

Ernährungsverhalten

Kotfressen bei Hasentieren

Text David M. Küpfer¹

Zusammenfassung

Kotfressen (Coprophagie) ist weit verbreitet innerhalb der Ordnung der Hasentiere (*Lagomorpha*) und wurde bei zahlreichen Arten in Menschenobhut und in der Wildnis beobachtet. Insbesondere bei Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) ist es gut untersucht. Erstmals beschrieben hatte dieses Verhalten der französische Veterinär Charles Morot im Jahre 1882. Die Publikation fand jedoch erst 60 Jahre später Beachtung durch Madsen (1939) und führte in den kommenden Jahrzehnte zu einer Vielzahl an weiteren Publikationen.

Die Hasentiere produzieren zwei Kotsorten: Hartkot, welcher nicht gefressen wird und einen nährstoffreicheren weichen Blinddarmkot (Caecotrophe). Dieser wird meistens gefressen (Caecotrophie) und wird daher oft mit dem allgemeiner gefassten Begriff des Kotfressens gleichgesetzt. Kotfressen ist kein lebensnotwendiges Verhalten, dient aber einer besseren Nahrungsverwertung und der Überbrückung von Nahrungsengpässen. Wird das Kotfressen im Experiment unterbunden, kommt es zu einer Reihe von gesundheitlichen Störungen, welche das Wachstum und den Wasserhaushalt beeinträchtigen können.

Die Herstellung der zwei Kotsorten beruht auf einem Mechanismus im Darm, welcher grobe und feine Nahrungspartikel trennt, wobei die groben Teile in Form von Hartkot direkt ausgeschieden werden, während er die feinen, nährstoffreichen Partikel in den Blinddarm transportiert. Dort verweilen sie für längere Zeit, werden vergärt und werden bei der Produktion des Blinddarmkots ausgeschieden. Die Herstellung der beiden Kotsorten unterliegt dabei einem gewissen Tagesrhythmus. Bei Hauskaninchen kann dieser stark variieren, während die Wildkaninchen am Morgen zwischen 6-14 Uhr den Blinddarmkot fressen, am Abend und in der Nacht den Hartkot produzieren.

Genauere Untersuchungen zum Kotfressrhythmus liegen beim Japanischen Hasen (*Lepus brachyurus*) vor. Dieser produziert und frisst von Morgen bis Mittag seinen Blinddarmkot, stellt dann auf Hartkot um, welcher er bis zum Abend frisst. Auf die Nacht stellt er das Kotfressen ein, der Hartkot bleibt ungenutzt. Bis zum Morgen füllt er den Magen mit Frischfutter und stellt dann wieder auf Blinddarmkot um.

Kotfressen bei Hasen und Pikas

Die Hasentiere (*Lagomorpha*) sind eine entwicklungsgeschichtlich junge Ordnung mit drei Familien, den Pfeifhasen (*Ochotonidae*), den Hasen (*Leporidae*) und den heute ausgestorbenen Prolagidae (Alves & Hackländer 2008; Hoffmann & Smith 2005). Sie ernähren sich von pflanzlicher Kost, besitzen einen großen Blinddarm und sind bekannt dafür, dass sie neben dem normalen Kot noch einen weichen Blinddarmkot produzieren, den sie fressen (Puschmann 2004).

¹ Kontaktadresse: info@octodons.ch

Kotfressen ist ein bei Hasentieren weit verbreitetes und gut erforschtes Verhalten. Die folgenden Bilder veranschaulichen einen knappen Überblick über die einzelnen *Lagomorpha*-Familien:

Bild 1: Bei Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) wurde das Kotfressen besonders intensiv erforscht.



Bild 2: Auch bei den wenig bekannten Pikas wurde Kotfressen beobachtet.



Bild 3: Bei verschiedenen Arten aus der Familie der Baumwollschwanzkaninchen gibt es Nachweise für Kotfressen, so auch beim Florida-Waldkaninchen (*Sylvilagus floridanus*).



Bild 4: Auch bei den Hasen gibt es von mehreren Arten Nachweise: Neben dem bekannten Europäischen Feldhasen auch beim Schneehasen (*Lepus timidus*).



Die Familie der Pfeifhasen enthält eine rezente Gattung, die Pikas (*Ochotona*) mit 30 Arten (Hoffmann & Smith 2005). Pikas sind meerschweinchengroß, überwiegend tag- und dämmerungsaktiv und leben heute in Nordamerika und Asien in Gebirgen und Hochebenen zwischen 2000 und 3000 m. Sie leben gesellig in Gruppen, häufig auch in Paaren, legen einfache Erdbau an oder suchen Unterschlupf in natürlichen Höhlen oder Erdbauen anderer Tiere (Puschmann 2004; Smith 2008). Kotfressen wurde unter anderem bei den Japanischen Pikas (*Ochotona hyperborea*) (Haga 1960; vgl. Hirakawa 2001) und den Afghanischen Pikas (*O. rufescens*) (Matsuzawa et al. 1981) beobachtet.

Die Japanischen Pikas (*Ochotona hyperborea*) produzieren zwei Typen von Kot. Haga (1960) beschreibt den tiefgrünen Blinddarmkot als kugelförmig, 3-4 mm im Durchmesser. Der schwarz gefärbte Hartkot dagegen misst 3 mm im Durchmesser und 20-30 mm lang. Die weiteren Angaben zum weichen Blinddarmkot sind widersprüchlich, Haga (1960) beschreibt ihn mit einem Schleimüberzug und dass er über die Nacht ausgeschieden und zum Trocknen am Boden liegen gelassen werde bis er am Morgen gefressen werde. Kawamichi (siehe Hirakawa 2001) beschreibt ihn dagegen ohne Schleimüberzug und dass er direkt vom Anus abgenommen und gefressen werde oder auf

Kothaufen abgelegt und als Wintervorrat gespeichert werde. Die Afghanischen Pikas (*Ochotona rufescens*) produzieren neben dem Hartkot ebenfalls einen Blinddarmkot, den sie fressen. Der Hartkot ist grünlich und 2-4 mm im Durchmesser, der Blinddarmkot ist ähnlich dem der Kaninchen (Matsuzawa et al. 1981). Obwohl Matsuzawa und Kollegen (1981) erwähnen, dass sie bei den Afghanischen Pikas kein Fressen des Hartkots beobachten konnten, dürfte bei Pikas das Fressen des Hartkots wie bei den Kaninchen und Hasen auch vorkommen (siehe unten; vgl. Hirakawa 1994, 2001).

