

Aus dem
Institut für Tieranatomie
der Tierärztlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München
Lehrstuhl für Tieranatomie I, insbesondere Systematische
und Topographisch-klinische Anatomie
Vorstand Prof. Dr. Dr. h.c. mult. H.-G. Liebich
Arbeit angefertigt unter der Leitung von Priv.-Doz. Dr. J. Maierl

Energiesparmechanismen und
Stoßdämpferfunktionen am Bewegungsapparat
des Pferdes
Eine Literaturrecherche

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde
der Tierärztlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von
Sandra Ziermann
aus
München

München 2006

Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen Fakultät der
Ludwig-Maximilians-Universität München

Dekan: Univ.-Prof. Dr. E. P. Märtlbauer

Berichterstatter: Priv.-Doz. Dr. J. Maierl

Korreferentin: Priv.-Doz. Dr. B. Wollanke

Tag der Promotion: 10. Februar 2006

*Meinen Eltern und den Pferden
gewidmet*

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
2	Anatomie und Physiologie	3
2.1	Muskeln	3
2.2	Sehnen	9
2.3	Muskel-Sehnen-Einheiten fungieren als Stoßdämpfer und Sprungfedern ...	21
2.4	Bänder	31
2.4.1	Gelenkbänder	31
2.4.2	Die Bänder des Fesseltrageapparats	31
2.4.3	Nackenband.....	33
2.5	Rumpf	34
2.5.1	Die Knochenstrukturen der Wirbelsäule.....	34
2.5.2	Die Bänder der Wirbelsäule	35
2.5.3	Die Muskulatur der Wirbelsäule	35
3	Biomechanik	38
3.1	Ganganalyse.....	38
3.2	Elastische Mechanismen	45
3.3	Schwingungs- und Pendelmechanismen	49
3.4	Gelenkmomente	56
3.5	Gelenkschmierung.....	56
4	Biomechanik einzelner Abschnitte des Pferdekörpers	58
4.1	Biomechanik des Rumpfes	58
4.1.1	Statik des Rumpfes.....	58
4.1.2	Dynamik des Rumpfes.....	61
4.1.3	Der Rücken als Sprungfeder.....	71
4.1.4	Bedeutung der Biomechanik des Rückens für die Reiterei	74
4.2	Biomechanik der Schultergliedmaße	79
4.2.1	Statik der Schultergliedmaße	80
4.2.2	Dynamik der Schultergliedmaße	81
4.3	Biomechanik der Beckengliedmaße.....	87

4.3.1	Statik der Beckengliedmaße	88
4.3.2	Dynamik der Beckengliedmaße	91
4.4	Biomechanik des Hufes.....	92
5	Ökonomie der Gangarten und Gangartenwechsel	97
6	Diskussion.....	106
7	Zusammenfassung.....	109
8	Summary.....	111
9	Literaturverzeichnis	113
	Danksagung.....	121

Alle anatomischen Termini wurden gemäß der 5. Auflage der Nomina Anatomica Veterinaria (2005) verwendet.

Abkürzungsverzeichnis

BED	Bewegungseinheitsdauer
BW	Brustwirbel
COMP	Cartilage oligometric matrix protein
ECR	M. extensor carpi radialis
EDC	M. extensor digitalis communis
EOTS	energetically optimal transition speed
FTG	fast-twitch-glycolytic, Typ II A-Fasern
FTO	fast-twitch-oxidative, Typ II B-Fasern
g	Erdbeschleunigung
GAG	Glykosaminoglykane
L, l	Länge, Beinlänge
LW	Lendenwirbel
MPa	Megapascal
ms	Millisekunden
OBS	Oberflächliche Beugesehne (M. flexor digitalis superficialis)
PZM	point of zero moment (Momentennullpunkt)
s	Strecke
sec	Sekunden
STO	slow-twitch-oxidative, Typ I-Fasern
t	Eigenschwingzeit
TBS	Tiefe Beugesehne (M. flexor digitalis profundus)
Th	Thorakalwirbel
v	Geschwindigkeit

