Verdauungstrakt Schwein (*Sus scrofa*; s. a. Nickel, Schummer, Seiferle 1987)

#### 6.5.1.1 Taxonomie

Das Hausschwein, *Sus scrofa domesticus*, wird der Ordnung der Paarhufer (Artiodactyla), Familie der Schweineartigen, Suidae, sowie der Gattung der echten Schweine, *Sus*, zugerechnet.

#### 6.5.1.2 Anatomie Verdauungstrakt

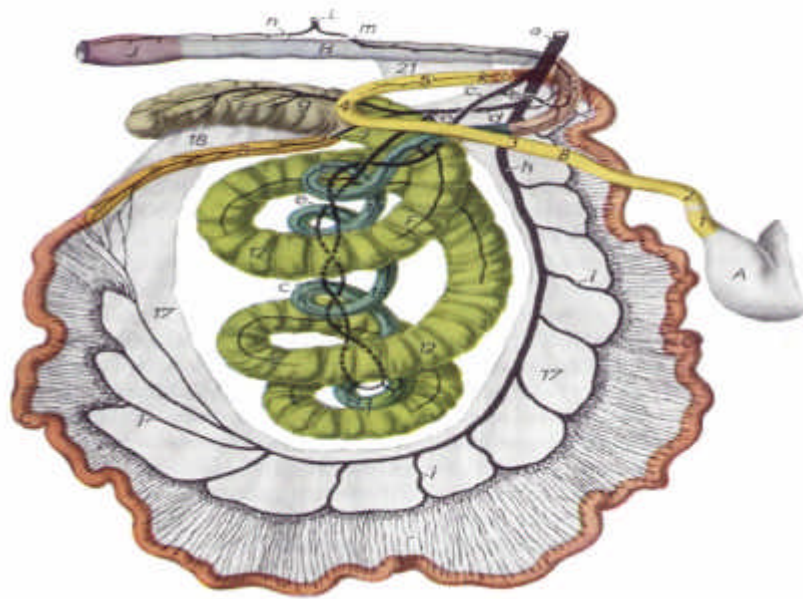
Das Schwein weist einen einhölig-zusammengesetzten *Magen* mit einem Fassungsvermögen von knapp 4 Litern auf. Die Form entspricht einem einseitig enger werdenden, scharf abgeknickten Sack. Als arttypisches Merkmal besitzt der Magen der Schweine einen dem Fundus aufsitzenden kaputzenförmigen Blindsack, das Diverticulum ventriculi. Füllungsbedingt ändert der Magen seine Lage im Cavum abdominale. Im leeren Zustand liegt er komplett intrathorakal im Bereich der Regio abdominalis cranialis, während er mit zunehmendem Füllungsgrad sich hauptsächlich im Bereich seiner Curvatura major nach links caudoventral ausdehnt und so der ventralen Bauchwand zum Teil großflächig anliegt.

Der *Dünndarm* der Schweine verhält sich in seiner Gesamtheit unauffällig und weist keinerlei makroskopische Besonderheiten auf. Mit einer Länge von bis zu 21 Metern füllt er fast die gesamte rechte Abdominalhälfte sowie ferner Teile des linken ventralen Quadranten aus. Dabei besitzt das Duodenum etwa eine Länge von einem Meter, auf das Jejunum entfallen weitere 14 - 19 Meter, gefolgt von dem ca. ebenfalls einen Meter langen Ileum.

Das sich anschließende *Caecum* ist von stumpf-kegelförmiger Gestalt und besitzt bei einer Länge von rund 30 cm ein Fassungsvermögen von maximal 1,5 bis 2 Litern. Die Blinddarmbasis findet sich ventral der linken Niere, von wo aus der Blinddarmkörper, der Bauchwand anliegend, in dorsal-konvexem Bogen nach caudal zieht. Die Blinddarmspitze kommt im Bereich der linken Leiste zu liegen. Abhängig vom Füllungsgrad des Magens kann es jedoch zu rechtsseitigen Lageveränderungen bis über die Medianebene kommen. Am *Caecum* des Schweines finden sich drei Bandstreifen, *Taeniae caeci*, sowie die gleiche Anzahl an Poschenreihen. Die einzelnen Poschen, *Haustra*, setzen sich gegeneinander durch querverlaufende, tief ins Lumen vorspringende Schleimhautfalten, sog. *Plicae semilunares*, ab.

Auch das *Colon* der Schweine weist die allgemein vorkommende Gliederung in *Colon ascendens*, *Colon transversum* sowie *Colon descendens* mit einer Gesamtlänge von ca. 6 Metern und einem Volumen von rund 4 Litern auf. Dabei bilden die Schlingen des aufsteigenden Colons ein arttypisches, turbanähnliches Konvolut, die *Ansa spiralis coli*. Dieser Colonkegel geht linksseitig aus dem etwas breiteren *Caecum* etwa in Höhe des dritten Lendenwirbels hervor, weist zwei Bandstreifen sowie eine dementsprechende Anzahl an Poschenreihen auf und füllt zusammen mit dem Blinddarm fast den gesamten linken Bauchraum aus. In der Regel ist die Achse dieses Kegels senkrecht nach unten gerichtet. Abhängig vom Füllungsgrad des Magens und der damit verbundenen Lageveränderungen nahezu aller übrigen Kompartimente des Verdauungstraktes kann diese Achse jedoch auch nach cranioventral bzw. caudoventral verschoben sein. Wie auch bei den übrigen Haussäugetieren verläuft das kurze *Colon transversum* von rechts nach links und verbindet so die aufsteigenden und absteigenden Colonabschnitte miteinander. Das *Colon descendens* liegt nahe der Medianen und zieht in einer fast geraden Ausrichtung beckenwärts, wo es in den *Mastdarm* übergeht. Dieser geht mit seiner Erweiterung, der *Ampulla recti*, in den After über.

Auf Grund eines zeitlich unterschiedlichen Längenwachstums einzelner Darmabschnitte ist bei Ferkeln zusätzlich noch ein *Colon sigmoideum* zu finden, welches sich zeitweilig dem *Colon transversum* anschließt und später jedoch wieder verschwindet.