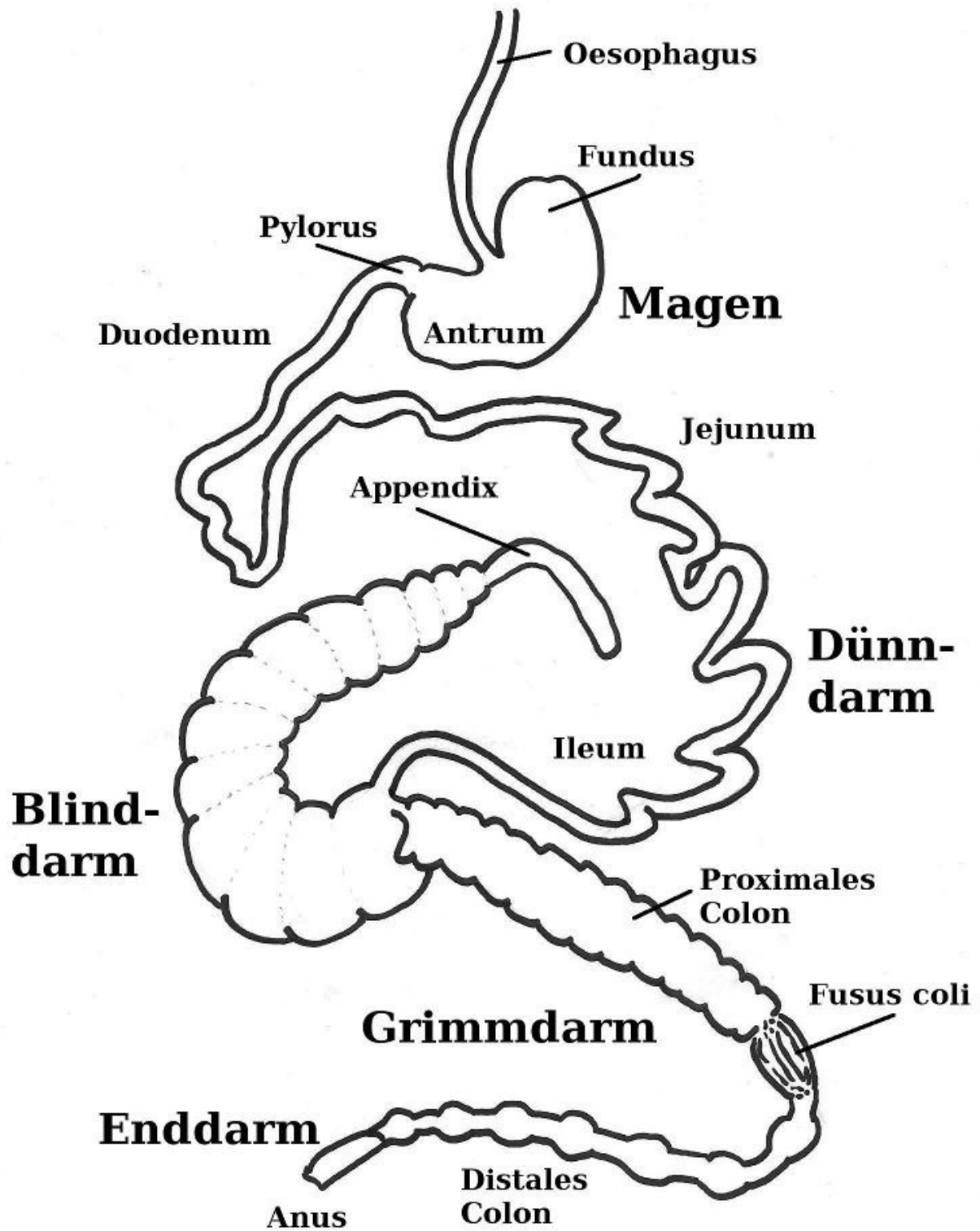
Die Familie der Hasen enthält 61 Arten in 11 Gattungen (Hoffmann & Smith 2005), unter anderem die Echten Hasen (*Lepus*), Kaninchen (*Oryctolagus*) und die Baumwollschwanzkaninchen (*Sylvilagus*). Die Hasen sind meerschweinchen- bis feldhasengroß und vorwiegend dämmerungs- und nachtaktiv. Sie kommen im Flachland (Wildkaninchen, Feldhase), bis in hohe Höhen (Schneehasen, manche Baumwollschwanzkaninchen) vor und sind nahezu in der ganzen Welt verbreitet. Insbesondere Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) und Feldhasen (*Lepus europaeus*) wurden in vielen Ländern eingeschleppt, viele der anderen Arten sind aber weit weniger häufig, einige sind gar bedroht und stehen auf der roten Liste. Baumwollschwanzkaninchen kommen auf beiden amerikanischen Kontinenten vor, Florida-Waldkaninchen (*Sylvilagus floridanus*) verbreiten sich seit einigen Jahrzehnten als invasive Art auch in Europa. Viele Arten der Echten Hasen leben als Einzelgänger, die Wildkaninchen dagegen sind gesellig (Alves & Hackländer 2008; Puschmann 2004; Rosin et al. 2008). Kotfressen ist bei Hasen und Kaninchen weit verbreitet, es gibt allerdings bei der Ausprägung Unterschiede zwischen den Arten. So ist beispielsweise bei Feldhasen das Kotfressen deutlich schwächer ausgeprägt wie bei Kaninchen (Stott 2008).

Beobachtet wurde das Kotfressen bei verschiedenen Hasentieren, unter anderem bei Schneeschuhhasen *Lepus americanus* (Bookhout 1959), Japanischen Hasen *L. brachyurus* (Hirakawa 1994), Eselhasen *L. californicus* (Lechleitner 1957), Schneehasen *L. timidus* (Hirakawa 1996), Florida-Waldkaninchen *Sylvilagus floridanus* (Dexter 1959; Geis 1957; Kirkpatrick 1956) und Sumpfkanninchen *S. palustris* (Hamilton 1955). Bei Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) wurde es aber besonders intensiv untersucht (vgl. Björnag 1972; Hirakawa 2001 und darin zitierte Quellen).