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1 Aufbau Skelettmuskel (aus Scheunert/Trautmann 1987).....	3
Abb. 2 Muskelelastizität (aus Alexander 1988).....	4
Abb. 3 Muskelfedermodell (aus Scheunert/Trautmann 1987)	4
Abb. 4 Muskelfiederung (aus Nickel, Schummer, Seiferle 2001).....	6
Abb. 5 Sehnenaufbau (aus Kastelic 1978)	10
Abb. 6 Crimp Morphologie (aus Patterson-Kane 1998).....	12
Abb. 7 Histologischer Längsschnitt durch eine Sehne eines jüngeren Tieres. Zu sehen ist die offensichtliche Wellenform und überwiegend Typ II-Zellen (Pfeil) (aus Ross und Dyson 2003)	13
Abb. 8 Histologischer Längsschnitt durch eine Sehne eines älteren Tieres. Verringerung des Winkels innerhalb der Wellenform, erhöhte Anzahl der Typ I-Zellen (Pfeil) (aus Ross und Dyson 2003).....	13
Abb. 9 Eigenschaften einer Sehne bei Zugbelastung (aus Stashak 1989).....	14
Abb. 10 Dehnungslinien von Sehnen (aus Alexander 1988)	21
Abb. 11 Schematische Darstellung des M. biceps brachii, Lacertus fibrosus und M. extensor carpi radialis (aus Grönberg 2002).....	26
Abb. 12 Sehnen und Bänder der distalen Gliedmaße (aus Stashak 2002)	32
Abb. 13 Ligamentum nuchae (aus Denoix 2000).....	33
Abb. 14 Dorsale Hals- und Rumpfmuskulatur, Ansicht von dorsal (aus Denoix 2000).....	37
Abb. 15 Bodenreaktionskraft, Beuge- und Streckmoment am Huf (aus Wilson 2001)	42
Abb. 16 Federwirkung des Fesselträgers (aus Hildebrand 2004).....	47
Abb. 17 Kraft-Dehnungsdiagramm von Knochen (aus Hildebrand 2004).....	49
Abb. 18 Pendelmodelle (aus Witte 1995)	50
Abb. 19 Stick figures (aus Witte 1995).....	52
Abb. 20 Bogen-Sehnen-Brücke (aus van Weeren 2004).....	58
Abb. 21 Bogen und Sehne-Konzept (modifiziert nach van Weeren 2004)	59
Abb. 22 Wirbelkontaktflächen (aus Rooney 1969).....	59
Abb. 23 Violinen- und Schützenbogen (aus Hildebrand 2004).....	60

Abb. 24 Rumpfbücke, vordere und hintere Konsole (aus Nickel, Schummer, Seiferle, Band I, 2001).....	60
Abb. 25 Flexion und Extension der Wirbelsäule (aus Denoix 2000).....	63
Abb. 26 Lateralflexion der Wirbelsäule (aus Rooney 1969)	64
Abb. 27 Beuger der Wirbelsäule (aus Denoix 2000)	66
Abb. 28 Bauchgurt (aus Denoix 2000).....	68
Abb. 29 M. serratus ventralis (aus Grönberg 2002).....	70
Abb. 30 Winkelbewegungen verschiedener Wirbel im Galopp (aus Faber 2001)	72
Abb. 31 Momentanpol des Pferderumpfes (aus Witte 1995).....	72
Abb. 32 Biegeschwingungen des Pferderumpfes (aus Witte 1995)	73
Abb. 33 Rücken- und Beinfeder-Modell (aus Witte 1995)	74
Abb. 34 Mechanik des Nackenbandes (aus Denoix 2000).....	75
Abb. 35 Die Muskelketten (aus Denoix 2000)	76
Abb. 36 Versammlung (aus Denoix 2000).....	77
Abb. 37 Halteapparat am Vorderbein und am Hinterbein (aus Gray 1997).....	89
Abb. 38 System der Stabilisierung und Gleichschaltung von Knie- und Sprunggelenk (aus Denoix 2000).....	90
Abb. 39 Einwirkung des Körpergewichts auf den Huf (aus Ruthe 1997).....	94
Abb. 40 Formveränderungen der Hornkapsel beim Hufmechanismus (aus Ruthe 1997).....	95
Abb. 41 Energetik der Fortbewegung in Schritt-Trab-Galopp (aus Hildebrand 2004).....	101

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1 Fläche und Distanz der Tiefen Beugesehne (TBS) in drei Ebenen in gestreckter und gebeugter Position (aus Ersoy 2005).....	16
Tabelle 2 Fläche und Distanz der Oberflächlichen Beugesehne (OBS) in drei Ebenen in gestreckter und gebeugter Position (nach Ersoy 2005).....	17
Tabelle 3 Schultergürtelmuskeln und ihre biomechanischen Funktionen (aus Roberts 2002)	30

1 Einleitung

Das Pferd ist ein hochentwickeltes Lauftier. Von seiner Natur her ein Steppen- und Fluchttier, hat sich sein Bewegungsapparat optimal den Gegebenheiten karger, ungeschützter Landschaft angepasst.

Als Pflanzenfresser muss es täglich weite Strecken bei der Nahrungssuche zurücklegen und tut dies bisweilen in sehr langsamem Tempo beim Grasens, bisweilen jedoch auch im Trab oder Galopp. Es hat dabei ein großes Gewicht zu tragen, an dem seine Eingeweide einen beträchtlichen Anteil haben.

Bedingt durch die ständige Bedrohung durch Raubtiere verbringt es die meiste Zeit des Ruhens im Stehen. Im Falle der Flucht kann es sehr schnell hohe Geschwindigkeiten erreichen.

In der kurzen Zeit seit seiner Domestizierung hat sich an diesen Eigenschaften nichts geändert.

Heutzutage wird das Pferd hauptsächlich zu sportlichen Zwecken oder als Freizeitpartner gehalten. Die Menschen machen sich seine Ausdauer und Sprintereigenschaften zunutze, ebenso wie die Eignung zum Reittier, da es fähig ist, zusätzliches Gewicht zu tragen.

Über die genauen Mechanismen, die das Pferd zu solch einem hochspezialisierten Lauftier machen, wird mit zunehmender Intensität geforscht. Dies spiegelt sich in zahlreichen Publikationen wider.

