

# Die Regulation der Futteraufnahme beim Wiederkäuer

Autor(en): **Langhans, W.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Schweizer Archiv für Tierheilkunde SAT : die Fachzeitschrift für Tierärztinnen und Tierärzte = Archives Suisses de Médecine Vétérinaire ASMV : la revue professionnelle des vétérinaires**

Band (Jahr): **131 (1989)**

Heft 3

PDF erstellt am: **21.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-588618>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

# DIE REGULATION DER FUTTERAUFNAHME BEIM WIEDERKÄUER

W. LANGHANS

## ZUSAMMENFASSUNG

Die Futterraufnahme wird bei Wiederkäuern wie bei Monogastriern von Mahlzeit zu Mahlzeit reguliert. Die aus der Futterraufnahme resultierende Aktivierung von Geschmacksrezeptoren, gastrointestinalen Chemo- und Mechanorezeptoren sowie hepatischen Chemorezeptoren trägt dabei zur Sättigung bei. Die betreffenden Rezeptoren sind mit dem Gehirn offenbar über vagale Afferenzen verbunden. Eine physiologische Sättigungsfunktion von während der Futterraufnahme vermehrt freigesetzten Gastrointestinal- und Pankreashormonen ist beim Wiederkäuer nicht gesichert. Die Beschaffenheit des Futters beeinflusst die Futterraufnahme unter anderem auch über vegetative Reflexe, welche die Vormagenmotorik steuern. Im Hypothalamus erfolgt die Integration der aus der Peripherie eintreffenden Informationen. Daran sind vermutlich unterschiedliche Neurotransmitter und -peptide beteiligt, deren Zusammenwirken und genaue Funktion allerdings noch weitgehend unbekannt sind.

**SCHLÜSSELWÖRTER:** Futterraufnahme – Sättigung – Wiederkäuer – Verdauungstrakt – Gehirn

## THE REGULATION OF FOOD INTAKE IN THE RUMINANT

As in monogastric species, food intake in ruminants is regulated from meal to meal. The prandial stimulation of taste receptors and gastrointestinal chemo- and mechanoreceptors as well as hepatic chemoreceptors contributes to satiety. All these receptors are apparently connected with the brain by vagal afferents. A physiological satiety function of prandially released gastrointestinal and pancreatic hormones in ruminants is uncertain. Food stimuli affect feeding also through autonomic reflexes which regulate reticulo-rumen motility. All informations from the periphery are finally integrated in the hypothalamus. The exact role of the various neurotransmitters and neuropeptides involved in the control of feeding is as yet largely unknown.

**KEY WORDS:** food intake – satiety – ruminant – digestive tract – brain

## EINLEITUNG

Die Futterraufnahme ist eine wichtige Determinante der Leistung von landwirtschaftlichen Nutztieren und ein sensibler Indikator für das Wohlbefinden. Deshalb ist das Verständnis der physiologischen Mechanismen der Futterraufnahmeregulation für Tiermedizin und Agronomie von Bedeutung. Der Wiederkäuer ist diesbezüglich von besonderem Interesse, weil er auch rohfaserreiches Futter verwerten kann, das ohne unmittelbaren Nutzen für den Menschen ist. Die Regulation der Futterraufnahme wird heute im allgemeinen als Regelkreis mit negativem Feedback dargestellt (Abb. 1): Hunger motiviert ein Tier Nahrung zu suchen und aufzunehmen. Die aufgenommene Nahrung

liefert dann eine Reihe von Stimuli, die schliesslich zu Sättigung führen. Soweit bis heute bekannt ist, resultiert Sättigung dabei zum einen aus der Aktivierung oraler und gastrointestinaler Chemo- und Mechanorezeptoren sowie hepatischer Chemorezeptoren, welche die Informationen über afferente Neurone ans Gehirn übermitteln (Scharer, 1984; Scharer und Langhans, 1988). Zusätzlich werden vermutlich im Blut zirkulierende Hormone und Metabolite auch direkt von entsprechenden Rezeptoren im Gehirn registriert (Oomura und Yoshimatsu, 1984; Scharer und Langhans, 1988; Woods et al., 1986). Als sicher gilt, dass Sättigung nicht durch einen einzelnen Stimulus, sondern durch die Summe unterschiedlicher Stimuli ausgelöst und aufrechterhalten wird. Generell wird die Futterraufnahme

durch eine Reihe von äusseren und inneren Faktoren (z. B. Krankheit, Umgebungstemperatur, Laktation, Trächtigkeit) moduliert, die a priori nichts mit der Regulation der Futteraufnahme zu tun haben. Aufgrund der Besonderheiten des Wiederkäuers bezüglich Verdauung und Stoffwechsel ist anzunehmen, dass es beim Wiederkäuer auch bezüglich der Regulation der Futteraufnahme Besonderheiten gibt. Im folgenden soll der heutige Wissensstand bezüglich der Regulation der Futteraufnahme beim erwachsenen Wiederkäuer kurz vorgestellt werden.

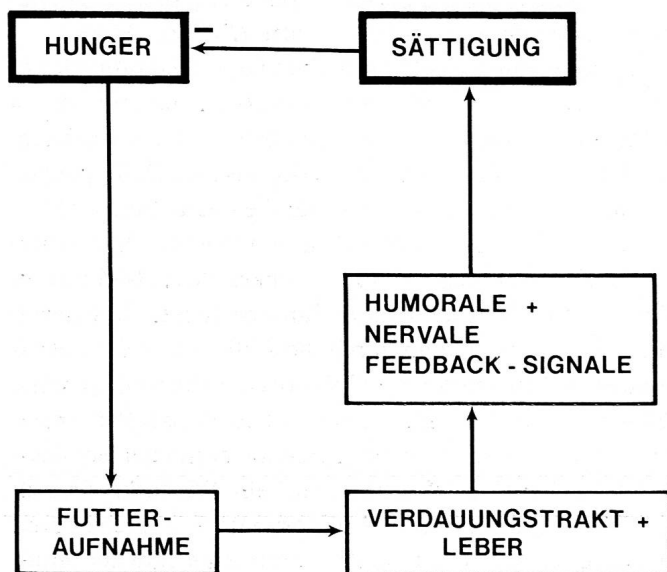


Abb. 1: Diagramm zur Regulation der Nahrungsaufnahme

## VERZEHRVERHALTEN

### Verzehrmuster

Die Futteraufnahme erfolgt auch beim Wiederkäuer in Form von Mahlzeiten. Mittels unterschiedlicher Methoden wurde das Verzehrmuster (Grösse, Dauer und circadiane Verteilung der Mahlzeiten) von Wiederkäuern registriert. Bei ad libitum Fütterung mit Alleinfutter fressen Schaf, Rind und Ziege etwa 8–12 Mahlzeiten pro 24 h (Baile, 1971; Metz, 1975; Chase et al., 1976; Wangness et al., 1976; Langhans et al., 1988). Dabei ist eine deutliche circadiane Rhythmik feststellbar. Etwa 60–70% des Futters werden tagsüber verzehrt, vor allem am Morgen und am Abend (Metz, 1975; Chase et al., 1976; Langhans et al., 1988). Bei Zwergziegen ist die nächtliche Hypophagie durch eine deutlich reduzierte Mahlzeitenfrequenz bei grösseren Mahlzeiten gekennzeichnet (Langhans et al., 1988). Die Analyse des Verzehrmusters trägt zum Verständnis der Regulation der Futteraufnahme bei, weil es Hinweise dar-