Geschichtlicher Abriss

Die Caecotrophie (Fressen des weichen Blinddarmkots), beziehungsweise die damit verbundene Produktion eines zweiten, weicheren Kots (Weichkot oder Blinddarmkot) wurde bereits schon 1882 von Charles Morot beschrieben, aber erst von Madsen (1939) wiederentdeckt. Morot stellte fest, dass Kaninchen zwei Sorten von Kot herstellen: Durch die Nacht einen weichen mit einer Schleimschicht überzogenen Kot und während dem Tag der normale harte Kot (Madsen 1939). Madsen bestätigte die von Morot beschriebenen Beobachtungen und in nachfolgenden Untersuchungen zeigte sich, dass der neu entdeckte Kot reich an Vitaminen des B-Komplexes (Kulwich et al. 1953; Olcese et al. 1948) und reich an Protein (Eden 1940; Thacker & Brandt 1955) sei. Zudem wurde festgestellt, dass er in der Zusammensetzung dem Inhalt des Blinddarms sehr ähnlich sei (Eden 1940) und experimentell konnte ermittelt werden, dass er von dort stammt (Herndon & Hove 1955). Während in den 1950er und 1960er Jahre auch bei wilden Hasentieren in deren Magen weiche Kotpillen entdeckt wurden (Bookhout 1959; Dexter 1959; Geis 1957; Hamilton 1955; Lechleitner 1957; vgl. Hirakawa 1996, 2001), beschäftigte sich die Wissenschaft in den 1970er und 1980er Jahre vor allem die Funktion des Trennungsmechanismus im Grimmdarm der Hauskaninchen (Björnag 1981, 1994) und in den 1990er Jahre entdeckten japanische Forscher bei Kaninchen und Hasentiere, dass diese auch harten Kot regelmäßig als wichtigen Bestandteil ihrer Ernährung aufnehmen können (Ebino et al. 1993; Hirakawa 1994, 1996).

Bild 5: Der Verdauungstrakt des Kaninchens.



Die Verdauung

Zum besseren Verständnis der nachfolgenden Erklärungen möchte ich kurz auf den Verdauungstrakt der Hasentiere eingehen, welcher für die nachfolgenden Erläuterungen von Bedeutung ist. Der Verdauungstrakt dient der Energiegewinnung aus Nahrung durch deren Zerkleinerung und chemische Umwandlung in genügend kleine und geeignete Partikel, welche von der Darmwand aufgenommen und dem Körper als Energie und Bausubstanz zugeführt werden können. Dabei passiert das Futter den Mund, der es grob zerkleinert, durch die Speiseröhre gelangt es in den Magen, wo es weiter zerkleinert und vorverdaut wird. Im Dünndarm, welcher aus Zwölffingerdarm (Duodenum), Leerdarm (Jejunum) und Hüftdarm besteht (Ileum), werden anschließend die Nährstoffe aufgenommen, unverdauliche Partikel gelangen weiter in den Blinddarm (Caecum), wo sie Mikroorganismen als Nahrung dienen. Sie werden dann weitertransportiert in den oberen Grimmdarm (proximales Colon), das *Fusus coli* bis in den unteren Grimmdarm (distales Colon) und über den Mastdarm (Rectum) als Kot ausgeschieden (siehe Bild 5, für genauere Informationen zum Verdauungstrakt des Kaninchens siehe Gidenne & Lebas 2006).

Wozu dient das Kotfressen?

Kotfressen (Coprophagie, von *griech.* "copros"=Exkrement und "phagein"=fressen) ist ein bei Hasentieren und Nagetieren weit verbreitetes Phänomen, das aber auch bei einigen Primaten, Insektenfressern und Beuteltieren vorkommt (Hirakawa 2001, 2002; Kenagy & Hoyt 1980; Penzlin 2005; Sakaguchi 2003; Schmidt-Nielsen 1999). Auch wenn in mancher Literatur Coprophagie oder Kotfressen als ein pathogenes Verhalten beschrieben (und teilweise gegen das Blinddarmkotfressen abgegrenzt) wird (vgl. Eckert 2002), erfüllt es in Tat und Wahrheit bei vielen Tierarten lebenswichtige Funktionen und wird vor allem bei knapper Nahrung oder während der Ruhephase häufig praktiziert (Hirakawa 2001; Kenagy et al. 1999; Southern 1940). Es gibt verschiedene Formen von Kotfressen. Wird fremder Kot gefressen, spricht man von Allocoprophagie, bei eigenem Kot dagegen von Autocoprophagie (Hirakawa 2001).

Wird Blinddarmkot (auch Caecotrophe, von *griech.* "caecum"=Blinddarm und "trophe"=Nahrung) gefressen, spricht man von Caecotrophie (Hirakawa 2001; Kenagy & Hoyt 1980; Penzlin 2005; Sakaguchi 2003). Dieser weiche Kot ist reich an Nährstoffen und Vitaminen (Kulwich et al. 1953; Schmidt-Nielsen 1999; Thacker & Brandt 1955) und ermöglicht den Tieren gewisse Nährstoffdefizite in der Nahrung auszugleichen (Carabaño & Piquer 1998; Olcese et al. 1948). Es gibt aber noch einen anderen Aspekt weshalb viele Kleinsäuger ihren Kot fressen. Die enzymatische Verdauung im Dünndarm ist sehr effizient, kann aber unverdauliche Rohfaser wie Zellulose kaum verwerten. Die Vergärung im Blinddarm durch Mikroorganismen, welche Zellulose zu spalten vermögen (mittels Zellulasen), führt dagegen zu Nährstoffverlusten von 10-20 %, welche die Mikroorganismen für sich benötigen (Björnhag 1994). Würde die Vergärung bei Kleinsäufern in Vormägen geschehen und wäre diese damit der Nährstoffaufnahme im Dünndarm vorgeschaltet, wie das bei Wiederkäuern der Fall ist, dann würden die oben genannten Verluste entstehen, welche durch die Nachschaltung der Blinddarm-Gärkammer vermieden werden. Es werden nur noch die unverdaulichen Nahrungsreste vergärt, allerdings mit dem Nachteil, dass die nährstoffreichen Produkte, welche die Mikroorganismen im Blinddarm herstellen im Verdauungstrakt nicht mehr aufgenommen werden können, mit Ausnahme der kurzkettigen Fettsäuren (*engl.* SCFA, Short-Chain Fatty Acids oder auch VFA, Volatile Fatty Acids), welche die Kaninchen im Blinddarm resorbieren können (Björnhag 1994) und einen wichtigen Anteil bei der Deckung des täglichen Energiebedarfs ausmachen (McBee 1971). Die Tiere helfen sich deshalb damit, dass sie mittels Kotfressen den Blinddarmkot den Verdauungstrakt nochmals passieren lassen. So gewinnen sie die wertvollen Nährstoffe aus dem Blinddarmkot zurück.