Vereinzelt haben sich in einigen Universitäten Arbeitsgruppen gebildet, die sich der Biomechanik des Pferdes widmen und in den letzten Jahren vermehrt Studien darüber veröffentlicht haben.

Das Pferd besitzt einige Einrichtungen, die eine stoßdämpfende Funktion übernehmen. Hierzu zählen zum Beispiel der Huf, die starke Winkelung in mehreren Gelenken, die langen Sehnen, die Bandkonstruktionen an den Gliedmaßen und die synsarkotische Schulteraufhängung.

Die Energiesparmechanismen sind eng mit den Stoßdämpferfunktionen verwandt, weshalb diese beiden Themenbereiche der Biomechanik zusammen behandelt werden. Sie beruhen oftmals auf den gleichen Eigenschaften der Gewebe.

Die langen Sehnen der Pferde sind optimale Speicher elastischer Energie. Viele Muskeln sind stark mit sehnigem Gewebe durchzogen, speichern so ebenfalls

Energie, werden aber auch als kontraktile Spannbänder eingesetzt, die mit wenig Energieaufwand haltende Funktionen ausüben.

Das Pferd besitzt auch sowohl an der Hinter- wie auch an der Vordergliedmaße passive Haltemechanismen, die von Bändern gebildet werden, die keine metabolische Energie verbrauchen.

Die langen Gliedmaßen der Pferde ermöglichen es ihnen, energetisch günstige Pendelschwingungen auszunutzen, die die Beinpendel durch ihre Länge anbieten.

Eine weitere Energiesparmaßnahme liegt in der Fähigkeit der Pferde, immer die ökonomischste Gangart für die jeweilige Geschwindigkeit zu wählen. Des weiteren kann der Rücken relativ viel Energie speichern, wenn er im Galopp durch die gegensinnige Beinstellung abwechselnd in Flexion und Extension gerät.

Diese Dissertation soll nun eine zusammenfassende Übersicht speziell über die Erkenntnisse in den Bereichen Energiesparmechanismen und Stoßdämpfung bei Pferden liefern.

2 Anatomie und Physiologie

2.1 Muskeln

Muskeln bestehen aus Muskelfasern, die entweder so lang sind wie der Muskel oder kürzer, und sich dann aneinander reihen. Die Querstreifung von Skelettmuskeln rührt von Querbändern her, die in den Muskelfasern enthalten sind (Hildebrand und Goslow, 2004). Jede Muskelfaser ist aus Myofibrillen zusammengesetzt. Myofibrillen bestehen aus dicken Filamenten (Myosin) und dünnen Filamenten (Actin, Tropomyosin und Troponin). Es kommt zu einer Kontraktion, wenn die Myosinköpfe an das Actin binden und ihre Konformation so ändern, dass die dicken und dünnen Filamente aneinander vorbeigleiten. Die kontraktile Einheit eines Skelettmuskels wird Sarkomer genannt (Hildebrand und Goslow, 2004).

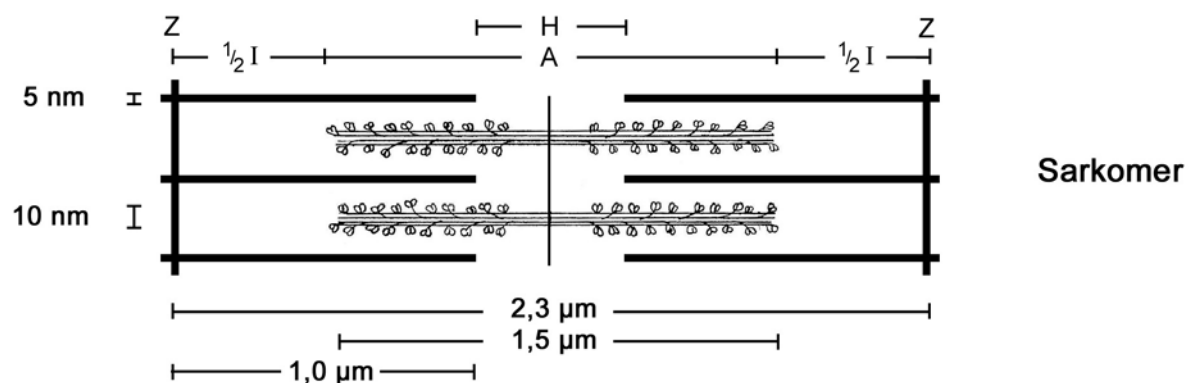


Abb. 1 Aufbau Skelettmuskel (aus Scheunert/Trautmann 1987)

Die Myosinfilamente sind in beiden Sarkomerhälften, an jedem Ende, mit der benachbarten Z-Linie über Titin-Moleküle verbunden. Durch die elastische Eigenschaft dieses Riesenproteins werden die Myosinfilamente im ruhenden Muskel exakt in der Sarkomer-Mitte ausgerichtet (Penzlin, 2005).

Ein Muskel hat elastische und plastische Eigenschaften; elastische Elemente bringen wenig Dämpfung, viskös-plastische Elemente bringen starke Dämpfung. Beide Arten sind in Serie sowie parallel geschaltet.