**Abb. 6.2** Schematische Darstellung des Magen-Darm-Traktes des Schweines  
(aus: Nickel, Schummer, Seiferle, 1987,  
Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, Band II, Seite 112)  
A) Magen, B) Duodenum, C) Jejunum, D) Ileum,  
E) Caecum, F) - H) Colon, J) Rektum

## 6.5.1.3 Morphometrische Daten Schwein

	<b>Länge</b> (cm / %)	<b>Volumen</b> (ml / %)	<b>Fläche</b> (cm <sup>2</sup> / %)
Dünndarm	1.823,3 74	4.406,6 50,2	675.178,0 70,9
Caecum	28,2 1,2	564,8 6,4	23.154,0 2,4
Colon	610,7 24,8	3.808,1 43,4	254.050,0 26,7
Gesamt	2462,2 100	8.779,5 100	952.382,0 100

Quellen: Snipes & Kriete 1991, Snipes 1997, R. Snipes/H. Snipes 1997

## 6.5.1.4 Koeffizienten Schwein

	Koeffizient	Gruppenzugehörigkeit
<b>Koeffizient der Fläche</b>	41	Omnivor
<b>Koeffizient des Volumens</b>	9,9	Omnivor

Verhältnis aus Fläche und Volumen:

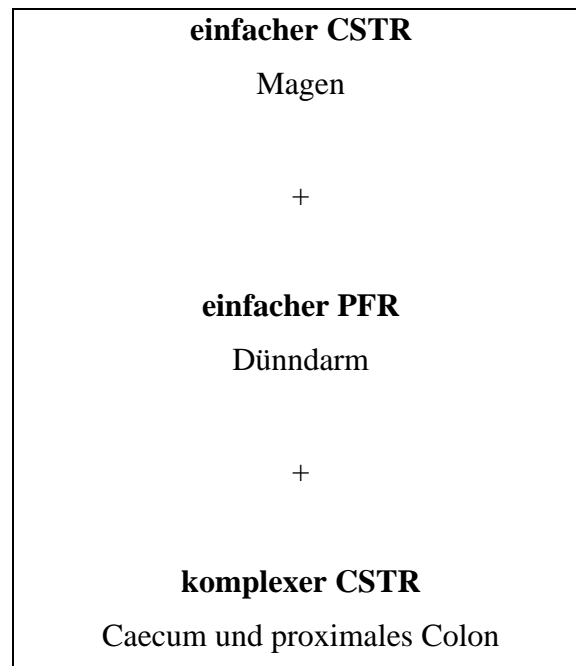
	Dünndarm (Fläche/Vol)	Caecum (Fläche/Vol)	Colon (Fläche/Vol)	gesamter Dickdarm (Fläche/Vol)	gesamter Verdau- ungstrakt (Fläche/Vol)
<b>Verhältnis aus Fläche &amp; Volumen</b>	153,2	41,0	66,7	63,4	108,5

## 6.5.1.5 Fermentationsart

Auch das Schwein wird entsprechend der Morphologie und Verdauungsphysiologie seines Verdauungstraktes den Dickdarm-Fermentern zugerechnet. Da das Caecum nur als eine Art Verlängerung des proximalen Colons agiert, welches wiederum Hauptort der Fermentation ist, wird das Schwein dementsprechend der Untergruppe der Colon-Fermenter zugeordnet (Hume & Warner 1980, Warner 1981, Milton & Demment 1988, Christensen 1989, Stevens & Hume 1995).

### 6.5.1.6 Reaktorenarrangement

Das Reaktoren-Arrangement des Gastro-Intestinal-Traktes des Schweine entspricht folgendem Bild:



## 6.5.2 Verdauungstrakt Pferd (*Equus caballus*; s. a. Nickel, Schummer, Seiferle, 1987)

### 6.5.2.1 Taxonomie

Die Gattung der Pferde, *Equus*, die zur Familie der Unpaarhufer (*Perissodactyla*) gerechnet wird, teilt sich in drei Gruppen. Bei diesen handelt es sich um Esel, Zebras sowie das Pferd im eigentlichen Sinne. Es unterscheidet sich von den beiden erstgenannten durch das Vorhandensein von Kastanien, Sporen und einem zu etwa zwei Drittel mit langen Haaren besetzten Schweif.

### 6.5.2.2 Anatomie Verdauungstrakt

Der *Vorderdarm* der heutigen Hauspferde zeigt nur bezogen auf den Magen einige Besonderheiten, während die Speiseröhre unauffällig und ohne makroskopisch relevante Strukturen ausgebildet ist.

Der einhöhlige-zusammengesetzte *Magen* des Pferdes ist mit einem Fassungsvermögen von nur rund 8 - 15 Litern auffallend klein. Unabhängig vom jeweiligen Füllungsstatus liegt er mit dem weitaus größten Teil im linksseitigen intrathorakalen Teil der *Regio abdominalis cranialis*. Auf Grund seiner stark gekrümmten Form liegen *Cardia* und *Pylorus* nahe beieinander. Das Charakteristische eines jeden Pferdemagens ist eine umfangreiche, die *Cardia* nach links weit überragende Ausbuchtung, der sog. *Saccus caecus ventriculi*.

Ganz im Gegensatz zum klein ausgebildeten Magen bilden *Mittel- und Enddarm* große Gärkammern zur Zelluloseverdauung, wobei insbesondere das *Colon ascendens* von enormer Größe ist.

Der gesamte *Dünndarm* der Pferde besitzt in etwa eine Länge von 30 Metern und verteilt sich in der Hauptsache in den dorsalen Regionen des Abdominalraumes, wobei er cranial bis an die Leber und caudal bis hinein in die Beckenhöhle reicht. Es entfallen rund 2 Meter auf das Duodenum, weitere 26 Meter auf das Jejunum und etwa ein Meter

auf den Abschnitt des Ileums. Dieses stellt die Verbindung zwischen dem Dünndarm auf der einen Seite sowie dem oftmals mit Gasen gefüllten und bei seiner Kontraktion unter erhöhtem Druck stehenden Caecumkopf dar. Eine entsprechend stark ausgebildete Tunica muscularis, bestehend aus Längs- und Ringmuskelschichten, verhindert einen Druckausgleich zwischen diesen beiden Darmabschnitten, während Kontraktionswellen das Caecum durchlaufen.

Der Bereich des Dickdarmes ist von gewaltigen Ausmaßen und zeigt eine typische Gestaltung seiner einzelnen Kompartimente. Ebenfalls charakteristisch ist dabei die Lagerung der einzelnen Abteilungen.