Neben dem Blinddarmkot wird auch der Hartkot insbesondere bei knapper Nahrung gefressen, wie bei Hasen und Kaninchen nachgewiesen werden konnte (Ebino et al. 1993; Hirakawa 1994, 1996; vgl. Hirakawa 2001; Southern 1940). Dabei wird sowohl der Blinddarmkot, als auch der Hartkot nur zu gewissen Zeiten gefressen.

Bild 6: Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) bilden zwei Kotsorten, den traubenförmigen weichen Blinddarmkot (links im Bild) und den regulären Hartkot (rechts).



Die Bedeutung des Kotfressens

Bei der Herstellung der beiden Kottypen und beim Kotfressen sind Blinddarm und Grimmdarm von großer Bedeutung. Die Auswirkungen, wenn eines dieser Organe fehlt oder aber wenn das Kotfressen unterbunden wird, wurde in mehreren Experimenten an Kaninchen untersucht. Bei der teilweisen Entfernung des Blinddarms (Caecotomie) oder Grimmdarms (Colectomie) zeigte sich, dass der Darm in der Lage war, durch Vergrößerung der noch intakten Darmstücke die Funktion der entfernten Stücke zu kompensieren (Gallouin et al. 1979). Kaninchen, deren Blinddarm ganz entfernt wurde, produzierten zwar weiterhin zwei Kottypen, die sich aber nur durch die Farbe unterschieden. Sie schieden keinen nährstoffreichen Kot mehr aus und frassen auch keinen Kot mehr. Bei der Obduktion waren neben den Nieren auch der Grimmdarm vergrößert, die anderen Organe zeigten keine bemerkenswerten Veränderungen (Herndon & Hove 1955). Bei der Entfernung des oberen Grimmdarms (proximales Colon) stellten die Kaninchen sogar die Herstellung von zwei verschiedenen Kottypen ein und produzierten statt dessen nur noch einen Kottyp mit niedrigem Proteingehalt, vergleichbar mit dem normalen Hartkot und einem Wassergehalt zwischen dem Blinddarm- und Hartkot (Gallouin et al. 1979). Bei den Organen gab es keine Auffälligkeiten, abgesehen vom Inhalt des Blinddarms, welcher stärker ausgetrocknet war als bei normalen Kaninchen. Der Grund dürfte wohl sein, dass durch die Entfernung des Grimmdarms der Wasserkreislauf vom Grimmdarm in den Blinddarm durch den chirurgischen Eingriff unterbunden wurde (Gallouin et al. 1979; vgl. Björnhag 1981). Wurden Kaninchen vom Kotfressen abgehalten, führte dies zu Störungen des Wasserstoffwechsels im Darm, zu Wachstumsstörungen und anderen gesundheitlichen Problemen. Das Blinddarmkotfressen scheint aber nicht überlebenswichtig zu sein, dürfte dennoch in der Tragezeit, der Säugezeit und während des Wachstums, wenn ein erhöhter Bedarf an Nährstoffen und Mineralstoffen besteht, von großer Bedeutung sein (Demaux et al. 1980).

Kotfressen bei Jungtieren

Junge Wildkaninchen wie auch junge Eselhasen (*Lepus californicus*) beginnen mit dem Kotfressen bevor sie entwöhnt sind und fressen auch den Kot ihrer Mutter (Gidenne & Lebas 2006; Lechleitner 1957; Watson 1954). Das Kotfressen ist vermutlich eine effiziente Methode um Mikroorganismen von der Mutter an die Jungen weiterzugeben, um damit zum Aufbau einer gesunden Darmflora der Jungen beizutragen, welche die Jungen benötigen sobald sie feste Nahrung zu sich nehmen (Lechleitner 1957). Die Neugeborenen besitzen nämlich keine eigenen Mikroorganismen im Darm (vgl. von Engelhardt & Breves 2005; Langer 2002). Dieser wird erst nach der Geburt besiedelt. So siedeln sich im Darm der Kaninchen in der ersten Woche vor allem anaeroben Mikroorganismen an. In den kommenden Wochen steigt die Zahl der Zellulose spaltenden Bakterien an und als Folge der sich ändernden Darmflora nimmt die Produktion von kurzkettigen Fettsäuren mit zunehmenden Alter ebenfalls zu (Carabaño & Piquer 1998). Die jungen Kaninchen werden anfänglich etwa 1-3 Mal täglich von der Mutter gesäugt (Setzer & Hoy 2003). Der Kontakt zwischen Jungen und Mutter ist bei Kaninchen wie auch bei anderen Hasenartigen (u.a. *Silvilagus floridanus*, *S. aquaticus*, *Lepus europaeus*, *L. timidus*, *L. americanus*) sehr kurz und beschränkt sich auf das Säugen und kurzes Lecken (Bautista et al. 2008). Die Kaninchen-Mutter hinterlässt dabei harten Kot im Nest, an welchem die Jungen etwa ab dem 12. Tag beginnen zu knabbern und mit etwa 14 Tagen beginnen sie das Nestmaterial zu fressen (Gidenne & Lebas 2006; Bautista et al. 2008). Junge Eselhasen schlucken dagegen weichen Blinddarmkot von der Mutter, noch bevor sie selber beginnen Blinddarmkot herzustellen und zu fressen (Lechleitner 1957). Die Kaninchen ernähren sich bis zum 17. Tag nahezu ausschließlich von Milch, beginnen aber etwa zwischen 17 und 20 Tagen feste Nahrung zu sich zu nehmen und zwischen 22 und 27 Tagen ihren weichen Blinddarmkot zu fressen, welchen sie ausschließlich am Morgen produzieren (Gidenne & Lebas 2006; Orengo & Lebas 2005). Mit 28 bis 35 Tagen werden sie dann entwöhnt (Orengo & Gidenne 2007).

Bild 7: Junges Kaninchen beim Fressen.