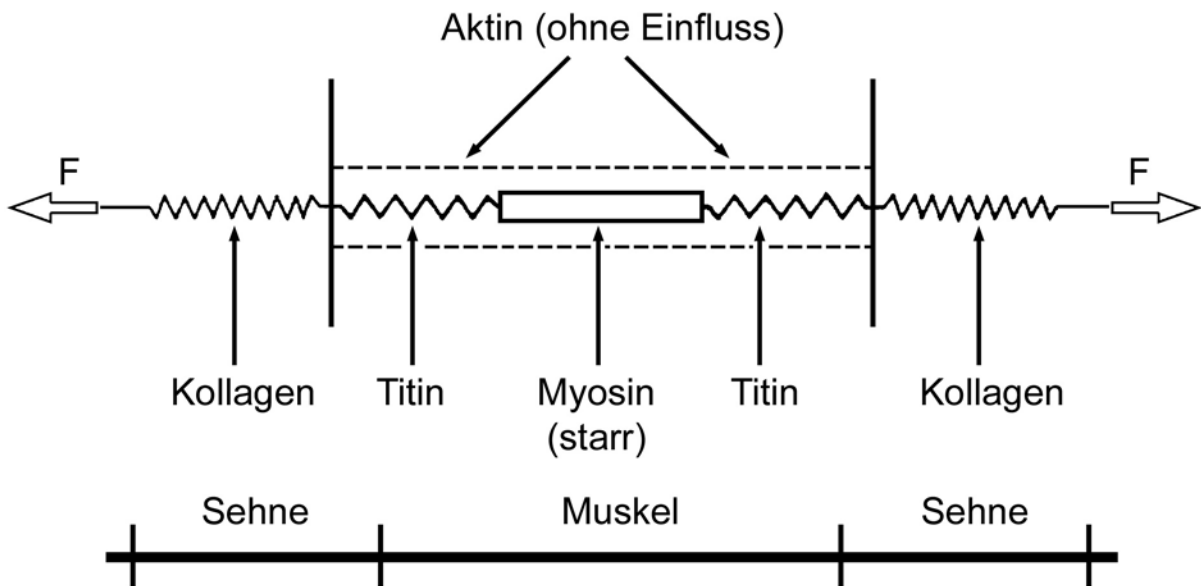


Abb. 2 Muskelelastizität (aus Alexander 1988)

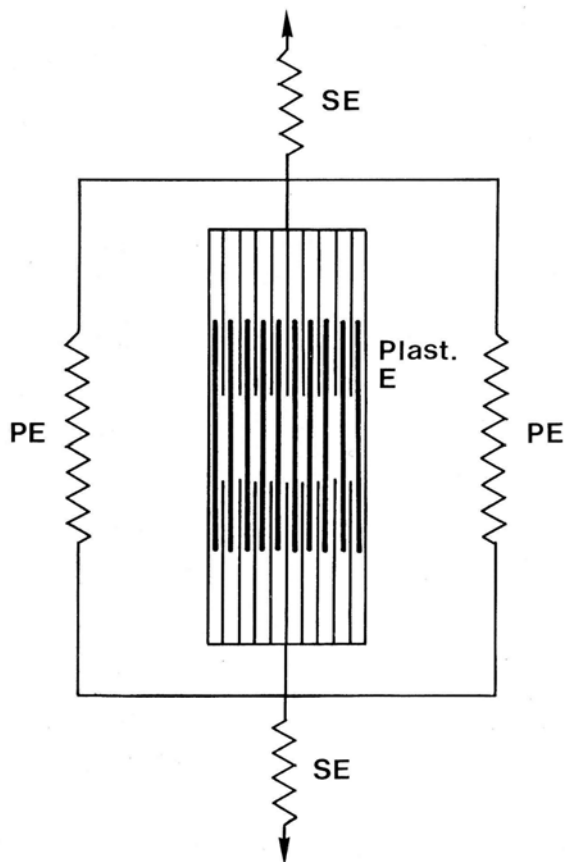


Abb. 3 Muskelfedermodell (aus Scheunert/Trautmann 1987)

PE: parallelelastische Elemente, SE: serienelastische Elemente

Der größte Teil der Gesamtelastizität ist auf parallel-elastische Elemente zurückzuführen. Dazu gehören die Muskelfaszien, das Bindegewebe zwischen den Muskelfasern sowie die Membransysteme innerhalb der Muskelfasern. Ein geringer Anteil beruht auf der Elastizität der Sehnen, oder den Z-Scheiben und Titin-Molekülen (Serienelastizität). Bei der Dehnung wird eine Rückstellkraft aufgebaut. Dabei entsteht ein Arbeitsverlust durch innere Reibung (Penzlin, 2005; Engelhardt von und Breves, 2005; Scheunert und Trautmann, 1987).

Experimente von Alexander (1999) an isolierten Muskelfasern und Muskelfaserbündeln, die elektrisch stimuliert wurden, brachten folgende Ergebnisse: Wenn ein Muskel auf konstanter Länge gehalten wird, dann übt er die isometrische Kraft F_{iso} aus; wenn er sich verkürzen kann, dann bringt er weniger Kraft auf, und bei seiner maximalen Verkürzungsgeschwindigkeit wird gar keine Kraft mehr erzeugt. Die Kontraktion ist isotonisch, wenn sich der Muskel bei gleichbleibender Kraftentwicklung gegen einen konstanten Widerstand verkürzt.