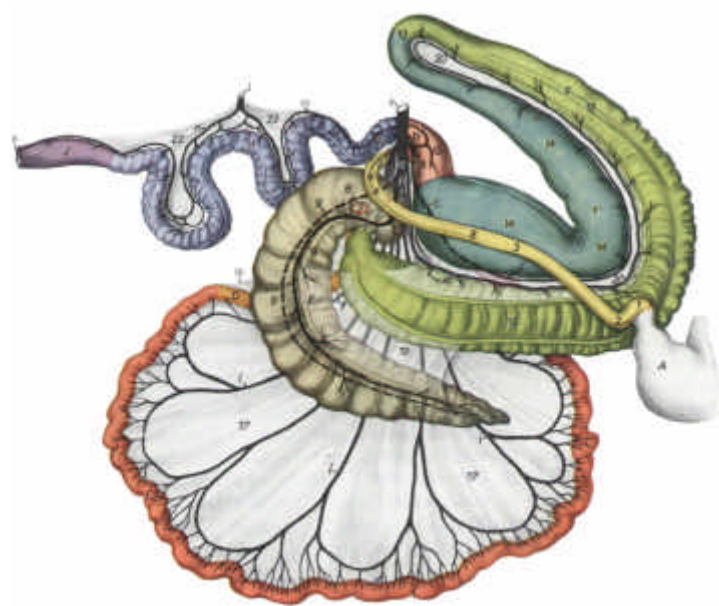
Der *Blinddarm*, mit einer Länge von ungefähr einem Meter und einem Fassungsvermögen von bis zu knapp 70 Litern, beginnt mit seinem arttypisch geformten Kopf im caudalen Bereich des rechten dorsalen Quadranten und zieht in cranioventraler Richtung auf den Processus xyphoides zu, vor dem er dann zu liegen kommt. Der Blinddarmkopf, Basis caeci, zeigt eine charakteristische Krümmung mit Bildung entsprechender Curvaturen (*Curvatura caeci major et minor*). Nach dem Übergang in den Blinddarmkörper, *Corpus caeci*, endet dieser in der spitz auslaufenden Blinddarmspitze, *Apex caeci*, die ungefähr median vor dem Processus xyphoideus liegt. Das Caecum der Pferde besitzt vier Bandstreifen, *Taeniae caeci*, sowie vier Reihen an *Haustrien*.

Auch das *Colon* ist in arttypischer Weise gegliedert. Zunächst gelangen die Ingesta in ein sehr massig ausgebildetes *Colon ascendens*, das über ein enges und recht kurzes *Colon transversum* mit einem ebenfalls vergleichsweise engen, dafür aber langen *Colon descendens* verbunden ist. Das aufsteigende *Colon* besitzt mit seinen 4 Metern Länge ein enormes Fassungsvermögen von bis zu maximal 130 Litern. Auf Grund seines großen Lumen wird es auch als großes *Colon*, *Colon crassum*, bezeichnet. In seinem Verlauf bildet es eine doppelt-hufeisenförmige Struktur aus, die sich im ventralen Abdominalbereich ausbreitet, rechtseitig beginnt und am Zwerchfell vorbei zur linken Seite läuft. Im Bereich des linken Beckeneingangs schlägt es sich nach dorsal um, um direkt auf den ventralen Anteilen liegend wieder zum Ausgangspunkt zurückzulaufen. Die rechte dorsale Längslage, *Colon dorsale dextrum*, zeichnet sich durch seine erhebliche Weite aus und wird daher auch als „magenähnliche Erweiterung“, *Ampulla*

coli, bezeichnet. Diese überschreitet den Rippenbogen nach caudal nicht. In diesem Bereich verbindet das äußerst enge und kurze Colon transversum das Colon ascendens mit dem absteigenden Colon. Da dieses ein vergleichsweise enges Lumen aufweist, wird es auch als kleines Colon, Colon tenue, bezeichnet. Seine etwa 2,5 - 4 Meter langen Schlingen finden sich in der Hauptsache im Bereich des linken, dorsalen Quadranten.

Die Ausstattung des Colons mit Taenien bzw. Haustrien ist recht komplex. Die ventralen Lagen des aufsteigenden Anteils des Colon bilden vier Taenien und dementsprechend auch vier Reihen an Haustrien aus. Mit Übergang in die Flexura pelvinea verliert das Colon drei seiner Taenien und bildet daher auch keinerlei Poschenreihen mehr aus. Erst im Bereich der dorsalen Zwerchfellkrümmung sowie der rechten dorsalen Längslage besitzt das Colon wieder drei Bandstreifen und zugehörige, undeutliche Poschenreihen. Die Anzahl der Taenien verringert sich am Colon descendens wieder auf zwei. Diese sind jedoch sehr stark ausgebildet und werden entsprechend von zwei deutlichen Poschenreihen begleitet.

Etwa in Höhe des Beckeneinganges geht das absteigende Colon in den *Mastdarm*, das Rektum, über. Dieses besitzt eine Länge von ca. 20 - 30 cm und erweitert sich im Übergangsbereich vom peritonealen Teil der Beckenhöhle zum retroperitonealen Anteil flaschenartig in die geräumige Mastdarmampulle, Ampulla recti.



**Abb. 6.3** Schematische Darstellung des Magen-Darm-Traktes des Pferdes  
(aus: Nickel, Schummer, Seiferle, 1987,  
Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, Band II, Seite 113)  
A) Magen, B) Duodenum, C) Jejunum, D) Ileum,  
E) Caecum, F) rechte und linke ventrale Colonlage,  
14) rechte und linke dorsale Colonlage (mit magenähnlicher Erweiterung),  
G) Colon transversum, H) Colon descendens, J) Rektum

## 6.5.2.3 Morphometrische Daten Pferd

	<b>Länge</b> (cm / %)	<b>Volumen</b> (ml / %)	<b>Fläche</b> (cm <sup>2</sup> / %)
Dünndarm	3.020,0 77,8	46.897,3 25,1	2.066.986,0 66,1
Caecum	120,0 3,1	56.083,0 30	242.758,0 7,8
Colon	740,0 19,1	83.982,7 44,9	815.500,0 26,1
Gesamt	3.880,0 100	186.873,0 100	3.125.244,0 100

Quellen: Snipes & Kriete 1991, Snipes 1997, R. Snipes/H. Snipes 1997

## 6.5.2.4 Koeffizienten Pferd

	Koeffizient	Gruppenzugehörigkeit
<b>Koeffizient der Fläche</b>	51	<i>Omnivor</i>
<b>Koeffizient des Volumens</b>	29,8	Herbivor

Die Zuordnung des Pferdes hinsichtlich des Koeffizienten der Fläche in die Gruppe der Omnivoren ist unumstritten nicht zu rechtfertigen. Dies ist einzig und allein darauf zurückzuführen, daß die Werte des Pferdes für Herbivoren ungewöhnlich niedrig sind und somit gerade noch in den Bereich der Werte der Omnivoren fallen. Dabei ist zu bedenken, daß die Grenzen zwischen den einzelnen Ernährungsstrategien zum Teil fließend sind. Dementsprechend kann es vorkommen, daß eine Spezies, die nach ihrer Ernährungsgewohnheiten klar den Herbivoren zuzuordnen wäre, fälschlich gerade noch der Gruppe der Omnivoren zugeteilt wird.