Der Trennungsmechanismus im Grimmdarm

Die Hasentiere haben einen relativ hohen Stoffwechsel im Vergleich zu ihrer Körpergröße. Das hängt damit zusammen, dass kleine Säugetiere tendenziell einen höheren Stoffwechsel und damit einen höheren Energieverbrauch pro Kilogramm Körpergewicht aufweisen als große Säugetiere (Björnhag 1994). Da sich Hasentiere von eher karger und damit wenig energiereicher, pflanzlicher Kost ernähren, brauchen sie effiziente Mechanismen zur Nährstoffgewinnung und sind auf die mikrobielle Verdauung ihrer rohfaserreichen Pflanzenkost angewiesen. Aufgrund ihres hohen Energiebedarfs und dem geringen Energiegehalt in ihrer Nahrung brauchen sie eine große Futteraufnahme und eine schnelle Darmassage. Doch die schnelle Darmassage ist viel zu kurz, als dass die Mikroorganismen die Pflanzenkost sinnvoll vergären könnten. Die Nahrung muss daher zurückgehalten werden. Aufgrund der stark beschränkten Kapazitäten im Magen-Darmtrakt benötigen die Hasentiere einen effizienten Trennungsmechanismus, der die feinen, energiereichen Teile von den groben, unverdaulichen Pflanzenfasern trennen vermag. Dieser Mechanismus heisst Grimmdarm Trennungsmechanismus (engl. Colonic Separation Mechanism, kurz CSM) (Björnhag 1994; Sakaguchi 2003). Der Trennungsmechanismus ist maßgeblich beteiligt an der Herstellung der zwei verschiedenen Kottypen. Er ist nur bei der Herstellung des Hartkots aktiv und filtert dabei die feinen nährstoffreichen Partikel für den Blinddarmkot heraus. Bei Kaninchen wurde dieser Mechanismus in der Vergangenheit besonders intensiv untersucht und soll daher auch am Beispiel des Kaninchens genauer erklärt werden (vgl. Björnhag 1994; Hirakawa 2001; Sakaguchi 2003).

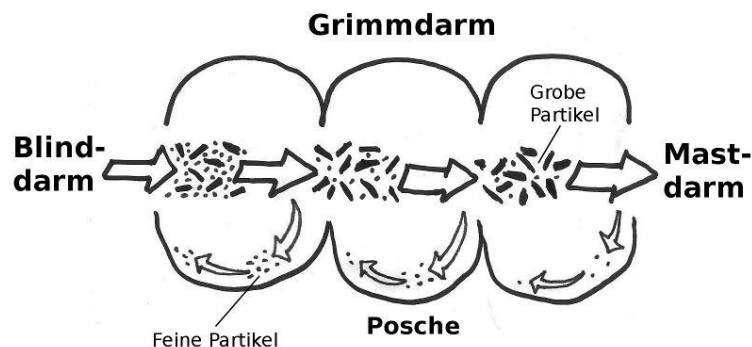
Als Ausgangsprodukt der beiden Kottypen dient der verdaute Speisebrei (Chymus) aus dem Hüftdarm (Ileum), dem letzten Abschnitt des Dünndarms. Der Brei gelangt direkt in den großen Blinddarm und wird dort mit peristaltischen und antiperistaltischen Bewegungen mit dem Inhalt des Blinddarms und dem Inhalt der ersten paar Zentimeter des angrenzenden Grimmdarms vermischt. Mikroorganismen vergären den Inhalt und synthetisieren dabei verschiedene Stoffwechselprodukte. Der Blinddarm gibt nun seinen Inhalt in kleinen Mengen in den oberen Grimmdarm ab. Bei aktivem Trennungsmechanismus trennen starke Muskelbewegungen der Darmwände Wasser, wasserlösliche Stoffe, endogene Stoffe, feine Partikel und Mikroorganismen von den groben Partikeln. Während die groben Partikel in der Mitte des Darms verbleiben, werden diese flüssigen Stoffe und feinen Partikel an den Rand in die Aussackungen (Poschen) der Darmwand gedrängt. Von hier aus werden sie zusammen mit Wasser, abgesondert von den Darmwänden, kontinuierlich mit etwa 1 mm pro Sekunde von Posche zu Posche entlang der Darmwand in den Blinddarm zurück transportiert. Im Blinddarm wird das Wasser wieder in gleichen Mengen resorbiert, wie es von den Darmwänden im Grimmdarm abgesondert wird, wodurch sich der Wasserkreislauf im Grimm- und Blinddarm schließt. Parallel zum Nahrungspartikeltransport entlang der Poschen wird die große Masse des Speisebreis in der Mitte des Darms in entgegengesetzte Richtung zum Mastdarm hin transportiert, wobei er stark verändert wird, bis er fast nur noch aus großen, schlecht verdaubaren Nahrungspartikeln besteht (Bild 2a). Etwa auf der Höhe des *Fusus coli* wird der Brei zu den Kotpillen geformt, im unteren Grimmdarm (distales Colon) wird dem Kot weiteres Wasser und Elektrolyte entzogen und dann als den bekannten, kugelförmigen Hartkot ausgeschieden (Björnhag 1994; Hirakawa 2001).

Bei der Herstellung des Blinddarmkots stellt der obere Grimmdarm die starken Muskelbewegungen ein, so dass keine Trennung von feinen und groben Partikeln mehr stattfindet. Die Inhalte aus dem Blinddarm werden wieder in den Grimmdarm abgegeben und passieren diesen ohne dass sie in ihrem Inhalt geändert werden (Bild 2b). In der zweiten Hälfte des oberen Grimmdarms erhalten die Kotpillen einen schützenden Überzug aus einer Schleimschicht. Dieser Schleim wird während der Herstellung des Blinddarmkots von den Darmwänden des Grimmdarms abgesondert. Die Kotpillen erreichen dann den Anus und werden dort vom Kaninchen direkt mit dem Mund abgenommen und ohne zu kauen geschluckt (Björnhag 1994; Carabaño & Piquer 1998; Gidenne & Lebas 2006; Hira-