auf gibt, dass die Mahlzeitgrösse primär durch gastrointestinale, die Mahlzeitenfrequenz hingegen primär durch metabolische Feedback-Signale reguliert wird (Scharrer und Langhans, 1988). Während bei der Ratte (LeMagnen und Tallon, 1963) und einigen anderen Spezies (z. B. Hansen et al., 1981; Auffray und Marcilloux, 1983) die Grösse einer Mahlzeit im allgemeinen mit der Dauer des folgenden Mahlzeitenintervalls positiv korreliert ist, wurde bei Rind (Metz, 1975), Schaf (Baile, 1979) und Ziege (Langhans et al., 1988) tagsüber eine positive Korrelation zwischen der Mahlzeitengrösse und der Dauer des vorangehenden Mahlzeitenintervalls festgestellt. Tagsüber scheint die Futteraufnahme beim Wiederkäuer demnach nicht durch eine Energiedepletion ausgelöst zu werden. Der Mahlzeitbeginn könnte unter diesen Bedingungen konditioniert sein (Weingarten, 1985). Hat eine Mahlzeit begonnen, scheint das Tier hingegen zu fressen bis ein «Defizit» korrigiert ist, das zur Dauer des vorangehenden Intervalls proportional ist. Nachts trat bei Zwergziegen zusätzlich eine positive Korrelation zwischen Mahlzeitgrösse und Dauer des folgenden Mahlzeitenintervalls auf (Langhans et al., 1988), was zeigt, dass Zwergziegen nachts zu fressen beginnen, wenn die Intensität eines mit der vorangegangenen Mahlzeit korrelierten Sättigungsfaktors nachlässt. Insgesamt wird nach diesen Ergebnissen die Futteraufnahme auch beim Wiederkäuer kurzfristig, das heisst von Mahlzeit zu Mahlzeit reguliert. Dabei scheint die Futteraufnahme dem Energiebedarf tagsüber primär über eine Veränderung der Mahlzeitgrösse, nachts hingegen primär über eine Veränderung der Mahlzeitenfrequenz angepasst zu werden. Auch bei weidenden Wiederkäuern findet die Futteraufnahme vor allem tagsüber statt (Baile, 1979), wobei das Verzehrmuster von der Quantität und Qualität der jeweiligen Flora abhängig ist. Das Verzehrmuster bei gleichzeitigem Angebot von Heu und Kraftfutter wurde bisher nicht detailliert untersucht.

### Futterwahl

Weidende Wiederkäuer zeigen bekanntlich oft eine Präferenz für bestimmte Pflanzen. Normalerweise werden Pflanzen bevorzugt, die viel Stickstoff, viel umsetzbare Energie und viel wasserlösliche Kohlenhydrate enthalten (Church, 1979). Dies zeigt, dass Wiederkäuer die Fähigkeit haben, Futter anhand seiner sensorischen Qualitäten zu erkennen und auszuwählen. An der Steuerung des Futterwahlverhaltens sind vermutlich Lernprozesse beteiligt, das heisst, das Tier assoziiert die angenehmen oder unangenehmen Konsequenzen der Aufnahme eines bestimm-

ten Futters mit dessen sensorischen Qualitäten, insbesondere mit dem Geschmack, und bevorzugt oder meidet fortan Futter mit dem betreffenden Geschmack (*Garcia et al.*, 1974). Die dem Futterwahlverhalten zugrundeliegende Modulation der Geschmacksempfindung erfolgt nach heutigem Wissen zu einem wesentlichen Teil bereits in der Medulla oblongata (*Ritter und Edwards*, 1986; siehe unten). Sind Geschmacksstoffe in Wasser gelöst, so zeigen Wiederkäuer, wie die meisten anderen Spezies auch, eine Präferenz für süsse Lösungen (*Church*, 1979). Dies ist bei Rind und Ziege ausgeprägter als beim Schaf (*Church*, 1979). Schwache Präferenzen wurden auch für salzige (Ziege) bzw. saure Lösungen (Rind) gefunden (*Church*, 1979). Wie erwähnt, ist die Schmackhaftigkeit des Futters insbesondere für die Futterwahl von Bedeutung. Bei Ausschaltung der Futterwahl scheint der Zusatz von Geschmacksstoffen zum Futter hingegen nur zu vorübergehenden Veränderungen der Futteraufnahme zu führen (*Kare*, 1959).

### SENSORISCHE FUNKTIONEN DES VERDAUUNGSTRAKTES

#### Mechanorezeptoren

Lange Zeit wurde vermutet, dass die Futteraufnahme beim Wiederkäuer vor allem durch das Fassungsvermögen des Pansens reguliert wird. Eine Dehnung der Pansenwand durch das Einbringen eines wassergefüllten Ballons oder durch die intraruminale Applikation von Polypropylenfasern, die zu lang waren, um den Pansen zu verlassen, führte nämlich zu einer vorübergehenden Reduktion der Futteraufnahme (*Campling und Balch*, 1961; *Welch*, 1967). Die Dehnung der Vormagenwand scheint insbesondere bei rohfaserreicher Fütterung für die Futteraufnahme limitierend zu sein (*Baumgardt*, 1970). Interessant ist, dass Mechanorezeptoren der Haubenwand offenbar besonders gut auf Dehnungsreize ansprechen (*Grovum*, 1979). Eine Bedeutung intestinaler Mechanorezeptoren für die Regulation der Nahrungsaufnahme ist bisher nicht gesichert (*Forbes*, 1986).

#### Chemorezeptoren

Von den drei flüchtigen Fettsäuren Acetat, Propionat und Butyrat, die bei der Pansenfermentation entstehen, reduzierte vor allem Acetat die Futteraufnahme nach intraruminaler Infusion (*Baile und McLaughlin*, 1970; *Forbes*, 1986). Der verzehrsreduzierende Effekt von Acetat war bei Infusion in den dorsalen Pansensack am stärksten ausgeprägt (*Baile und McLaughlin*, 1970) und liess sich mittels gleichzeitiger Applikation eines Lokalanästhetikums auf-