Verhältnis aus Fläche und Volumen:

	Dünndarm (Fläche/Vol)	Caecum (Fläche/Vol)	Colon (Fläche/Vol)	gesamter Dickdarm (Fläche/Vol)	gesamter Verdau- ungstrakt (Fläche/Vol)
<b>Verhältnis aus Fläche &amp; Volumen</b>	44,1	4,3	9,7	7,6	16,7

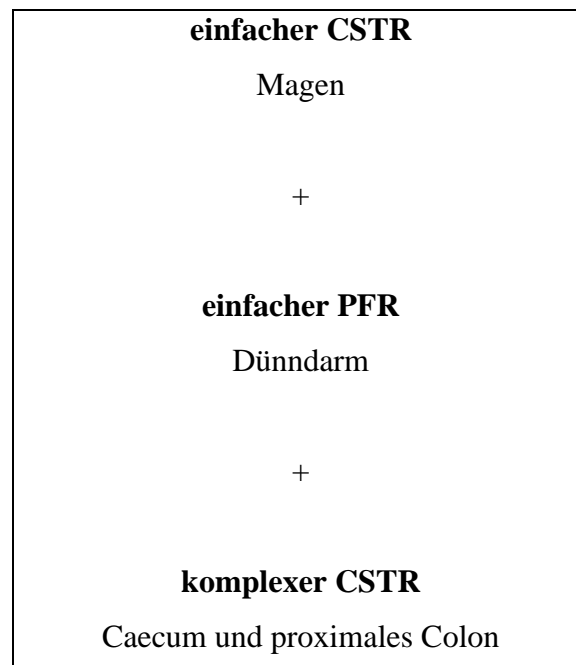
#### 6.5.2.5 Fermentationsart

Bezüglich der Fermentationsstrategie sowie der Form des Reaktor-Arrangements gelten für das Pferd die gleichen Bedingungen wie sie für Schweine bestehen:

Demnach handelt es sich ebenfalls um Dickdarm-Fermenter der Untergruppe der Colon-Fermenter (Warner 1981, Milton & Demment 1988, Bruerton et al. 1991, Stevens & Hume 1995). Auch in diesem Fall entspricht das Caecum einer Art Erweiterung der eigentlichen Fermentationskammer, dem proximalen Colon.

#### 6.5.2.6 Reaktorenarrangement

Das Arrangement nach der Reaktoren-Theorie gleicht mit folgendem Erscheinungsbild ebenfalls dem der Schweine:



## 6.6 Abschließende Interpretation der Ergebnisse

Bei der abschließenden Betrachtung der gewonnenen Ergebnisse fällt insbesondere eines immer wieder auf: In nahezu allen Bereichen grenzt sich der Koala extrem von anderen Spezies, auch innerhalb der Gruppe der Herbivoren, ab. Dabei erweisen sich die Differenzen zwischen Koala und Pferd als fast genau so gewichtig, wie die zwischen Koala und Schwein.

### 6.6.1 Vergleich Koala – Schwein

Bei einer direkten Gegenüberstellung der Verdauungstrakte von Koalas auf der einen und Schweinen auf der anderen Seite kommt es erwartungsgemäß zu zum Teil gravierenden Unterschieden. Obwohl beide Spezies zu den Dickdarm-Fermentern gehören, zeigen sie dennoch ein absolut unterschiedliches Ernährungsverhalten. Wie bereits mehrfach beschrieben, handelt es sich beim Koala um einen Vertreter der Gruppe der Herbivoren, wobei es sich in diesem Falle um einen extremen Nahrungsspezialisten handelt. Demgegenüber steht das Schwein als Vertreter der Omnivoren. Während der Koala sich ausschließlich von den Blättern von nur etwa 20 der möglichen 600 Eukalyptusarten ernährt, zählen zur Grundnahrung der Schweine neben fleischlicher Kost ebenfalls vegetative sowie reproduktive Pflanzenteile (Früchte, Samen, Knospen).

Aus der jeweiligen Ernährungsstrategie einer Spezies ergibt sich zwangsläufig ein in der Regel bis ins kleinste Detail angepasster Verdauungstrakt. Entsprechendes findet sich auch beim Schwein und den Koalas. Wie bereits zuvor erwähnt, handelt es sich bei beiden Spezies um Dickdarm-Fermenter, die entweder gänzlich, wie im Falle des Koalas, oder doch zumindest zu einem beträchtlichen Anteil auf pflanzliche Nahrung zurückgreifen. Dies macht das Vorhandensein von Fermentationskammern zum mikrobiellen Aufschluß der Nahrung unumgänglich. Im Falle des Koalas übernimmt das extrem prominent entwickelte Caecum diese Aufgabe während das proximale Colon vor allem Füll- und Vermischungsfunktion inne hat. Beim Schwein stellt sich diese Situation genau umgekehrt dar.

Da Caecum und proximales Colon bei beiden Spezies eine funktionelle Einheit bilden, ist es nicht weiter verwunderlich, dass das Bild des Reaktorenarrangements des Verdauungstraktes dieser beiden Tierarten identisch ist.

Einen genaueren Einblick in die Wichtigkeit der jeweiligen Darmkompartimente gewähren die errechneten Koeffizienten. Während ein Ziel dieser Koeffizientenbildung darin besteht, der betreffenden Tierart eine bestimmte Ernährungsstrategie zuzuordnen, besteht zum anderen eine direkte Möglichkeit, die Gewichtung der jeweiligen Darmabschnitte direkt abzulesen. Dabei werden die bereits oben genannten Einteilungen weiter gefestigt: Schwerpunkt beider Verdauungstrakte bildet der Bereich des Dickdarmes. Mit erstaunlich hohen Werten wird der Koala mehrfach der Gruppe der Herbivoren zugeordnet, während sich das Schwein durchgehend von dieser Gruppe distanziert. Das vor allem aus biologischer Sicht interessante Verhältnis aus Fläche und Volumen der jeweiligen Darmbereiche weist den Koala als eine Spezies aus, die über die gesamte Darmlänge hervorragende Resorptionsverhältnisse zeigt. Hinsichtlich dieses Parameters schneidet das Schwein weit unter den Werten des Koalas ab, was allerdings nicht weiter verwundert, da dessen Nahrungsgrundlage auch um ein Vielfaches nahrhafter ist.

### 6.6.2 Vergleich Koala - Pferd

Auf den ersten Blick scheinen Koalas und Pferde hinsichtlich ihres Verdauungstraktes weit enger zusammenzuliegen als dies bei einer direkten Gegenüberstellung von Koala und Schwein der Fall ist. Beide Spezies zählen zu den Herbivoren, wobei allerdings Pferde keineswegs Nahrungsspezialisten darstellen, da sie verschiedenste Gräser, Kräuter, Knospen und Früchte bis hin zu einigen Gemüsearten verzehren.

Da das Pferd auf Grund seiner Ernährung ebenfalls auf eine Fermentationskammer angewiesen ist, gehört es als Colon-Fermenter gleichfalls den Dickdarm-Fermentern an, wobei, ähnlich dem Schwein, das Colon die Fermentationsfunktion übernimmt. Die Bildung einer funktionellen Einheit, bestehend aus Caecum und Colon ascendens, hat sich auch beim Pferd vollzogen, so daß die Reaktorenarrangements beider Tierarten wiederum identisch sind.