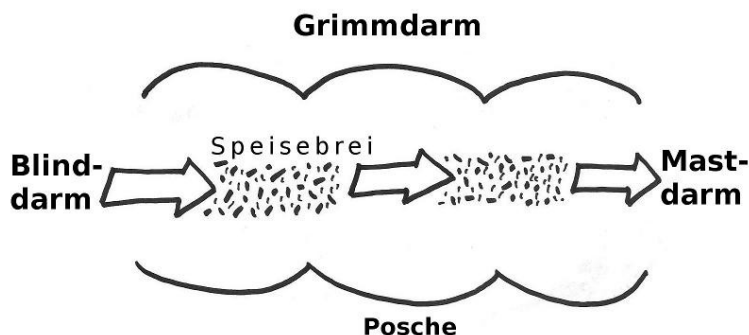
kawa 2001). Dabei bleibt der Schleimüberzug intakt. Die Kotpillen sammeln sich dann im Fundus (Magenboden) des Magens und verweilen dort 3-6 Stunden intakt, wobei der Schleimüberzug sie vor der Zersetzung durch die Magensäure schützt (Carabaño & Piquer 1998; Griffiths & Davies 1963; Watson 1954). In dieser Zeit baut sich die Schutzschicht langsam ab, aber zugleich fangen die Mikroorganismen im Innern des Kots an, Stärke und Glukose zu Milchsäure zu vergären (Griffiths & Davies 1963). Der Kaninchenblinddarmkot besteht zu großen Teilen aus Bakterien (56 % der Trockensubstanz) und enthält neben Milchsäure einen Proteinanteil von etwa 24-42 % (Griffiths & Davies 1963; Herndorn & Hove 1955). Dazu kommen Vitamine des B-Komplexes, Vitamin K sowie kurzkettige Fettsäuren (Eckert 2002; Schmidt-Nielsen 1999). Ob der Kot auch größere Mengen an Vitamin C enthält, ist nicht bekannt. Kaninchen sind aber in der Lage größere Mengen an Vitamin C selber zu synthetisieren (Harris et al. 1956). Die sich zersetzenden Kotpillen setzen sich dann langsam in Richtung Antrum, vermischen sich mit dem übrigen Speisebrei des Magens (Chymus) und werden dann zusammen mit dem Speisebrei portionsweise über den Magenpförtner (Pylorus) in den Dünndarm abgegeben (Gidenne & Lebas 2006).

Bild 8: Trennungsmechanismus im Grimmdarm. a) Bei aktivem Trennungsmechanismus werden feine Partikel durch aktive Muskelbewegungen von den groben, nährstoffarmen Nahrungspartikel getrennt und mit antiperistaltischen Muskelbewegungen entlang der Poschenwände transportiert. Die groben Partikel werden zu Hartkot geformt und ausgeschieden. b) Beim Kotfressen bleibt der Trennungsmechanismus inaktiv und der Blinddarminhalt passiert ungefiltert den Grimmdarm.

a)



b)



Tagesrhythmus des Kotfressens

Die Produktion der zwei Kottypen wie auch das Kotfressen selber folgt bei Kaninchen und Hasen einem gewissen Tag/Nacht-Rhythmus. Bei domestizierten und in Gefangenschaft gehaltenen Kaninchen kann dieser stark variieren (Watson 1954). Er beträgt ziemlich genau 24 Stunden, wobei die Kaninchen vor allem während der Dunkelperiode fressen und während der Lichtperiode ruhen und ihren Blinddarmkot fressen. Ein Viertel aller Kaninchen zeigt jedoch eine zweite Kotfressperiode während der Nacht (Carabaño & Piquer 1998; Hönricke & Batsch 1977). Wildkaninchen dagegen produzieren und fressen ihren Blinddarmkot etwa von 6 Uhr Morgens bis etwa 14 Uhr Nachmittags, während des Abends und der Nacht scheiden sie dann Hartkot aus (Southern 1940, 1942; Watson 1954). Bei Eselhasen (*Lepus californicus*) ist der Kotfressrhythmus sehr ähnlich, doch die Zeit, in der der Blinddarmkot hergestellt wird ist länger und dauert bis in den Abend hinein. Der gefressene Blinddarmkot dagegen verweilt mit einer Dauer von bis zu 4 Stunden wesentlich kürzer im Magen (Lechleitner 1957).

Kotfressrhythmus beim Japanischen Hasen

Eingehender mit dem Kotfress- und Kotausscheidungs-Rhythmus hat sich Hirakawa (2001) beim Japanischen Hasen (*Lepus brachyurus*) beschäftigt und dabei auch der Fressrhythmus des Hartkots berücksichtigt, der in den vorherigen Arbeiten nicht berücksichtigt wurde.

Der Japanische Hase ist nachtaktiv, gehört zur selben Gattung wie der Europäische Hase (*L. europaeus*) und kommt in Japan auf den Inseln Hondo, Shikoku und Kyushu vor (Angermann 2000). Er frisst während der Nacht frisches Futter. Der Trennungsmechanismus im Grimmdarm ist dabei aktiv, so dass große Partikel schnell als harter Kot ausgeschieden werden, während feine Futterpartikel zurückbehalten und in den Blinddarm zurücktransportiert werden. Da die Nahrungsdurchlaufzeit kurz ist, wird der Verdauungstrakt schnell mit Nahrung gefüllt, so dass am Morgen alle Nahrung im Verdauungstrakt bis auf einen Rest im Blinddarm (Caecum) aus frischem Futter besteht, das in der Nacht gefressen wurde.

Am Morgen stellen die Hasen ihre Aktivität und auch die Aktivität ihres Trennungsmechanismus ein. Ihre Verdauung fängt nun an weichen Kot zu produzieren. Da der harte Kot noch für eine Weile im unteren Grimmdarm (distales Colon) verbleibt, wird dieser vorerst noch ausgeschieden und von den Hasen nun auch gefressen. Im Verlauf des Morgens fressen sie den weichen Kot bis in den frühen Nachmittag. Der Trennungsmechanismus wird am Mittag wieder aktiviert und somit wird wieder harter Kot produziert, welcher am frühen Nachmittag ausgeschieden und bis zum Abend von den Hasen gefressen wird. Dann beginnt wieder die nächtliche Aktivitätsphase, die Hasen stellen das Kotfressen ein und fressen wieder frisches Futter.

Durch diesen Fress- und Ausscheidungsrythmus wird das frische Futter, das durch die Nacht gefressen wurde, während des Tages von den Hasen in Form von hartem Kot nochmals gefressen. Partikel, die bei der zweiten Darmpassage für den Trennungsmechanismus nicht genügend zerkleinert werden können, werden nach dieser zweiten Passage während der Nacht entgültig ausgeschieden. Feine Partikel dagegen verbleiben durch die Caecotrophie und der Speicherung im Blinddarm im Verdauungstrakt und können diesen viele Male passieren, bis sie endgültig im Dünndarm resorbiert werden (Hirakawa 2001).