heben (*Martin und Baile*, 1972). Acetatinfusionen in den Labmagen führten hingegen zu keiner deutlichen Verzehrsreduktion (*Martin und Baile*, 1972). Nach diesen Ergebnissen wird der Sättigungseffekt von Acetat durch Chemorezeptoren im dorsalen Pansensack vermittelt. Die Afferenzen dieser Rezeptoren dürften im Vagus verlaufen (*Martin und Baile*, 1972). Die physiologische Bedeutung der erwähnten Befunde ist allerdings eingeschränkt, weil anzunehmen ist, dass die relativ hohe Infusionsrate in den betreffenden Experimenten vorübergehend zu unphysiologisch hohen Acetatkonzentrationen und zu einer Stimulierung von Osmorezeptoren führte (*DeJong*, 1986). Ausser den auf Acetat ansprechenden Rezeptoren gibt es in der Vormagenwand offenbar «pH-Rezeptoren», deren Aktivierung von der Art der applizierten Säure unabhängig ist (*Forbes*, 1986). Unter physiologischen Bedingungen scheinen diese pH-Rezeptoren für die Regulation der Nahrungsaufnahme unbedeutend zu sein (*Forbes*, 1986). Allerdings wird bei einem starken Absinken des pH-Wertes im Pansen, zum Beispiel bei der Pansenacidose, die Pansenmotorik unter anderem durch die Aktivierung der betreffenden pH-Rezeptoren reflektorisch gehemmt (*Forbes*, 1986; *Grovum*, 1986). Dies könnte zu der bei der Pansenacidose auftretenden Verzehrsdepression beitragen. Schliesslich lässt sich die Futteraufnahme beim Wiederkäuer auch durch die Stimulierung gastrointestinaler Osmorezeptoren beeinflussen. So führte die intraruminale Infusion einer NaCl-Lösung, die die Osmolarität des Panseninhaltes nur geringfügig erhöhte, zu einer Verzehrsdepression (*Bergen*, 1972). Umgekehrt führte die intraruminale Infusion von Wasser zu einer Abnahme der Osmolarität und zu einer Verzehrssteigerung (*Ternouth und Beattie*, 1971). Beim Schaf war die Futteraufnahme auch nach intraruminaler oder intraduodener Infusion von Lactat reduziert (*Bueno*, 1975; *Gregory*, 1987), und beim Kalb liess sich die Milchaufnahme durch intraduodenale Infusion unterschiedlicher hypertoner Lösungen hemmen (*Bell und Mostaghni*, 1975). Da durch die Stimulierung gastrointestinaler Chemorezeptoren die Magenentleerung reflektorisch gehemmt wird (*Bell und Mostaghni*, 1975; *Bueno*, 1975; *Gregory*, 1987), könnten die erwähnten Infusionen die Futteraufnahme über eine Verstärkung der von den Vormägen ausgehenden Feedback-Signale hemmen.

#### Futterbeschaffenheit und gastrointestinale Motorik

Die Vormagenmotorik wird vorwiegend durch von gastrointestinalen Rezeptoren ausgehende und im gastral-

Zentrum in der Medulla oblongata umgeschaltete, vegetative Reflexe gesteuert (Grovm, 1986). Die Futteraufnahme selbst stimuliert die Vormagenmotorik (Grovm, 1986). Von besonderer Bedeutung sind dabei die Schmackhaftigkeit und die Struktur des Futters sowie die Dehnung der Haubenwand (Grovm, 1986). Es ist daher verständlich, dass die Futterbeschaffenheit die Verweildauer des Futters in den Vormägen steuert und damit über die Aktivierung der oben genannten Chemo-, Osmo- und Mechanorezeptoren letztlich auch die Futteraufnahme beeinflusst. Die gastrointestinale Passage der Digesta, die auch durch die Verdaulichkeit des Futters beeinflusst wird (Aitchison et al., 1986), ist direkt mit der Futteraufnahme korreliert (Gregory et al., 1985). Die Retentionszeit von Futterpartikeln im Pansen wird dabei durch eine Abnahme der Grösse und vor allem durch eine Zunahme der Dichte der Partikel verkürzt (Kaske und Von Engelhardt, 1987). Dementsprechend ist auch intensives Kauen bzw. Wiederkauen wegen der verbesserten Zerkleinerung der Futterpartikel und der damit einhergehenden Beschleunigung des Weitertransports der Digesta mit einer hohen Futteraufnahme korreliert (Deswysen et al., 1987). Insgesamt lässt sich sagen, dass Faktoren, die den Abbau und Weitertransport des Futters beschleunigen, die Futteraufnahme zumindest vorübergehend stimulieren. Umgekehrt führen alle Faktoren, die den Abbau des Futters verzögern und die gastrointestinale Motorik hemmen, zu einer Reduktion der Futteraufnahme.

## **METABOLITE UND HORMONE**

### **Metabolite**

Viele Befunde belegen, dass die Futteraufnahme durch den Energieverbrauch und den Energiegehalt des Organismus gesteuert wird (Kennedy, 1953; Campling, 1966; Baile und Forbes, 1974). Neben den bisher besprochenen gastrointestinalen Faktoren dürften demnach auch metabolische Faktoren zur Regulation der Futteraufnahme beim Wiederkäuer beitragen. Die flüchtigen Fettsäuren Acetat, Propionat und Butyrat scheinen entsprechend ihrer zentralen Rolle im Stoffwechsel des Wiederkäuers für eine Feedback-Funktion prädestiniert zu sein. Dagegen spricht jedoch, dass bei ad libitum Fütterung keine deutliche Veränderung der Plasmakonzentrationen von flüchtigen Fettsäuren in Relation zu spontanen Mahlzeiten feststellbar war (DeJong, 1986). Nur bei zeitlich limitierter Fütterung stiegen die Plasmakonzentrationen von Acetat, Propionat und Butyrat während und nach der Futteraufnahme deutlich an (DeJong, 1986). Ferner liess sich durch intravenöse

Infusion von flüchtigen Fettsäuren die Futteraufnahme bei Wiederkäuern im allgemeinen nicht reduzieren (DeJong, 1986). Nur Propionat hemmt einigen Befunden zufolge nach intraportaler Infusion die Futteraufnahme bei Schaf (Anil und Forbes, 1988) und Rind (Elliot et al., 1985). Dieser Effekt trat beim Schaf nach Denervation der Leber nicht auf und scheint demnach durch hepatische Rezeptoren vermittelt zu werden (Anil und Forbes, 1988). Dazu passt, dass Propionat als wichtiges gluconeogenetisches Substrat beim Wiederkäuer vor allem in der Leber metabolisiert wird (Stangassinger und Giesecke, 1986). Wie Propionat die in der Leber vermuteten Rezeptoren stimuliert, ist unbekannt.