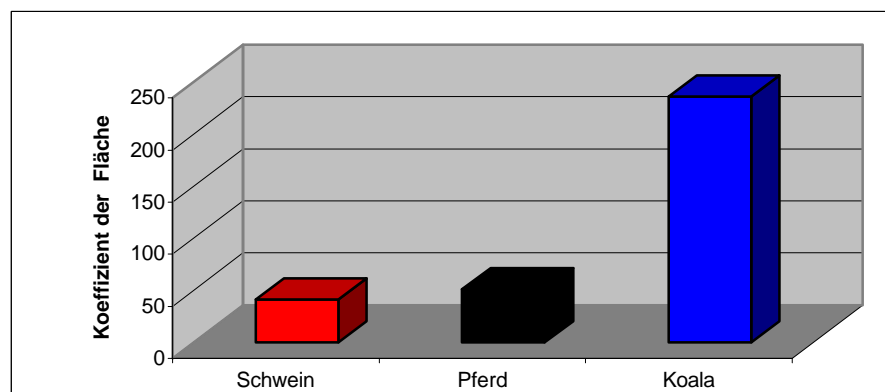
Bei der Auswertung der Koeffizienten zeigen sich weniger Gemeinsamkeiten als ursprünglich erwartet. Insbesondere die Resorptionsverhältnisse (Fläche : Volumen) erscheinen um ein Vielfaches schlechter zu sein als die der Koalas. Dies hängt mit zwei Faktoren zusammen: Zum einen greift das Pferd auf nahrhaftere, leichter verdauliche Kost zurück, zum anderen ist der Wert Ausdruck des geringeren Stoffwechselbedarfes größerer Tiere.

### 6.6.3 Vergleich Koala – Schwein + Pferd

Trotz vieler Gemeinsamkeiten dieser drei Spezies der Gruppe der Dickdarm-Fermenter, zeigen sich doch zum Teil gravierende Unterschiede. Weder die Werte des Schweins noch die des Pferdes reichen annähernd an die des Koalas heran, unabhängig davon welches Darmkompartiment untersucht wird. Dabei festigt sich die herausragende Entwicklung des Koaladarmes um so weiter, je mehr Parameter zum direkten Vergleich herangezogen werden.

#### 6.6.3.1 Koeffizient der Fläche

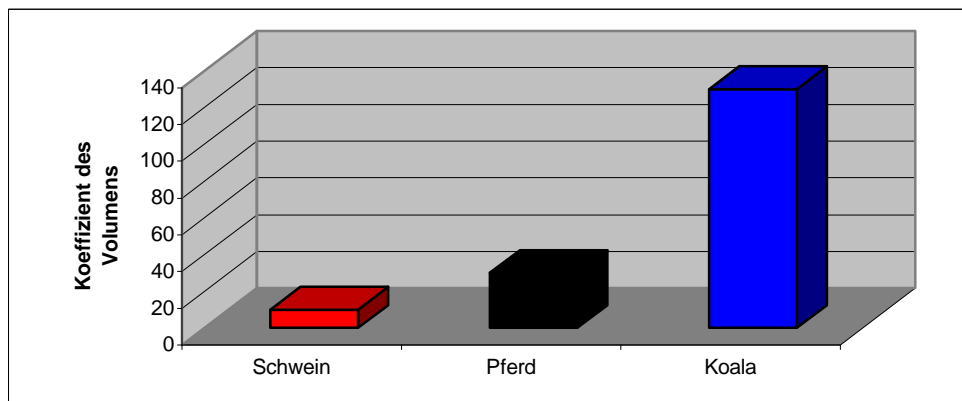
	<b>Koeffizient der Fläche</b>	<b>Gruppenzugehörigkeit</b>
Koala	236	Herbivor
Schwein	41	Omnivor
Pferd	51	<i>Omnivor</i>



**Abb. 6.4** Verhältnis aus Dickdarm- und Dünndarmfläche

## 6.6.3.2 Koeffizient des Volumens

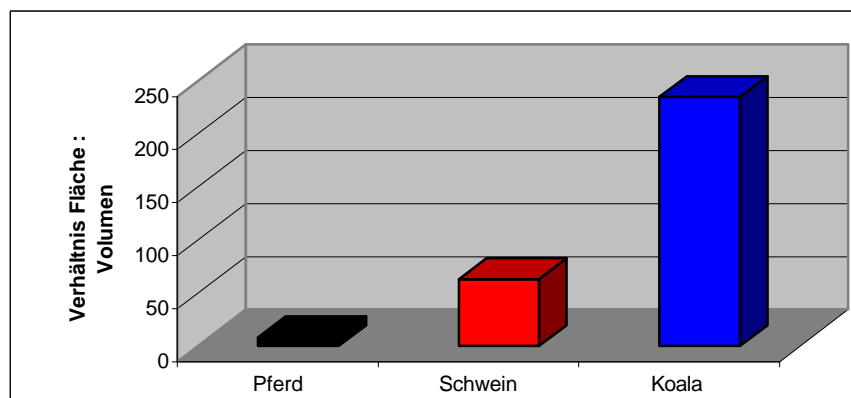
	<b>Koeffizient des Volumens</b>	<b>Gruppenzugehörigkeit</b>
Koala	130,8	Herbivor
Schwein	9,9	Omnivor
Pferd	29,8	Herbivor



**Abb. 6.5** Verhältnis aus Dickdarm- und Dünndarmvolumen

## 6.6.3.3 Verhältnis aus Fläche und Volumen

	Dünndarm (Fläche/Vol)	Caecum (Fläche/Vol)	Colon (Fläche/Vol)	gesamter Dickdarm (Fläche/Vol)	gesamter Verdau- ungstrakt (Fläche/Vol)
Koala	1.303,1	212,8	248,2	235,0	310,8
Schwein	153,2	41,0	66,7	63,4	108,5
Pferd	44,1	4,3	9,7	7,6	16,7



**Abb. 6.6** Verhältnis aus Fläche zum Volumen  
des gesamten Dickdarms

## 6.6.3.4 Zusammenfassende Gegenüberstellung der einzelnen Verdauungstrakte

	<b>Koala</b>	<b>Schwein</b>	<b>Pferd</b>
Ernährungstyp	Herbivor	Omnivor	Herbivor
Fermentationsart	Caecum-Fermenter	Colon-Fermenter	Colon-Fermenter
Koeffizient der Fläche	Herbivor (236)	Omnivor (41)	<i>Omnivor</i> (51)
Koeffizient des Volumens	Herbivor (131)	Omnivor (10)	Herbivor (30)
Verhältnis aus Fläche und Volumen (gesamter Dickdarm)	235	63	8

**Tabelle 6.5** Interspezifischer Vergleich des Verdauungstraktes von Koala, Schwein und Pferd

## **7. Zusammenfassung**

Der Koala, *Phascolarctos cinereus* (Goldfuß 1817), zählt zu den auf Bäumen lebenden, ausschließlich Eukalyptusblätter verzehrenden Beuteltieren, die in den riesigen Eukalyptuswäldern Ostaustraliens beheimatet sind. Zur Nahrungsgrundlage der Koalas zählen lediglich etwa 20 der ca. 600 Eukalyptusarten. Dies macht ihn zu einem extremen Nahrungsselektierer. Nur mit Hilfe von symbiotischen Darmbakterien gelang es dem Koala diese ansonsten fast gänzlich ungenutzte ökologische Nische zu erobern.