Abschliessende Bemerkungen

Das Thema Kotfressen ist ein interessantes wie auch vielschichtiges Thema, das gerade bei den Hasentieren sehr gut erforscht ist und auf eine lange Forschungsgeschichte zurückblicken kann. Es verbindet zudem verschiedene Disziplinen wie Anatomie, Verhaltensbiologie und Ökologie, denn das Kotfressen ist sowohl ein Teil des Verhaltensrepertoire dieser Tiere, stellt aber auch einen wichtigen Beitrag zum Überleben der Tiere in Notsituationen und nicht zuletzt ist das Zusammenspiel von Mikroorganismen im Verdauungstrakt mit dem Verdauungstrakt der Tiere bemerkenswert, wie auch die ausgeklügelte Bauweise des Verdauungstrakts, welche erst einen geeigneten Lebensraum für die Mikroorganismen schafft. Das Verständnis des Kotfressens stellt ferner einen wichtigen Beitrag zum Verständnis der Ernährung dieser Tiere dar und darf daher in dessen Bedeutung nicht unterschätzt werden.

Schrifttum

- Alves, P.C. Hackländer, K. (2008): Lagomorph species: geographical distribution and conservation status, S. 395-405. In: Alves, P.C. Ferrand, N. Hackländer, K. (Hrsg.): Lagomorph Biology. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Angermann, R. (2000): Die Hasentiere, S. 419-465. In: Grzimek, B. (Hrsg.): Grzimeks Tierleben. Band 12, Säugetiere 3. Weltbild, Augsburg.
- Bautista, A. Martínez-Gómez, M. Hudson, R. (2008): Mother-young and within-litter relations in the European rabbit *Oryctolagus cuniculus*, S. 211-223. In: Alves, P.C. Ferrand, N. Hackländer, K. (Hrsg.): Lagomorph Biology. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Björnhag, G. (1972): Separation and delay of contents in the rabbit colon. *Swedish Journal of Agricultural Research* 2: 125-136.
- Björnhag, G. (1981): The retrograde transport of fluid in the proximal colon of rabbits. *Swedish Journal of Agricultural Research* 11: 63-69.
- Björnhag, G. (1994): Adaptions in the large intestine allowing small animals to eat fibrous foods, S. 287-309. In: Chievers, D.T. Langer, P. (Hrsg.): The digestive system in mammals. Food, form and function. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bookhout, T.A. (1959): Reingestion by the snowshoe hare. *Journal of Mammalogy* 40(2): 250.
- Carabaño, R. Piquer, J. (1998): The digestive system of the rabbit, S. 1-16. In: de Blas, C. Wiseman, J. (Hrsg.): The nutrition of the rabbit. CAB International.
- Demaux, G. Gallouin, F. Guemon, L. Papantonakis, C. (1980): Effets de la privation prolonguée du comportement de la caecotrophie chez le lapin. *Reproduction Nutrition Développement* 20(5 B): 1651-1659.
- Dexter, R.W. (1959): Another record of coprophagy by the cottontail. *Journal of Mammalogy* 40(2): 250-251.
- Ebino, K.Y. Shutoh, Y. Takahashi, W. (1993): Coprophagy in rabbits: autoingestion of hart feces. *Experimental Animals* 42: 611-613. [nicht gesehen, zitiert in Hirakawa 2001]
- Eckert, R. (2002): Tierphysiologie. Thieme, Stuttgart.
- Eden, A. (1940): Coprophagy in the rabbit: origin of the 'night' faeces. *Nature* 145: 628-629.
- von Engelhardt, W. Breves, G. (2005): Physiologie der Haustiere. Enke, Stuttgart.

- Gallouin, F. Demaux, G. Le Bars, H. (1979): Déterminisme de la dualité de l'excrétion fécale chez le lapin : effets de l'ablation totale du côlon proximal. *Annales de Biologie Animale, Biochimie et Biophysique* 19(3 B): 975-981.
- Geis, A.D. (1957): Coprophagy in the cottontail rabbit. *Journal of Mammalogy* 38(1): 136.
- Gidenne, T. Lebas, F. (2006): Feeding behaviour in rabbits, S. 179-194. In: Bels, V. (Hrsg.) *Feeding in domestic vertebrates: from structure to behaviour*. CABI Publishing, Oxfordshire.
- Griffiths, M. Davies, D. (1963): The role of the soft pellets in the production of lactic acid in the rabbit stomach. *Journal of Nutrition* 80: 171-180.
- Haga, R. (1960): Observations on the ecology of the Japanese pika. *Journal of Mammalogy* 41(2): 200-212.
- Hamilton, W.J. (1955): Coprophagy in the swamp rabbit. *Journal of Mammalogy* 36(2): 303-304.
- Harris, L.J. Constable, B.J. Howard, A.N. A. Leader (1956): Vitamin C economy of rabbits. *British Journal of Nutrition* 10: 373-382.
- Herndon, J.F. Hove, E.L. (1955): Surgical removal of the cecum and its effect on digestion and growth in rabbits. *Journal of Nutrition* 57(2): 261-270.
- Hirakawa, H. (1994): Coprophagy in the Japanese hare (*Lepus brachyurus*): reingestion of of all the hard and soft faeces during the daytime stay in the form. *Journal of Zoology* 232: 447-456.
- Hirakawa, H. (1996): Hard faeces reingestion in the Mountain hare *Lepus timidus*. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 61: 379-381.
- Hirakawa, H. (2001): Coprophagy in leporids and other mammalian herbivores. *Mammalian Review* 31: 61-80.
- Hirakawa, H. (2002): Supplement: coprophagy in leporids and other mammalian herbivores. *Mammalian Review* 32: 150-152.
- Hoffmann, R.S. Smith, A.T. (2005): Order Lagomorpha, S. 185-211. In: Wilson, D.E. Reeder, D.M. (Hrsg.): *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. 3. Aufl. The John Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Hörnigke, H. Batsch, F. (1977): Coecotrophy in rabbits - a circadian function. *Journal of Mammalogy* 58(2): 240-242.
- Kenagy, G.J. Veloso, C. Bozinovic, F. (1999): Daily rhythms of food intake and feces reingestion in the degu, an herbivorous Chilean rodent: optimizing digestion through coprophagy. *Physiological and Biochemical Zoology* 72(1): 78-86.
- Kenagy, G.J. Hoyt, D.F. 1980. Reingestion of feces in rodents and its daily rhythmicity. *Oecologia* 44: 403-409.
- Kirkpatrick, C.M.(1956): Coprophagy in the cottontail. *Journal of Mammalogy* 37(2): 300.
- Kulwich, R. Struglia, L. Pearson, P.B. (1953): The effect of coprophagy on the excretion of B vitamins by the rabbit. *Journal of Nutrition* 49(4): 639-645.
- Langer, P. (2002): The digestive tract and life history of small mammals. *Mammal Review* 32: 107-131.
- Lechleitner, R.R. (1957): Reingestion in the black-tailed jack rabbit. *Journal of Mammalogy* 38(4): 481-485.
- Matzuzawa, T. Nakata, M. Tsushima, M. (1981): Feeding and excretion in the Afghan pika (*Ochotona rufescens*), a new laboratory animal. *Laboratory Animals* 15: 319-322.