Glucose kommt beim Wiederkäuer kaum als metabolisches Feedback-Signal in Betracht, weil selbst unphysiologisch hohe oder tiefe Blutglucosespiegel in mehreren Experimenten keinen Effekt auf die Futteraufnahme hatten (DeJong, 1986). Ausserdem sind Beginn und Ende von spontanen Mahlzeiten beim Wiederkäuer nicht mit Veränderungen in der Plasmakonzentration oder Verstoffwechslung von Glucose korreliert (DeJong, 1986). Generell sind Fluktuationen beider Parameter beim Wiederkäuer weniger stark ausgeprägt als beim Monogastrier (DeJong, 1986). Langkettige freie Fettsäuren (FFS) könnten die Futteraufnahme beim Wiederkäuer beeinflussen, da die Plasmakonzentration von FFS während spontaner Mahlzeiten ansteigt (Chase et al., 1977) und da die intravenöse Infusion von FFS-Albumin-Komplexen (Vandermeerschen-Doizé und Paquay, 1984) oder Ölsäure (Paquay und Vernailien, 1984) beim Schaf zu einer Verzehrdepression führte. Bei fettreich gefütterten Ratten geht eine Hemmung der Fettsäureoxidation mit einer Stimulierung der Futteraufnahme einher (Scharer und Langhans, 1986). Ein derartiger Zusammenhang zwischen Fettsäureoxidation und Futteraufnahme konnte beim Wiederkäuer bisher nicht gezeigt werden. Dennoch ist zum Beispiel bei der Ketose (Baird, 1981) oder nachts (Blum et al., 1985) beim Wiederkäuer eine gesteigerte Oxidation von FFS mit einer verminderten Futteraufnahme korreliert. Wegen des normalerweise niedrigen Fettgehalts des Wiederkäuerfutters erscheint die physiologische Bedeutung von FFS für die Regulation der Futteraufnahme beim Wiederkäuer jedoch begrenzt. Kürzlich wurde festgestellt, dass D-3-Hydroxybutyrat (DHB) nach intravenöser Infusion die Kraftfutteraufnahme bei Zwergziegen reduziert (Senn, 1987). Die Heuaufnahme wurde durch DHB nicht beeinflusst (Senn, 1987). Der Sättigungseffekt von DHB beim Wiederkäuer ist interessant, weil bei der Pansenfermentation entstehen-

des Butyrat in der Pansenwand zum Teil in DHB umgewandelt wird (*Stangassinger und Giesecke, 1986*), wodurch die Plasmakonzentration von DHB während und nach spontanen Mahlzeiten ansteigt (*Bines et al., 1983*). Die erwähnten Ergebnisse sprechen zudem dafür, dass stark erhöhte Plasmakonzentrationen von Ketonkörpern zu der bei der Ketose der Wiederkäuer auftretenden Verzehrsdepression (*Baird, 1981*) beitragen.

### Hormone

Hormone können die Futteraufnahme entweder über ihre peripheren Effekte oder über eine direkte Wirkung auf zentralnervöse Neuronenverbände beeinflussen. Generell ist zu bedenken, dass vor allem Gastrointestinalhormonen häufig eine duale Funktion als Hormon und als Neurotransmitter zukommt (*Morley, 1987; Dockray, 1988*). Cholecystinin (CCK) ist wohl das bekannteste Gastrointestinalhormon mit Sättigungswirkung beim Monogastrier (*Smith, 1984*). Beim Schaf war die Futteraufnahme nach intravenöser Injektion von CCK nur gelegentlich reduziert (*Grovum, 1981; Baile et al., 1986*). Zudem ist die physiologische Relevanz dieser Befunde fraglich, weil beim Wiederkäuer bisher keine mahlzeitinduzierten Veränderungen der Plasmakonzentration von CCK beschrieben wurden. Da allerdings die intracerebroventrikuläre Infusion sehr niedriger Dosen von CCK beim Schaf eine deutliche Verzehrsdepression bewirkte (*Baile et al., 1986*), ist ein zentraler Sättigungseffekt von CCK beim Wiederkäuer nicht auszuschließen (siehe unten). Auch Gastrin und Sekretin reduzierten nach parenteraler Applikation beim Wiederkäuer den Verzehr (*Grovum, 1981*). Interessant ist, dass Nematodenbefall des Gastrointestinaltraktes beim Schaf mit einer starken Erhöhung der Plasmakonzentration von CCK oder Gastrin und einer Reduktion der Futteraufnahme einhergeht (*Grovum, 1981*).

Wie beim Monogastrier steigt auch beim Wiederkäuer die Plasmakonzentration von Insulin im Verlauf einer Mahlzeit an (*DeJong, 1986*). Ausserdem reduzierte Insulin nach intravenöser Infusion in niedriger Dosis die Futteraufnahme beim Schaf (*Deetz und Wangsness, 1981*). Diese Befunde sprechen für einen peripheren Sättigungseffekt von Insulin. Insulin könnte die Futteraufnahme beim Wiederkäuer beispielsweise über einen metabolischen Effekt (*Deetz und Wangsness, 1981*) oder über eine Hemmung der Labmagenentleerung beeinflussen (*VanMeirhaeghe et al., 1988*). Zusätzlich könnte Insulin über einen zentralen Effekt längerfristig zur Konstanthaltung des Körpergewichtes beitragen (*Woods et al., 1986*) (siehe unten). Die Plas-

maglucagonkonzentration steigt beim Wiederkäuer im Verlauf der Futteraufnahme weniger stark an (*DeJong, 1986*) als beim Monogastrier (*Langhans et al., 1984*). Bei der Ratte gilt Glucagon als physiologisches Sättigungshormon, weil es nach parenteraler Applikation Sättigung induziert (*Geary und Smith, 1982*) und weil die intraperitoneale Injektion spezifischer, gegen pankreatisches Glucagon gerichteter Antikörper die Futteraufnahme stimuliert (*Langhans et al., 1982*). Auch beim Schaf führte die intravenöse Infusion von Glucagon während einer Mahlzeit zu einer Verzehrsdepression (*Deetz und Wangsness, 1981*). Bei Ziegen liess sich der Verzehr mittels intraperitonealer Injektion von Glucagon allerdings nicht hemmen (unveröffentlichte Ergebnisse).

Insgesamt muss man sagen, dass sicher noch weitere Untersuchungen nötig sind, um den Mechanismus und die physiologische Bedeutung des Sättigungseffekts von Gastrointestinal- und Pankreashormonen beim Wiederkäuer abzuklären.

Kürzlich wurde bei Zwergziegen nach intraperitonealer Injektion des Hypophysenhormons Vasopressin (= Antidiuretisches Hormon; Dosis: 0,75–3,0 µg/kg Körpergewicht) eine Verzehrsdepression festgestellt (*Meyer et al., zur Publ. eingereicht*). Da eine etwa 50mal niedrigere Dosis von Vasopressin den Verzehr auch nach intracerebroventrikulärer Infusion bei Schafen reduzierte (*A. Meyer und M. A. Della-Fera, unveröffentlichte Ergebnisse*), scheint es sich dabei um einen zentralen Effekt von Vasopressin zu handeln, der über sogenannte V<sub>1</sub>-Rezeptoren und über einen  $\alpha$ -adrenergen Mechanismus vermittelt wird (*Meyer et al., zur Publ. eingereicht*). Eine physiologische Sättigungsfunktion von Vasopressin beim Wiederkäuer ist unwahrscheinlich, weil in den oben erwähnten Experimenten die Plasmakonzentration von Vasopressin im Verlauf der Futteraufnahme nicht anstieg. Der Sättigungseffekt von Vasopressin könnte allerdings zur Inappetenz bei Fieber, Stress oder Nausea beitragen, weil die Vasopressinsekretion unter diesen Bedingungen stark stimuliert ist (*Langhans, 1988*).