Als Resultat dieser Ernährungsgrundlage hat der Koala im Laufe der Evolution seinen Verdauungstrakt in einer einzigartigen Art und Weise den ökologischen Bedürfnissen seines Lebensraumes angepaßt. Hauptort der mikrobiellen Fermentation ist der prominent entwickelte Blinddarm, der gleichfalls das herausragende Merkmal des Verdauungsapparates der Koalas darstellt. Dieser enorme Blinddarm ist der mit Abstand höchst spezialisierteste, komplexeste und größte (bezogen auf die Körpergröße bzw. das Körpergewicht) innerhalb der Gruppe der Säugetiere. Zusammen mit dem ebenfalls stark entwickelten proximalen Colon bildet das Caecum der Koalas eine funktionelle Einheit, die dem Mittelpunkt der Verdauung entspricht.

Die Vermessung der gesamten zur Resorption zur Verfügung stehenden Grundoberfläche des Koaladarmes ergibt Werte von ca. 44 m<sup>2</sup>. Diese Größe entspricht immerhin in etwa der eines Squash-Courts. Neben der enormen Größe vor allem von Caecum und Colon ist noch eine weitere Struktur an der Bildung dieser weit überdurchschnittlich großen Grundoberfläche beteiligt. Es handelt sich dabei um 8–14 Längsfalten, die parallel verlaufend, die Dickdarmoberfläche vom Beginn des Caecums bis zum Anfang des distalen Colon vergrößern. Diese Art der Oberflächenvergrößerung ist in dieser Form und Ausprägung bisher nur beim Koala bekannt und stellt somit eine weitere Besonderheit des Gastro-Intestinal-Traktes des Koalas dar.

Ein erstaunlich geringer Grundumsatz sowie die Fähigkeit Wasserverluste über die Faeces derartig zu minimieren, wie es bei dem Koala der Fall ist, bilden in Zusammen-

hang mit den physiologischen Prozessen des Darmes (Entgiftung der Eukalyptusblätter durch die Mikroorganismen des Dickdarmes, selektive Ausscheidung grobstrukturierter Nahrungsbestandteile) die Existenzgrundlage dieses Charaktertieres Australiens.

Wird die Untersuchung auch auf andere Tierarten zwecks eines interspezifischen Vergleiches ausgedehnt, so zeigt sich einmal mehr die einzigartige Stellung der Koalas. Die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Vergleiche zwischen dem Koala auf der einen sowie Schwein und Pferd auf der anderen Seite grenzt den Koala als einen extremen Vertreter der Herbivoren deutlich von den beiden anderen Tierarten ab. Da alle drei Spezies entweder gänzlich (Koala, Pferd) oder doch zumindest zu einem Großteil (Schwein) auf pflanzliche Nahrung zurückgreifen, haben alle im Laufe der Evolution Fermentationskammern zum mikrobiellen Aufschluß der Pflanzenkost ausgebildet. Die fermentative Aufgabe übernimmt im Falle des Koalas das Caecum, wohingegen bei Pferd und Schwein diese Funktion dem proximale Colon zufällt. Allen drei Dickdarm-Fermentern ist wiederum gemein, dass der Bereich Caecum–proximales Colon eine funktionelle Einheit bildet.

Tiefgreifendere Einblicke in die verschiedenen Verdauungstrakte können mit Hilfe der gebildeten Koeffizienten gewonnen werden. Insbesondere die extrem günstigen Resorptionsverhältnisse des Koalas grenzen diesen von Schwein und Pferd ab. Da der Stoffwechsel von kleineren Lebewesen generell höhere metabolische Ansprüche stellt, verwundert einzig die Deutlichkeit mit der sich der Beutelbär von den uns hier bestens bekannten Haussäugetieren absetzt.

Alles in allem erscheinen die Differenzen zwischen Koala und Schwein geringer als erwartet, obwohl es sich beim Schwein immerhin um einen Vertreter der Gruppe der Omnivoren und nicht, wie beim Koala, um einen Herbivoren handelt. Aber auch das Pferd scheint, trotz Zugehörigkeit zu den Herbivoren, nicht im geringsten mit der Entwicklung des Gastro-Intestinal-Traktes der Koalas mithalten zu können.

## **8. Summary**

The koala, *Phascolarctos cinereus* (Goldfuß 1817), is an arboreal, marsupial herbivore, living in the enormous eucalyptus forests of eastern Australia. This species feeds exclusively on eucalyptus foliage. Only about 20 from the nearly 600 eucalyptus species form the basis of the koala diet. This dietary strategy categorizes the koala as a specialized, strict hindgut-fermenting herbivore. The koala is able to survive on such a restrictive dietary regime only with the help of symbiotic gut bacteria. As a result the digestive system of the koala has adapted in the course of evolution to a very unique degree to handle the high fiber content of its diet and the potentially harmful content of the eucalyptus leaf. This is most strikingly seen in the development of an enormous caecum. The koala possesses the largest caecum related to body weight of any living mammal. The proximal colon is also well developed in the koala, and together with the caecum represents a functional unit.

Measuring the entire surface area that takes part in the process of nutrient absorption, the koala reveals a size order of 44 m<sup>2</sup>. This is equivalent to the size of an ordinary squash court. A major component of the caecum and proximal colon that accounts for this enormous surface enlargement is the presence of 8 to 14 longitudinal folds which run from the apex caeci up to the beginning of the distal colon. This type of increase in surface enlargement and amount are unique to the koala.

An amazingly low basal metabolism as well as the ability to minimize faecal water loss in connection with the physiological processes taking place within the koala's digestive system (detoxification of eucalyptus foliage, selective elimination of coarse-structured dietary content) shape the basis of the subsistence of one of Australia's most characteristic animals.

Extending this examination to other species, aiming at an interspecific comparison, the koala's outstanding position can be emphasized once more clearly. A comparison of the koala with the pig and horse demarcates the koala as an extreme herbivore compared to the two other species. All three species have developed fermentation chambers for microbial breakdown of their diets but to differing degrees: the koala and

the horse almost exclusively, the pig intermittently. Koala and horse can be categorized as hindgut herbivores, the pig as an intermediate feeder or omnivore. The main fermentation site within the koala is the caecum, whereas the fermentation in the horse and pig takes place in the proximal colon. All three species have in common the fact that caecum and proximal colon make up a functional unit.

Far reaching insights into different digestive strategies can be achieved by comparing the different coefficients of the measured values of each digestive system. In particular the koala's unique absorptive conditions are emphasized by this mode of observing the data, and separates the koala from the other two animals observed.