Wird ein Muskel passiv gedehnt, wie es beim Pferd in der Fortbewegung geschieht, übt er eine größere Kraft aus, bis zum 1,8-fachen der isometrischen Kraft. Außerdem nimmt er dabei Energie auf, seine Leistung ist negativ (Alexander, 1999; Hildebrand und Goslow, 2004).

Leistung = $F \times V$ = Kraft x Verkürzungsgeschwindigkeit

= 0, wenn $V = 0$ oder V_{max}

= maximal bei einem mittleren Wert von $0,3 V_{max}$

Der metabolische Energieverbrauch wird bestimmt durch O_2 -Verbrauch, Wärmeproduktion oder ATP-Verbrauch während der Verkürzung (Alexander, 1999).

Messungen ergaben:

Wenn die Muskellänge während der Stimulation konstant gehalten wird (isometrische Kontraktion), so ist die metabolische Rate ca. $0,07 F_{iso} \times V_{max}$;

wenn er sich dabei verkürzen kann, ist die metabolische Rate höher, weil Arbeit verrichtet wird;

wird er langsam passiv gedehnt, ist die metabolische Rate niedriger, sie steigt aber, wenn der Muskel schnell gedehnt wird. Beim Pferd herrscht vorwiegend eine langsame passive Dehnung der Muskeln beim Laufen vor, was die niedrigstmögliche metabolische Rate zur Folge hat.

Die Effizienz definiert sich durch die Leistung pro metabolische Rate. Anhand des ATP-Verbrauchs liegt die größte Effizienz bei 0,45 bei einer Verkürzungsgeschwindigkeit von $0,2 V_{\max}$.

Da ATP jedoch nur mit einer Effizienz von 0,5 im Stoffwechsel gebildet wird, reduziert sich die Gesamteffizienz auf 0,2 - 0,25. Dies stimmt auch mit den Ergebnissen von ergometrischen Messungen an Radfahrern über den O_2 -Verbrauch überein.

Einige Muskeln sind von kompliziert verzweigten Sehnenblättern durchzogen, die eine starke Fiederung des Muskels bewirken. Durch die Fiederung wird die Zahl der Muskelfasern wesentlich erhöht, wodurch auch die Muskelkraft zunimmt. Diese ist proportional zum physiologischen Querschnitt, bei dem alle Muskelfasern senkrecht zu ihrer Längsachse durchschnitten werden. Beim gefiederten Muskel ist dieser Querschnitt viel größer als der anatomische Querschnitt, bei dem der Muskel an der dicksten Stelle quer durchtrennt wird.

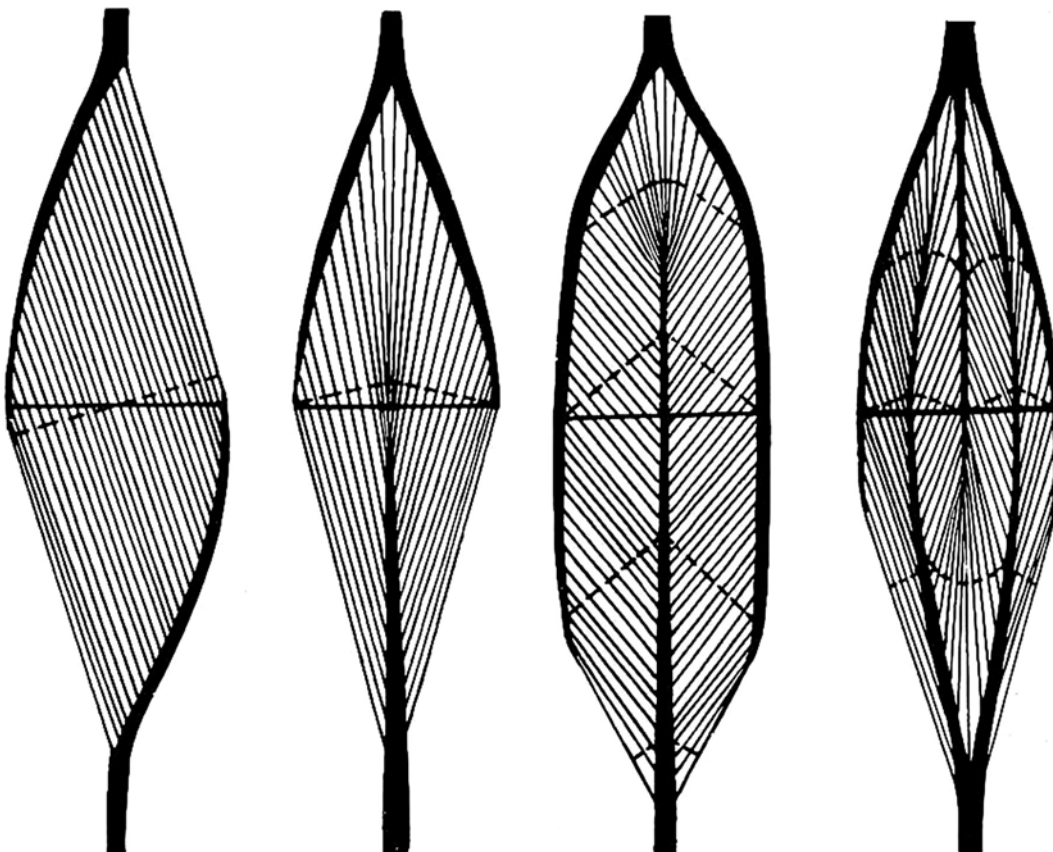


Abb. 4 Muskelfiederung (aus Nickel, Schummer, Seiferle 2001)