### Trächtigkeit und Laktation

Anders als beim Monogastrier nimmt beim Wiederkäuer die Futteraufnahme während der Trächtigkeit kaum zu und ist gegen Ende der Trächtigkeit sogar oft reduziert (*Forbes, 1986*). Dies wurde mehrfach auf eine Kompression des Pansens durch den wachsenden Uterus zurückgeführt (*Forbes, 1986*). Im Einklang mit dieser Vermutung fand man bei Kühen eine Korrelation zwischen der Verzehrsde-

pression im letzten Monat der Trächtigkeit und dem Geburtsgewicht von Kälbern (*Lenkeit et al.*, 1966). Die Verzehrsdepression könnte zum Teil jedoch auch durch den Anstieg des Plasmaöstrogenspiegels gegen Ende der Trächtigkeit bedingt sein (*Forbes*, 1986), da auch im Östrus eine Verzehrsdepression beschrieben wurde (*Tarttelin*, 1986) und da  $17\beta$ -Oestradiol nach parenteraler Applikation bei Kühen, Schafen und Ziegen die Futterraufnahme reduzierte (*Forbes*, 1986). Wie Oestrogen die Futterraufnahme beeinflusst ist noch unbekannt.

In den ersten Wochen der Laktation nimmt die Futterraufnahme als Antwort auf den erhöhten Energiebedarf deutlich zu (*Campling*, 1966). Dennoch ist bei Milchkühen in dieser Phase eine negative Energiebilanz zu beobachten, die letztlich zur klinisch manifesten Ketose führen kann (*Baird*, 1981). Die dabei auftretende Inappetenz könnte, wie bereits erwähnt, zum Teil durch die vermehrte Mobilisierung von Körperfett und den daraus resultierenden Anstieg der Plasmakonzentrationen von freien Fettsäuren und Ketonkörpern bedingt sein.

## ZENTRALNERVENSYSTEM UND REGULATION DER FUTTERAUFNAHME

### Hirnareale

Seit langem ist bekannt, dass stereotaktische Läsionen im ventromedialen Hypothalamus Hyperphagie und Fettsucht hervorrufen (*Hetherington und Ranson*, 1940), während Läsionen im ventrolateralen Hypothalamus eine vorübergehende Aphagie und einen Gewichtsverlust zur Folge haben (*Anand und Brobeck*, 1951). Die elektrische Stimulierung der betreffenden Areale führte dagegen zu umgekehrten Effekten (*Grossman*, 1975). Aufgrund solcher und ähnlicher Befunde, die auch an Wiederkäuern erhoben wurden (*Baile et al.*, 1968; *Baile et al.*, 1969), schrieb man dem ventromedialen Hypothalamus lange Zeit die Funktion eines Sättigungszentrums, dem ventrolateralen Hypothalamus die Funktion eines Hungerzentrums zu (*Stellar*, 1954). Diese einfache Vorstellung gilt heute als überholt. Neuere vor allem an Ratten erhobene Befunde belegen die wichtige Funktion anderer Hirnareale, beispielsweise des hypothalamischen Nucleus paraventricularis, bei der Regulation der Nahrungsaufnahme (*Leibowitz und Stanley*, 1986). Vieles spricht zudem dafür, dass die Integration und Modulation der aus der Peripherie zum Gehirn gelangenden Feedback-Signale zum Teil bereits in weiter kaudal gelegenen Hirnarealen beginnt (*Ritter und Edwards*, 1986). Die Informationsübertragung von peripheren Mechano- und Chemorezeptoren zum Hypothala-

mus erfolgt zu einem grossen Teil über afferente Vagusfasern über den Nucleus tractus solitarii der Medulla oblongata sowie über den Nucleus parabrachialis in der Pons (*Herman und Rogers*, 1985; *Ritter und Edwards*, 1986). Auch Geschmacksafferenzen werden dort umgeschaltet. Enge nervale Verbindungen bestehen ferner zwischen dem Nucleus tractus solitarii und den Chemorezeptoren der Area postrema (*Ritter und Edwards*, 1986). Die genannten Kerngebiete sind vermutlich auch beim Wiederkäuer für die Modulation und Integration der peripheren Feedback-Signale von Bedeutung. Entsprechende Untersuchungen stehen bisher allerdings noch aus.

### Neurotransmitter und -peptide

In den Synapsen der an der Regulation der Nahrungsaufnahme beteiligten Neuronenverbände fungieren offenbar viele unterschiedliche Substanzen als Neurotransmitter bzw. -modulatoren (*Morley*, 1987). Auch beim Wiederkäuer lässt sich die Futterraufnahme durch intracerebroventrikuläre Infusion einer Reihe von Substanzen beeinflussen (*Baile und McLaughlin*, 1987). Interessant ist in diesem Zusammenhang die Verzehrssteigerung nach intracerebroventrikulärer Applikation von  $\gamma$ -Aminobuttersäure (= GABA)-Agonisten (*Baile und McLaughlin*, 1987). Es gibt nämlich Hinweise darauf, dass die nach oraler oder intravenöser Applikation von Benzodiazepinen beim Wiederkäuer zu beobachtende Zunahme der Futterraufnahme durch eine Verstärkung der GABA-Wirkung bedingt ist (*Baile und McLaughlin*, 1987). Benzodiazepine wurden gelegentlich als verzehrssteigernde Futterzusatzstoffe empfohlen. Wie bei der Ratte (*Leibowitz und Stanley*, 1986) stimulieren  $\alpha$ -adrenerge Substanzen die Futterraufnahme nach intracerebroventrikulärer Infusion vor allem beim Schaf (*Della-Fera und Baile*, 1984). Bei der Ratte scheint ein Rückgang der Glucoseverfügbarkeit mit einem Anstieg des Noradrenalinumsatzes im hypothalamischen Nucleus paraventricularis verknüpft zu sein (*Chafetz et al.*, 1986). Ob auch beim Wiederkäuer ein derartiger Zusammenhang zwischen dem Energiewechsel und der Aktivierung  $\alpha$ -adrenerger Neurone besteht, wurde bisher nicht untersucht.

Endogene Opioide wurden während der letzten Jahre ebenfalls mit der Regulation der Futterraufnahme beim Wiederkäuer in Verbindung gebracht. *Scallet et al.* (1985) konnten beim Schaf eine positive Korrelation zwischen Futterentzugsdauer und Metenkephalinkonzentration in bestimmten Hirnarealen zeigen. Bei intracerebroventrikulärer Applikation von Opioiden führten Agonisten, die

über sogenannte kappa-Rezeptoren wirken zu einer Stimulierung, Liganden der sogenannten  $\delta$ -Rezeptoren hingegen zu einer Hemmung des Verzehrs (Baile et al., 1987). Der Effekt von Opioiden auf den Verzehr scheint beim Wiederkäuer demnach ähnlich komplex zu sein wie beim Monogastrier (Morley, 1986; Gosnell, 1987). Wie bereits erwähnt, führt CCK nach intracerebroventrikulärer Applikation zu einer Verzehrdepression (Baile et al., 1986). Zudem trat nach intracerebroventrikulärer Infusion eines CCK-Antiserums beim Schaf eine Verzehrsteigerung auf (Baile und McLaughlin, 1987) und die CCK-Konzentration unterschiedlicher Hirnareale verändert sich in Abhängigkeit von Hunger und Sättigung (Scallet et al., 1985). Dies sind wichtige Indizien für eine physiologische Sättigungsfunktion von CCK im Gehirn. CCK-enthaltende Neurone mit Projektionen in viele Hirnareale wurden vor allem im hypothalamischen Nucleus paraventricularis lokalisiert (Scallet et al., 1985).