## **9. Literaturverzeichnis**

ALEXANDER RM (1991):

Optimisation of gut structure and diet for higher vertebrate herbivores.

Philosophical Transactions of Royal Society (London) B 333, 249-255

BACKHOUSE TC, BOLLIGER A (1960):

Cryptococcosis in the koala.

Australian Journal of Science 23, 86

BACKHOUSE TC, BOLLIGER A (1961):

Morbidity and mortality in the koala.

Australian Journal of Zoology 9, 24-37

BERGMAN EN (1990):

Energy contributions of volatile fatty acids from the gastrointestinal tract in various species.

Phys Rev 70 2, 567-590

BJÖRNHAG G (1994):

Adaptations in the large intestine allowing small animals to eat fibrous foods.

In: Chivers D, Langer P (eds), The digestive system in mammals.

Cambridge University Press, Cambridge

BJÖRNHAG G, SNIPES RL (1999):

Colonic separation mechanism in lagomorph and rodent species – a comparison.

Zoologische Reihe 75 2, 275-281

BRUORTON MR, PERRIN MR (1991):

Comparative gut morphometrics of vervet (*Cercopithecus aethiops*) and samango (*C. mitis erythrarchus*) monkey.

Z Säugetierkd 56, 65-71

CATON JM (1997):

Digestive strategies of nonhuman primates.

Ph D Thesis

Australian National University

CATON JM, HILL DM, HUME ID, CROOK GA (1996):

The digestive strategy of the common marmoset, *Callithrix jacchus*.

Comp Biochem Physiol 114, 1-8

CHIVERS DJ, HLÁDIK CM (1980):

Morphology of the gastrointestinal tract in primates:

comparisons with other mammals in relation to diet.

J Morphol 166, 337-386

CHRISTENSEN J (1989):

Colonic motility.

In: Handbook of physiology. Section 6: Alimentary canal, Volume I: Motility and circulation, Part 2 (eds Schultz SG, Wood JD, Rauner BB), 939-973

American Physiological Society

CORK SJ, WARNER ACI (1983):

The passage of digesta marker through the gut of a folivorous marsupial, the koala, *Phascolarctos cinereus*.

Journal of Comparative Physiology B 152, 43-51

CORK SJ, HUME ID, DAWSON TJ (1983):

Digestion and metabolism of a natural foliar diet

by an arboreal marsupial, the koala.

Journal of Comparative Physiology 153, 181-190

DAVIS CP (1976) :

Preservation of gastrointestinal bacteria and their  
microenviromental associations in rats by freezing.

Appl Environ Microbiol 31, 304-312

DENBIGH KG, TURNER JCR (1971):

Chemical reactor theory.

Cambridge University Press, Cambridge

DIAMOND J (1998):

Evolution of biological safety factors:

A cost / benefit analysis.

In: Weibel ER, Taylor CR & Bolis L (eds),

Principles of animal design.

The optimisation and symmorphosis Debate, 21-35.

Cambridge University Press, Cambridge

EBERHARD IH, MC NAMARA J, PIERCE RJ, SOUTHWELL A (1976):

Ingestion and excretion of *Eucalyptus punctata* D.C. and its essential oils by the koala,  
*Phascolarctos cinereus* (Goldfuss).

Australian Journal of Zoology 23, 169-179

ELLIOT TR, BARCLAY-SMITH E (1904):

Antiperistalsis and other muscular activity of the colon.

Journal of Physiology (London) 31, 272-304

FORBES WA (1881):

On some points on the anatomy of the koala (*Phascolarctos cinereus*),

Proceedings of the scientific meetings.

Zoological Society of London

FOX LR, MAC AULEY BJ (1977):

Insect grazing on eucalyptus in response to variation in leaf tannins and nitrogen.  
*Oecologia (Berl)* 29, 145-162

GRAND TI, BARBOZA PS (2000):

Anatomy and development of the koala:  
an evolutionary perspective on the superfamily Vombatoidea.  
Department of Zoological Research, Washington, DC

HARROP CJF, DEGABRIELE R (1976):

Digestion and nitrogen metabolism in the koala.  
*Aust J Zool* 24, 201-215

HILL WCO (1958):

Pharynx, oesophagus, stomach, small and large intestine: form and position.  
In: *Primatologia*, Bd 3, Teil 1 (eds Hofer H, Schultz AH, Starck D), 139-147

HUME ID (1982):

Digestive physiology and nutrition of marsupials.  
Cambridge University Press, Cambridge

HUME ID (1989):

Optimal digestive strategies in mammalian herbivores.  
*Physiological Zoology* 62 6, 1145-1163

HUME ID (1994):

Gut morphology, body size and digestive performance in rodents.  
In: Chivers D, Langer P (eds), *The digestive system in mammals*, Bd 4, 315-323.  
Cambridge University Press, Cambridge

HUME ID (1999):

Marsupial nutrition.  
Cambridge University Press, Cambridge

HUME ID, WARNER CI (1980):

Evolution of microbial digestion in mammals.

In: Ruckebusch J, Thivens P (eds), Digestive physiology and metabolism in ruminants.

Proceedings of the 5th International Symposium on Ruminant Physiology,

Clermont Ferrant, 1979, MTP, Lancaster

HUME ID, SAKAGUCHI E (1991):

Patterns of digesta flow and digestion in foregut and hindgut fermenters.

In: Physiological aspects of digestion and metabolism in ruminants

(eds Tsuda T, Sasaki Y, Kawashima R), 427-451

San Diego: Academic Press

JOHNSTONE J (1898):

On the gastric glands of the marsupialia.

J Linnean Soc 27, 1-14

KAYE GI, WHEELER HO, WHITLOCK RT, LANE N (1966):

Fluid transport in the rabbit gallbladder.

A combined physiological and electron microscopic study.

J Cell Biol 30, 237-268

KRAUSE WJ, CUTTS JH, LEESON CR (1977):

The postnatal development of the alimentary canal in the opossum.

III. Small intestine and colon.

J Anat 123, 21-45

LAWLER IR, FOLEY WJ, ESCHLER BM, PASS DM, HANDASYDE K (1998):

Intraspecific variation in eucalyptus secondary metabolites

determines food intake by folivorous marsupials.

Oecologia 116, 160-169

Springer-Verlag, Heidelberg

LOESCHKE K, GORDON HA (1970):

Water movement across the caecal wall of the germfree rat.

Proc Soc Exp Biol Med 133, 1217-1222

LONDON CJ (1981):

The microflora associated with the caecum of the koala.

M Sc Thesis, La Trobe University, Melbourne

MAC KERRAS IM (1958):

Catalogue of Australian mammals and their recorded internal parasites.

Part 3. Monotremes and marsupials.

Proceedings of the Linnean Society of New South Wales 83, 101-125

MARTINEZ DEL RIO C (1994):

Nutritional ecology of fruit-eating and flower-visiting birds and bats.