- Madsen, H. (1939): Does the rabbit chew the cud? *Nature* 143: 981-982.
- McBee, R.H. (1971): Significance of intestinal microflora in herbivory. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 2: 165-176.
- Olcese, O. Pearson, P.B. Schweigert, B.S. (1948): The synthesis of certain B vitamins by the rabbit. *Journal of Nutrition* 35(5): 577-590.
- Orengo, J. Gidenne, T. (2005): Comportement alimentaire et caecotrophie chez le lapereau avant sevrage. S. 1-4. In: Bolet, G. (Hrsg.): 11ème Journées de la Recherche Cunicole, 29-30. nov. Paris.
- Orengo, J. Gidenne, T. (2007): Feeding behaviour and caecotrophy in the young rabbit before weaning: An approach by analysing the digestive contents. *Applied Animal Behaviour Science* 102: 106-118.
- Penzlin, H. (2005): *Lehrbuch der Tierphysiologie*. 7. Aufl. Spektrum Akademischer Verlag, München.
- Puschmann, W. (2004): *Zootierhaltung. Tiere in menschlicher Obhut. Säugetiere*. 4. Aufl. Harri Deutsch, Frankfurt.
- Rosin, A.V. Gilio, N. Meriggi, A. (2008): Introduced lagomorphs as a threat to „native“ lagomorphy: the case of eastern cottontail (*Sylvilagus floridanus*) in Northern Italy. S. 153-165. In: Alves, P.C. Ferrand, N. Hackländer, K. (Hrsg.): *Lagomorph Biology*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Sakaguchi, E. (2003): Digestive strategies of small hindgut fermenters. *Animal Science Journal* 74: 327-337.
- Schmidt-Nielsen, K. (1999): *Physiologie der Tiere*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Setzer, D. Hoy, S. (2003): Wie oft säugen Häsinnen ihre Jungen? *Spiegel der Forschung* 20(1/2): 84-91.
- Smith, A.T. (2008): The world of pikas. S. 89-102. In: Alves, P.C. Ferrand, N. Hackländer, K. (Hrsg.): *Lagomorph Biology*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Southern, H.N. (1940): Coprophagy in the wild rabbit. *Nature* 145: 262.
- Southern, H.N. (1942): Periodicity of refection in the wild rabbit. *Nature* 149: 553-554.
- Stott, P. (2008): Comparisons of digestive function between the European hare (*Lepus europaeus*) and the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*): Mastication, gut passage, and digestibility. *Mammalian Biology* 73: 276-286.
- Thacker, E.J. Brandt, C.S. (1955): Coprophagy in the rabbit. *Journal of Nutrition* 55(3): 375-385.
- Watson, J.S. (1954): Reingestion in the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). *Proceedings of the zoological Society of London* 124: 615-624.

Danksagung

Mein Dank gilt Blasius Puchala und Christina Scholz für ihre Anregungen zu diesem Thema und Andreas Rühle (www.kaninchen-wuerden-wiese-kaufen.de) für die Unterstützung beim Feinschliff.

Bildnachweis

Bild 1	David Küpfer, Hauskaninchen im Gras.
Bild 2	Sevenstar, http://commons.wikimedia.org/wiki/User:Sevenstar/gallery Amerikanischer Pfeifhase in den Kanadischen Rocky Mountains. Lizenz: Gemeinfrei.
Bild 3	William R. James, U.S. Fish and Wildlife Service http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Eastern_cotton_tail_in_grass.jpg Florida-Waldkaninchen (<i>Sylvilagus floridanus</i>). Lizenz: Gemeinfrei.
Bild 4	Andrew Easton, http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Mountain_Hare_Scotland.jpg Schneehase (<i>Lepus timidus</i>), Findhorn Valley, Schottland, Mai 2004. Lizenz: Gemeinfrei.
Bild 5	David Küpfer, Verdauungstrakt gezeichnet nach Gidenne & Lebas (2006).
Bild 6	Andreas Rühle, Vergleich zwischen Blinddarm- und Hartkot.
Bild 7	Andreas Rühle, Jungkaninchen frisst Habichtskrautblüte.
Bild 8a, b	David Küpfer, Grimmdarm Trennungsmechanismus nach Vorlage von Sakaguchi (2003).

Lizenzbedingungen und Urheberrecht



Die PDF-Version dieses Artikels (welche unter <http://www.degupedia.de> erhältlich ist) ist unter einer Creative-Commons Lizenz lizenziert. Sie darf für nicht kommerzielle Zwecke in unbearbeiteter und vollständiger Form frei kopiert und weiterverbreitet werden. Weitere Informationen zu den Lizenzbestimmungen sind verfügbar unter: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/>

Für eine kommerzielle Nutzung, die Verarbeitung, Verwendung für eigene Zwecke dieses Textes oder auch nur Ausschnitten davon bedarf es einer schriftlichen Erlaubnis des Autors.

Über das Degupedia Magazin

Das Degupedia Magazin ist eine unregelmäßig erscheinende, frei zugängliche Publikation von Degupedia.de. Im Rahmen des Degupedia Magazins sollen qualitativ hochwertige Fachartikel zum Thema Kleinsäuger, Ökologie und Tierernährung veröffentlicht werden.

Herausgegeben wird die Publikation von David Küpfer, Schweiz (info@octodons.ch).

Version: 1. Auflage 9. November 2011