Je stärker die Fiederung eines Muskels, umso größer ist die Hubkraft (bei abnehmender Hubhöhe) und somit die Eignung zur Dauerkontraktion, beispielsweise für eine gute Fixation der Gelenke (Seiferle und Frewein, 2001b).

Gefiederte Muskeln können als elastische Spanner wirken, als statische Organe, die für längere Dauer Arbeit in gleichmäßiger Spannung und Dehnung leisten (Bürger, 1959).

So hält im Ruhezustand zum Beispiel der M. infraspinatus als „kontraktiler Spannband“ der Schwerkraft das Gleichgewicht. Solche Muskeln werden als Haltemuskeln bezeichnet (Seiferle und Frewein, 2001b).

Typische Haltemuskeln sind auch in den distalen Beinabschnitten zu finden. Dort besitzen die kurzfasrigen, gefiederten Muskeln zusätzlich noch sehr lange Sehnen, die zusammen der Gravitation entgegenwirken. Muskeln, die vermehrt für die Arbeitsverrichtung zuständig sind, haben lange, parallele Muskelfasern (Payne et al., 2005).

Für den Energieverbrauch bedeutsam ist die Tatsache, dass kurze Muskelfasern genauso viel Kraft aufbringen können wie lange, dabei aber weniger Energie verbrauchen. Die Hubhöhe ist jedoch geringer.

Für positive und negative Arbeit bei schneller Beschleunigung, Abbremsen und Springen werden dagegen lange Muskeln mit langen Fasern benötigt (Alexander, 1988).

Muskeln mit langen Fasern und kurzen Sehnen haben die größte Elastizität in den Muskelfasern, und umgekehrt. So speichert ein Muskel mit langen Fasern die meiste Energie in eben diesen, ein Muskel mit längerer Sehne und kurzen Muskelfasern die meiste Energie in der Sehne (Alexander 1988).

Um Energie einzusparen, sind die Ansätze der Muskeln so gelenknah wie möglich, sodass die Gelenke bei gleicher Verkürzung der Muskeln in einem weiteren Winkel bewegt werden als bei gelenkferner Insertion. Hinzu kommt, dass die distalen Beinsegmente beim Pferd besonders lang sind, wodurch dieser Effekt noch verstärkt wird. Mit einer vergleichsweise geringen Muskelverkürzung wird so ein maximales Ergebnis erzielt (Hildebrand und Goslow, 2004).

Nach Nickel et al. (2001) bedingt diese Art des Ansatzes eine günstigere Raumökonomie (schlankere und beweglichere Körperteile) und die Möglichkeit eines größeren und rascheren Bewegungsausschlags (Wurfhebelwerk).

Experimente von Alexander (1999) an Fischen, aufgrund deren Muskelanatomie man sehr gut weiße und rote Muskelfasern separat untersuchen kann, verdeutlichen, dass bei langsamen Bewegungen die roten, bei schnellen Bewegungen die weißen

Muskelfasern arbeiten. Langsame Muskelfasern haben ihre optimale Leistung bei einer Stimulationsfrequenz von 2 / sec, schnelle bei 6 / sec. Proportional dazu ist die Verkürzungsgeschwindigkeit der verschiedenen Faserarten.

Diese Ergebnisse sind auch auf unsere Haussäugetiere übertragbar, nur sind hier die Muskeln zu unterschiedlichen Anteilen aus schnellen und langsamen Fasern zusammengesetzt. So besitzt ein Muskel beim Pferd langsame Fasern, die sich mit $V_{\max} = 0,3$ Faserlängen / sec zusammenziehen, und schnelle Fasern, die sich mit $V_{\max} = 1,3 - 3,2$ Faserlängen / sec verkürzen (Alexander, 1999).

In jedem quergestreiften Muskel gibt es drei unterschiedlich spezialisierte Fasertypen:

Fasern vom Typ I haben reichlich Muskelfarbstoff, sie sind dadurch rot gefärbt. Ihre Energiebereitstellung und ihre Kontraktion verlaufen langsam, sie arbeiten völlig aerob und ermüden kaum. Sie ermöglichen Distanzpferden gleichmäßige Ausdauerleistungen.

Typ II-A Fasern sind schnelle weiße Fasern, die wenig Muskelfarbstoff enthalten und sehr leicht ermüden. Ihre Arbeitsweise ist überwiegend anaerob. Sie werden bei kurzer, kraftvoller Aktivität eingesetzt, man könnte sie als „Sprinterfasern“ bezeichnen.

Typ II-B Fasern sind ebenfalls hell und arbeiten schnell, sie haben eine besonders hohe oxidative Kapazität und ermüden dadurch weniger leicht als die Typ II-A Fasern. Sie kommen überwiegend bei schneller Arbeit, die länger andauert, zum Einsatz.