Neueren Befunden zufolge könnte schliesslich die Insulinkonzentration der Cerebrospinalflüssigkeit die Grösse der Fettdepots widerspiegeln und als «lipostatisches» Feedback-Signal fungieren (Woods et al., 1986), welches die Futteraufnahme so steuert, dass die Grösse der Fettdepots und damit das Körpergewicht erwachsener Individuen über längere Zeit konstant bleiben (Kennedy, 1953). Auch beim Wiederkäuer ist eine positive Korrelation zwischen Plasmainsulinspiegel und Körpergewicht zu beobachten (DeJong, 1986). Da die Insulinkonzentration in der Cerebrospinalflüssigkeit nach intravenöser Insulininfusion ansteigt (Wallum et al., 1987), gelangt Insulin offenbar vom Plasma in die Hirnventrikel. Die intracerebroventrikuläre Applikation von Insulin führte bei Affen (Woods et al., 1986) und Ratten (Plata-Salaman et al., 1986) zu einer Verzehrdepression. Bei den Ratten trat dieser Effekt nach einem Futterentzug nicht auf (Plata-Salaman et al., 1986). Ob solche Befunde auf den Wiederkäuer übertragbar sind, ist nicht bekannt.

Insgesamt lässt sich festhalten, dass beim Wiederkäuer mehrere Neurotransmitter und Peptide nach intracerebroventrikulärer Applikation die Futteraufnahme beeinflussen. Das Zusammenwirken der einzelnen Substanzen und ihre physiologische Bedeutung für die Regulation der Futteraufnahme sind jedoch noch weitgehend unbekannt.

#### LITERATURVERZEICHNIS

Aitchison E. M., Gill M., Dhanoa M. S., Osbourn D. F. (1986): The effect of digestibility and forage species on the removal of digesta from the rumen and the voluntary intake of

hay by sheep. Br. J. Nutr. 56, 463–476. — Anand B. K., Brobeck J. R. (1951): Hypothalamic control of food intake. Yale J. Biol. Med. 24, 123–140. — Anil M. H., Forbes J. M. (1988): The roles of hepatic nerves in the reduction of food intake as a consequence of intraportal sodium propionate administration in sheep. Quart. J. Exp. Physiol. 73, 539–546. — Auffray P., Marcilloux J. C. (1983): Etude de la séquence alimentaire du porc adulte. Reprod. Nutr. Dévelop. 23, 517–524. — Baile C. A. (1979): Regulation of energy balance and control of food intake. In: Church D. C. (Ed.) Digestive physiology and nutrition of ruminants. Corvallis, Books, 291–320. — Baile C. A., Forbes J. M. (1974): Control of feed intake and regulation of energy balance in ruminants. Physiol. Rev. 54, 160–214. — Baile C. A., Mahoney A. W., Mayer J. (1968): Induction of hypothalamic aphagia and adipsia in goats. J. Dairy Sci. 51, 1474–1480. — Baile C. A., Mayer J., Mahoney A. W., McLaughlin C. L. (1969): Hypothalamic hyperphagia in goats and some observations of its effect on glucose utilisation rate. J. Dairy Sci. 52, 101–109. — Baile C. A., McLaughlin C. L. (1970): Feed intake during volatile fatty acid injections into four gastric areas. J. Dairy Sci. 53, 1058–1063. — Baile C. A., McLaughlin C. L. (1987): Mechanisms controlling feed intake in ruminants: a review. J. Anim. Sci. 64, 915–922. — Baile C. A., McLaughlin C. L., Buonomo F. C., Lauterio T. J., Marson L., Della-Fera M. A. (1987): Opioid peptides and the control of feeding in sheep. Fedn. Proc. 46, 173–177. — Baile C. A., McLaughlin C. L., Della-Fera M. A. (1986): Role of cholecystokinin and opioid peptides in control of food intake. Physiol. Rev. 66, 172–234. — Bergen W. G. (1972): Rumen osmolality as a factor in feed intake control in sheep. J. Anim. Sci. 34, 1054–1060. — Baird G. D. (1981): Ruminant ketosis. Biochem. Soc. Trans. 9, 347–349. — Baumgardt B. R. (1970): Regulation of feed intake and energy balance. In: Phillipson A. T. (Ed.) Physiology of digestion and metabolism in the ruminant. Newcastle upon Tyne, Oriel Press, 235–253. — Bell F. R., Mostaghni K. (1975): Duodenal control of gastric emptying in the milkfed calf. J. Physiol. 245, 387–407. — Bines J. A., Hart I. C., Morant S. V. (1983): Endocrine control of energy metabolism in cow: diurnal variations in the concentration of hormones and metabolites in the blood plasma of beef and dairy cows. Horm. metabol. Res. 15, 330–334. — Blum J. W., Jans F., Moses W., Fröhli D., Zemp M., Wanner M., Hart I. C., Thun R., Keller U. (1985): Twenty-four hour pattern of blood hormone and metabolite concentrations in high yielding dairy cows: effects of feeding low or high amounts of starch or crystalline fat. Zbl. Vet. Med. A32, 401–418. — Bueno L. (1975): Role of dl-lactic acid in the control of food