In: The digestive system of mammals: Food, form and function.

(eds Chivers DJ, Langer P), 103-127

Cambridge University Press, Cambridge

MC KENZIE RA (1978):

The caecum of the koala,

Light, scanning and transmission electron microscopic observations  
on its epithelium and flora.

Australian Journal of Zoology 26, 249-256

MC LEOD MN (1974):

Plant tannins – their role in forage quality.

Nutr Abstr Rev 44, 803-815

MILTON K, DEMMENT M (1988):

Digestion and passage kinetics of chimpanzees fed high and low fiber diets and  
comparison with human data.

Journal of Nutrition 118, 1082-1088

NICKEL R, SCHUMMER A, SEIFERLE E (1987):

Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, Bd II.

Verlag Paul Parey, Berlin / Hamburg

OPPEL A (1896):

Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere.

II. Schlund und Darm.

Gustav Fischer Verlag, Jena

OSAWA R, WOODALL PF (1993):

A comparative study of macroscopic and microscopic dimensions of the intestine in five macropods (Marsupialia: Macropodiadae), I. Allometric relationships.

Aust J Zool 40, 91-98

PENRY DL, JUMARS PA (1986):

Chemical reactor analysis and optimal digestion.

Bioscience 36(5), 310-315

PENRY DL, JUMARS PA (1987):

Modelling animal guts as chemical reactors.

American Naturalist 129, 69-96

PETERSON EE (1965):

Chemical reaction analysis.

Engelwood Cliffs, NJ, Prentice-Hall Inc.

PFEIFFER CJ, ROWDEN G, WEIBEL J (1974):

Gastrointestinal ultrastructure.

An atlas of scanning and transmission electron micrographs.

Igaku Shoin, Tokio

PRATT A (1937):

The call of the koala.

Melbourne: Robertson and Mullens

SCHMIDT-NIELSEN (1984):

Scaling: Why is animal size so important?

Cambridge University Press, Cambridge

SIBLY RM (1981):

Strategies of digestion and defecation.

In: Physiological Ecology: An evolutionary approach to resource use.

(eds Townsend CR, Callow P), 109-139

Sunderland, Mass: Sinauer

SNIPES RL (1991):

Morphology of the mammalian caecum and colon.

Microscopic and morphometric considerations.

In: Sakata T, Snipes RL (eds), Hindgut 1991.

Senshu University Press, Tokyo

SNIPES RL (1994):

Morphometric methods for determining surface enlargement at the microscopic level in the large intestine and their application.

In: Chivers D, Langer P (eds), The digestive system in mammals, 234-263

Cambridge University Press, Cambridge

SNIPES RL (1995):

Morphometry of the mammalian intestinal system.

A methodological concept to incorporate the functionally important structural parameters of intestinal absorptive surfaces.

Habilitationsschrift zur Erlangung der Venia legendi

des Fachbereiches Humanmedizin

der Justus-Liebig-Universität, Giessen

SNIPES RL (1997):

Intestinal absorptive surface in mammals of different sizes.

Advances in anatomy, embryology and cell biology 138, 1-90

Springer-Verlag, Heidelberg

SNIPES RL, CLAUSS W, WEBER W, HÖRNICKE H (1982):

Structural and functional differences in various divisions of the rabbit colon.

Cell Tissue Res 255, 331-346

SNIPES RL, KRIETE A (1991):

Quantitative investigation of the area and volume in different compartments of the intestine of 18 mammalian species.

Z Säugetierkd 56, 225-244

SNIPES RL, SNIPES H, CARRICK FN (1993):

Surface enlargement in the large intestine of the koala: Morphometric parameters.

Australian Journal of Zoology 41, 393-7

SNIPES RL, SNIPES H (1997):

Quantitative investigation of the intestines in eight species of domestic mammals.

International Journal of Mammalian Biology 62, 359-371

STAPLEY J, FOLEY WJ, CUNNINGHAM R, ESCHLER B (2000):

How well can common brushtail possums regulate their intake of eucalyptus toxins?

J Comp Physiol B 170, 185-192

STARCK JM (1989):

Structural flexibility of the gastrointestinal tract of vertebrates

- implications for evolutionary morphology.

Zoologischer Anzeiger 238, 87-101

STEAD DG (1934):

The koala or native bear.

Australian wildlife 1, 13-22

STEVENS CE, HUME ID (1995):

Comparative Physiology of the vertebrate digestive system.

Cambridge University Press, Cambridge

TROUGHTON E (1941):

Furred animals of Australia.

Sydney: Angus and Robertson

ULLREY DE, ROBINSON PT, WHETTER PA (1981):

Composition of preferred and rejected eucalyptus browse offered to captive koalas.

Aust J Zool 29, 839-846

ULLREY DE, ROBINSON PT, WHETTER PA (1981):

Eucalyptus digestibility and digestible energy requirements of adult male koalas.

Aust J Zool 29, 847-852

VAN ITERSON W (1965):

Symposium on the fine structure and replication of bacteria and their parts.

II. Bacterial cytoplasm.

Bacteriol Rev 29, 299-325

WAGNER RC, BARNETT RJ (1974):

The fine structure of prokaryotic-eukaryotic cell junctions.

J Ultrastruct Res 48, 404-413

WARNER ACI (1981):

Rate of passage of digesta through the gut of mammals and birds.

Nutr Abstr Rev B 51, 789-820

## **10. Danksagung**

Mein besonderer Dank gilt meinem Doktorvater PD Dr. med. wis. R. L. Snipes für die Überlassung des Themas und die uneingeschränkte, immer gern gewährte, einzigartige Unterstützung und Beratung bei der Abfassung dieser Arbeit. Sein in jeder Hinsicht entgegengebrachtes Verständnis war immer eine große Hilfe.

Ebenso herzlich danke ich Herrn Prof. Dr. med. vet. Dr. h.c. R. Leiser für seine Unterstützung und Bereitschaft, diese extern angefertigte Arbeit vor dem Fachbereich Veterinärmedizin der Justus-Liebig-Universität Gießen zu vertreten.

Herzlichst danken möchte ich ebenfalls Frau H. Snipes sowie Herrn Dr. rer. nat. W. Stöckmann für ihre immerwährende Hilfe während der gesamten Arbeit.

Für die Bereitstellung des Tiermaterials, die diese Arbeit überhaupt erst ermöglicht hat, möchte ich auf diesem Wege insbesondere Herrn Dr. F. N. Carrick, University of Queensland, St. Lucia, Department of Zoology and Entomology, Queensland, Australia, danken.

Ein ganz besonderer Dank gilt meinem Bruder, der meinen doch eher mageren Computerfähigkeiten mehrfach auf die Sprünge geholfen hat.

Zuletzt möchte ich noch meinen Eltern sowie Karolin danken, ohne deren Unterstützung und Verständnis diese Arbeit nicht möglich gewesen wäre.