Jeder Muskel enthält alle drei Typen von Muskelfasern, die jeweiligen Anteile entscheiden über dessen individuelle Leistungsfähigkeit (Gray, 1997).

Bünger et al. fanden in einer histomorphometrischen Untersuchung über den M. gluteus medius von Warmblutpferden heraus, dass es innerhalb der deutschen Rassen Unterschiede in der Muskelfaserzusammensetzung gibt. Die histochemische Untersuchung von Muskelbiopsaten ergab, dass Trakehner doppelt so viele STO-Fasern (slow-twitch-oxidative, Typ I-Fasern) besitzen wie Westfalen, jedoch am wenigsten FTO- (fast-twitch-oxidative, Typ IIB-Fasern) und FTG-Fasern (fast-twitch-glycolytic, Typ IIA-Fasern). Sie besitzen deshalb ein großes Potenzial für Ausdauerarbeit.

Einen höheren Anteil oxidativer Fasern weisen auch erfolgreiche Distanzpferde auf, sie haben mit 51% STO-Fasern, im Gegensatz zu 13,2% bei Galoppfern, einen signifikant höheren Wert.

Dressurpferde weisen durch ihre ausdauernde Arbeit einen etwas höheren STO-Wert auf als Springpferde, die für die Schnellkraft am Sprung einen höheren FTO-Wert haben, jedoch im Springparcours auch Ausdauer zeigen müssen.

Bei Körungen hat sich gezeigt, dass sowohl in Dressur-, wie auch in Springlinien eine Selektion zugunsten des FTO-Faseranteils erfolgt. Dieser scheint ausschlaggebend für überdurchschnittliche Fähigkeit am Sprung sowie für schwungvolle Gänge mit schnell abfußendem Hinterbein zu sein (Bünger et al., 2002).

2.2 Sehnen

Sehnen verbinden Muskeln mit Knochen und bestehen ebenso wie die Bänder aus straffem fibrösem Bindegewebe.

Die Struktur der Sehnen ist in mehrere Untereinheiten gegliedert. Die Sehnenfasern sind in Bündel zusammengefasst und bestehen mikroskopisch gesehen aus Fibrillen.

Die Bauelemente der Sehnen und Aponeurosen, die gebündelten Sehnenfasern, sind in Richtung des Zuges angeordnet, verlaufen aber nur in kurzen Sehnen exakt parallel. In langen Sehnen bilden sie steile Schraubenwindungen, wodurch der Querschnitt und die Abscherungsfestigkeit erhöht werden. Im Ruhezustand sind sie leicht wellenförmig und dadurch geringgradig elastisch (Kastelic et al., 1978; Seiferle und Frewein, 2001b).

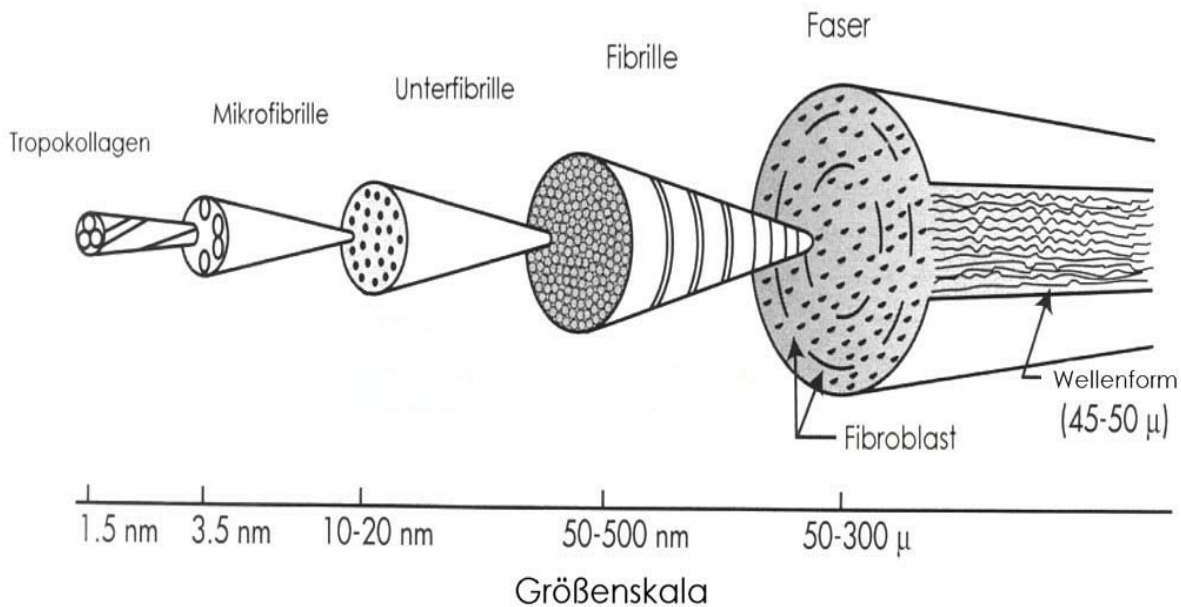


Abb. 5 Sehnenaufbau (aus Kastelic 1978)

Silver et al. (2003) beschreiben die Entwicklung von Sehnen folgendermaßen: Aus schwachem, flüssigkeitsartigem embryonalen Gewebe werden starke, solide und elastische querverbundene Kollagenfasern gebildet, meistens in Form von Faszikeln, die Arbeit verrichten und Energie speichern können.