- intake in the sheep. *Ann. Rech. Vét.* 6, 325–336. — *Campling R. C., Balch C. C.* (1961): Factors affecting the voluntary food intake of the cow. 1. Preliminary observations on the effect, on the voluntary intake of hay, of changes in the amount of the reticulo-ruminal contents. *Br. J. Nutr.* 15, 523–530. — *Campling R. C.* (1966): A preliminary study of the effect of pregnancy and of lactation on the voluntary intake of food by cows. *Br. J. Nutr.* 20, 25–39. — *Chafetz M. D., Parko K., Diaz S., Leibowitz S. F.* (1986): Relationships between medial hypothalamic  $\alpha_2$ -receptor binding, norepinephrine, and circulating glucose. *Brain Res.* 384, 404–408. — *Chase L. E., Wangsness P. J., Baumgardt B. R.* (1976): Feeding behavior of steers fed a complete mixed ration. *J. Dairy Sci.* 59, 1923–1928. — *Chase L. E., Wangsness P. J., Martin R. J.* (1977): Portal blood insulin and metabolite changes with spontaneous feeding in steers. *J. Dairy Sci.* 60, 410–415. — *Church D. C.* (1979): Appetite: taste and palatability. In: Church D. C. (Ed.) *Digestive physiology and nutrition of ruminants*. Corvallis, Books, 281–290. — *Deetz L. E., Wangsness P. J.* (1981): Influence of intrajugular administration of insulin, glucagon, and propionate on voluntary food intake of sheep. *J. Anim. Sci.* 53, 427–433. — *DeJong A.* (1986): The role of metabolites and hormones as feedbacks in the control of food intake in ruminants. In: Milligan L. P., Grovum W. L., Dobson A. (Eds.) *Control of digestion and metabolism in ruminants*. Englewood Cliffs, Prentice-Hall, 459–478. — *Della-Fera M. A., Baile C. A.* (1984): Control of feed intake in sheep. *J. Anim. Sci.* 59, 1362–1368. — *Deswysen A. G., Ellis W. C., Pond K. R.* (1987): Interrelationships among voluntary intake, eating and ruminating behavior and ruminal motility of heifers fed corn silage. *J. Anim. Sci.* 64, 835–841. — *Dockray G. J.* (1988): Regulatory peptides and the neuroendocrinology of gut-brain relations. *Quart. J. Exp. Physiol.* 73, 703–727. — *Elliot J. M., Symonds H. W., Pike B.* (1985): Effect on feed intake of infusing sodium propionate or sodium acetate into a mesenteric vein of cattle. *J. Dairy Sci.* 68, 1165–1170. — *Forbes J. M.* (1986): *The voluntary food intake of farm animals*. London, Butterworths & Co. — *Garcia J., Hankins W. G., Rusiniak K. W.* (1974): Behavioral regulation of the milieu interne in man and rat. *Science* 185, 824–831. — *Geary N., Smith, G. P.* (1982): Pancreatic glucagon and postprandial satiety in the rat. *Physiol. Behav.* 28, 313–322. — *Gosnell B. A.* (1987): Central structures involved in opioid-induced feeding. *Fedn. Proc.* 46, 163–167. — *Gregory P. C.* (1987): Inhibition of reticulo-ruminal motility by volatile fatty acids and lactic acid in sheep. *J. Physiol.* 382, 355–371. — *Gregory P. C., Miller S. J., Brewer A. C.* (1985): The relation between food intake and abomasal emptying and small intestinal transit time in sheep. *Br. J. Nutr.* 53, 373–380. — *Grossman S. P.* (1975): Role of the hypothalamus in the regulation of food and water intake. *Psychol. Rev.* 82, 200–224. — *Grovum W. L.* (1979): Factors affecting the voluntary intake of food by sheep. 2. The role of distension and tactile input from compartments of the stomach. *Br. J. Nutr.* 42, 425–436. — *Grovum W. L.* (1981): Factors affecting the voluntary intake of food by sheep. 3. The effect of intravenous infusions of gastrin, cholecystokinin and secretin on motility of the reticulo-rumen and intake. *Br. J. Nutr.* 45, 183–201. — *Grovum W. L.* (1986): The control of motility of the ruminoreticulum. In: Milligan L. P., Grovum W. L., Dobson A. (Eds.) *Control of digestion and metabolism in ruminants*. Englewood Cliffs, Prentice-Hall, 18–40. — *Hansen B. C., Jen K.-L. C., Kalnasy L. W.* (1981): Control of food intake and meal patterns in monkeys. *Physiol. Behav.* 27, 808–810. — *Hermann G. E., Rogers R. C.* (1985): Convergence of vagal and gustatory afferent input within the parabrachial nucleus of the rat. *J. Auton. Nerv. Syst.* 13, 1–17. — *Hetherington A. W., Ranson S. W.* (1940): Hypothalamic lesions and adiposity in the rat. *Anat. Rec.* 78, 149–172. — *Kare M. R.* (1959): Some practical aspects of the sense of taste in domestic animals. *Proc. Corn. Nutr. Conf. for feed manufacturers*, 101–103. — *Kaske M., von Engelhardt W.* (1987): Der Einfluss der Dichte auf die selektive Retention grosser Partikel im Pansen von Schafen. *J. Anim. Physiol. a. Anim. Nutr.* 58, 2. — *Kennedy G. C.* (1953): Role of depot fat in the hypothalamic control of food intake in the rat. *Proc. Roy. Soc. (Lond.)* 140B, 578–592. — *Langhans W.* (1988): The antidiuretic hormone: new aspects of an «old» peptide. *J. Vet. Med.* A35, 641–654. — *Langhans W., Senn M., Scharrer E., Eggenberger E.* (1988): Free-feeding pattern of pygmy goats eating a pelleted diet. *J. Anim. Physiol. a. Anim. Nutr.* 59, 160–166. — *Langhans W., Pantel K., Müller-Schell W., Eggenberger E., Scharrer E.* (1984): Hepatic handling of pancreatic glucagon and glucose during meals in rats. *Am. J. Physiol.* 247, R827–R832. — *Langhans W., Zieger U., Scharrer E., Geary N.* (1982): Stimulation of feeding in rats by intraperitoneal injection of antibodies to glucagon. *Science* 218, 894–896. — *Leibowitz S. F., Stanley G. B.* (1986): Neurochemical controls of appetite. In: *Feeding behavior neural and humoral controls*. Ritter R. C., Ritter S., Barnes C. D. (Eds.) Orlando, Academic Press, 191–234. — *LeMagnen J., Tallon S.* (1963): Enregistrement et analyse préliminaire de la périodicité alimentaire spontanée chez le rat blanc. *J. Physiol. (Paris)* 55, 286–297. — *Lenkeit W., Witt M., Farries E., Djamai R.* (1966): Studies of weight

changes at the end of pregnancy and the beginning of lactation. *Nutr. Abstr. Rev.* 37, 262–263. — *Martin F. H., Baile C. A.* (1972): Feed intake of goats and sheep following acetate or propionate injections into rumen, ruminal pouches and abomasum as affected by local anesthetics. *J. Dairy. Sci.* 55, 606–613. — *Metz J. H. M.* (1975): Time patterns of feeding and rumination in domestic cattle. *Meded. Landbouwhoges. Wageningen 75-12*, 1–66. — *Meyer A. H., Langhans W., Scharrer E.* (1988): Vasopressin reduces food intake in goats. *Quart. J. Exp. Physiol. im Druck.* — *Morley J. E.* (1987): Neuropeptide regulation of appetite and weight. *Endocrine Rev.* 8, 256–287. — *Oomura Y., Yoshimatsu H.* (1984): Neural network of glucose monitoring system. *J. Auton. Nerv. Syst.* 10, 359–372. — *Paquay R., Vernailen F.* (1984): Effects of oleic acid esters on food intake in sheep. *Can. J. Anim. Sci.* 64, Suppl., 316–317. — *Plata-Salaman C. R., Oomura Y., Shimizu N.* (1986): Dependence of food intake on acute and chronic ventricular administration of insulin. *Physiol. Behav.* 37, 717–734. — *Ritter R. C., Edwards G. L.* (1986): Dorsomedial hindbrain participation in control of food intake. In: *Ritter R. C., Ritter S., Barnes C. D.* (Eds.) Orlando, Academic Press, 131–161. — *Scallet A. C., Della-Fera M. A., Baile C. A.* (1985): Satiety, hunger and regional brain content of cholecystokinin/gastrin and Met-enkephalin immunoreactivity in sheep. *Peptides* 6, 937–943. — *Scharrer E.* (1984): Der Sättigungsmechanismus. *Z. Ernährungswiss.* 23, 241–254. — *Scharrer E., Langhans W.* (1986): Control of food intake by fatty acid oxidation. *Am. J. Physiol.* 250, R1003–R1006. — *Scharrer E., Langhans W.* (1988): Metabolic and hormonal factors controlling food intake. *Internat. J. Vit. Nutr. Res.* 58, 249–261. — *Senn M.* (1987): Untersuchungen zum Verzehrverhalten von Zwergziegen. *Diss. med. vet., Zürich.* — *Smith G. P.* (1984): Gut hormones and feeding behavior: intuitions and experiments. In: *Nemeroff C. B., Dunn A. J.* (Eds.) Peptides, hormones and behavior. New York, Spectrum Publications, 463–495. — *Stangassinger M., Giesecke D.* (1986): Splanchnic metabolism of glucose and related energy substrates. In: *Milligan L. P., Grovum W. L., Dobson A.* (Eds.) Control of digestion and metabolism in ruminants. Englewood Cliffs, Prentice-Hall, 347–366. — *Stellar E.* (1954): The physiology of motivation. *Psychol. Rev.* 61, 5–22. — *Tartelin M. F.* (1968): Cyclical variations in food and water intakes in ewes. *J. Physiol.* 195, 29–31. — *Ternouth J. H., Beattie A. W.* (1971): Studies of the food intake of sheep at a single meal. *Br. J. Nutr.* 25, 153–164. — *Vandermeersch-Doizé F., Paquay R.* (1984): Effects of continuous long-term intravenous infusion of long-chain fatty acids on feeding

behaviour and blood components of adult sheep. *Appetite* 5, 137–146. — *VanMeirhaeghe H., Deprez P., VanDenHende C., Muylle E.* (1988): The influence of insulin on abomasal emptying in cattle. *J. Vet. Med.* A35, 213–220. — *Wallum B. J., Taborsky Jr. G. J., Porte Jr. D., Figlewicz D. P., Jacobson L., Beard J. C., Ward W. K., Dorsa D.* (1987): Cerebrospinal fluid insulin levels increase during intravenous insulin infusions in man. *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 64, 190–194. — *Wangness P. J., Chase L. E., Peterson A. D., Hartsock T. G., Kellmel D. J., Baumgardt B. R.* (1976): System for monitoring feeding behavior of sheep. *J. Anim. Sci.* 42, 1544–1549. — *Weingarten H. P.* (1985): Stimulus control of eating: implication for a two-factor theory of hunger. *Appetite* 6, 387–401. — *Welch J. G.* (1967): Appetite control in sheep by indigestible fibers. *J. Anim. Sci.* 26, 849–854. — *Woods S. C., Porte Jr. D., Strubbe J. H., Steffens A. B.* (1986): The relationship among body fat, feeding, and insulin. In: *Ritter R. C., Ritter S., Barnes C. D.* (Eds.) Orlando, Academic Press, 315–327.

### **La régulation de la consommation d'aliment chez les ruminants**

La consommation d'aliment chez les ruminants comme chez les monogastriques se règle de repas en repas.

L'activation prandiale des récepteurs du goût, des récepteurs chimiques et mécaniques gastro-intestinaux ainsi que des récepteurs chimiques hépatiques conduit à un sentiment de rassasiement. Les récepteurs concernés sont apparemment en contact avec le cerveau par l'intermédiaire d'afférences vagues.

Chez les ruminants, une fonction physiologique de satiété des hormones pancréatiques et gastro-intestinales sécrétées lors des repas n'a pu être prouvée.

La nature de l'aliment a une influence sur sa consommation, entre autres par des réflexes végétatifs responsables de la régulation de la motricité des pré-estomacs. L'intégration des informations provenant de la périphérie a lieu dans l'hypothalamus. Divers «neurotransmetteurs» et neuropeptides participent probablement à ce processus. Leurs fonctions exactes ainsi que leurs interactions possibles sont encore en grande partie inconnues.

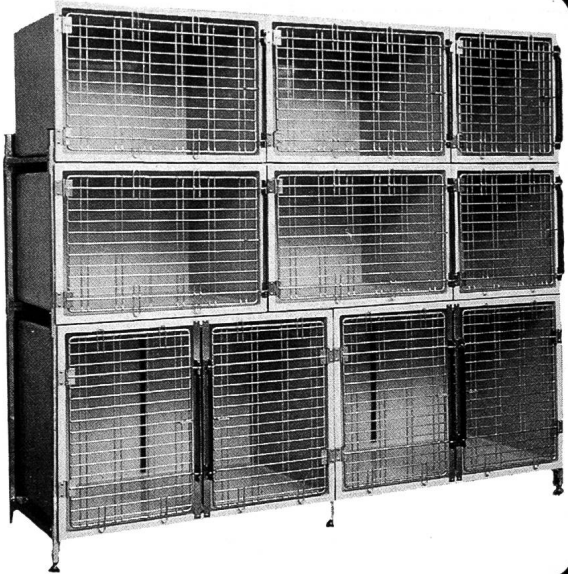
### **La regolazione dell'ingestione di foraggio nel ruminante**

L'ingestione di foraggio sia nel ruminante che negli animali monogastri, viene regolata di pasto in pasto.

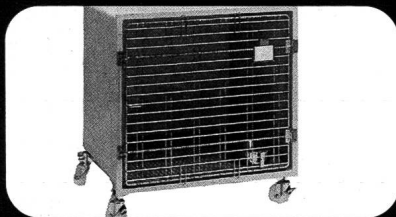
L'attivazione dei recettori del gusto, di recettori chimici e meccanici gastrointestinali e di recettori chimici epatici,

## Die anpassungsfähigen Tierboxen

für Hunde, Katzen und andere  
Kleintiere



Vier verschiedene Boxen-Größen lassen sich im Modulsystem zusammenstellen. Ob in der Höhe oder Breite, überall erweiterbar. Optimale Raumnutzung dank Modul-System. Hergestellt aus einem Guss und aus warmem schalldämmendem Material. Robuste Ausstattung.



Käfig auf fahrbarem Untergestell mit Futtergrill, Futterschale und Kartenhalter. Kombinierbar mit jeder Modulgröße.

Verlangen Sie eine ausführliche Dokumentation bei:

**indulab ag**  
Grünaustrasse 15, Postfach  
9470 Buchs  
Tel. 085/ 6 65 84  
Telex 855345

**indulab**

**W. LANGHANS**

contribuiscono alla saturazione. Questi recettori sembrano essere collegati con il cervello tramite efferenze vagali. Una funzione di saturazione fisiologica dovuta a ormoni gastrointestinali e pancreatici secretati in quantità più elevate, non é ancora stata assicurata. Anche la natura del foraggio condiziona l'ingestione attraverso riflessi vegetativi che regolano l'apparato motorio del proventriglio. Nell'ipotalamo avviene l'integrazione dell'informazione proveniente dalla periferia. A questo fenomeno partecipano probabilmente diversi peptidi e Transmitter neurologici, le cui azioni e funzioni risultano essere perlopiù sconosciute.

### **VERDANKUNG**

Ich danke Herrn Professor E. Scharrer für die kritische Korrektur dieser Arbeit.

Adresse: Prof. Dr. W. Langhans  
Gruppe Physiologie und Hygiene  
Institut für Nutztierwissenschaften  
ETH-Zentrum  
8092 Zürich

Manuskripteingang: 4. Januar 1989