Vor der Geburt, also vor der ersten Lokomotion, ist die mechanische Antwort der Sehnen auf Belastung ein visköses Gleiten der Kollagenfibrillen. Im Gegensatz dazu wird nach der Geburt, wenn die Lokomotion beginnt, die mechanische Antwort von elastischer Dehnung der querverbundenen Kollagenmoleküle dominiert (Silver et al., 2003).

Die Kollagenfasern der Sehnen sind in eine gelartige Matrix aus Mukopolysacchariden und Wasser eingebettet, die von den Tendinozyten synthetisiert wird. Diese Matrix ermöglicht den Fasern eine hohe Flexibilität und große Belastbarkeit in Zugrichtung. Die Kollagenfibrillen sind zuständig für die Zugfestigkeit der Sehne. Die Präsenz verschiedener Typen Glykosaminoglykane (GAG) differiert mit den verschiedenen funktionalen Anforderungen. Als negativ geladene Makromoleküle bestimmen sie auch den Wassergehalt der Matrix (Batson et al., 2003).

Dehnungen über 8% führen zur Zerreißung der Sehne. Andere Kräfte als die Belastung auf Zug zerstören langfristig die Fasern (Alexander, 1988).

Dies gilt aber nur für sogenannte Zugsehnen. Sie sind mit ihrem straff parallelfaserigen Sehngewebe auf Zugbelastung eingerichtet. In den Regionen, wo

Sehnen über Gelenke, Sesambeine und Knochenvorsprünge ziehen und auf Druck belastet werden, findet sich jedoch faserknorpeliges Sehnengewebe, das den Druck bestens toleriert (Jopp, 2001; Seiferle und Frewein, 2001b; Batson et al., 2003). Sehnen mit faserknorpeligen Einlagerungen werden als Gleitsehnen bezeichnet.

Zugsehnen sind für hohe, ausschließliche Zugbelastungen in einer Richtung geeignet und erfüllen somit die Anforderungen für die Kraftübertragung vom Muskel auf den Knochen.

Im Gegensatz zu Zugsehnen sind die Kollagenfasern in Gleitsehnen netzartig miteinander verflochten. An den druckbelasteten Stellen kommt vor allem Kollagen vom Typ II vor, das spezifisch für Knorpelgewebe und somit ein Indikator für Kompressionsbelastung ist. Der Wassergehalt in der ungeformten Grundsubstanz ist um 50% und der Glykosaminoglykangehalt sogar um das Zehnfache höher als der von Zugsehnen. Der erhöhte Anteil von Aggrecan, einem Proteoglykan, bewirkt eine größere Wasserbindungsfähigkeit und damit eine höhere Widerstandskraft gegen Druck.

Einen Dämpfungsmechanismus stellt der zonale Aufbau von Sehnen dar, die sowohl Abschnitte von Zugsehnen, als auch von Gleitsehnen besitzen. Durch die unterschiedlichen Dehnungs- und Elastizitätseigenschaften der verschiedenen biologischen Zonen wird es vermieden, dass Zug allzu abrupt von der Sehne auf den Knochen übertragen wird (Jopp, 2001).

Ein wesentlicher Parameter für die biomechanische Eigenschaft von Sehnen ist die Zugfestigkeit (F_{\max} / A). Zwischen den Ergebnissen verschiedener Untersucher herrschen jedoch große Diskrepanzen. So sind Werte zwischen 40 und 170 N / mm² ermittelt worden. Eine Erklärung hierfür könnte in fehlenden Angaben über die genaue Lokalisation der untersuchten Sehnenabschnitte sowie ihrer Struktur liegen. In den faserknorpeligen Abschnitten von Sehnen liegt die Zugfestigkeit nämlich deutlich unter den Werten der parallelfaserigen Abschnitte. Jopp (2001) konnte mit ihrer Untersuchung des Fersensehnenstranges des Hundes nachweisen, dass diese Sehnen über ihre Länge unterschiedliche biomechanische Eigenschaften besitzen können.

Die strukturelle Steifigkeit definiert sich aus Belastung vs. Deformationskurve.

Das Elastizitätsmodul (Grad der Materialsteifheit) aus $\text{stress} / \text{strain} = \text{Dehnungsspannung} / \text{Dehnung (Deformation)}$.

Die Dämpfungseigenschaften der Sehnen können leicht mit dem Elastizitätsmodul, das sich aus dem Kraft-Längenänderungs-Diagramm eines Dehnungsversuchs errechnen lässt, dargestellt werden.

Die Ergebnisse zeigen, dass die faserknorpeligen Sehnenabschnitte eine erheblich höhere Elastizität aufweisen (Elastizitätsmodul ist fast um das Fünffache geringer) als die parallelfaserigen Abschnitte. Die faserknorpeligen Abschnitte müssen dazu geeignet sein, Druck- und Scherkräfte, die auf der Sehne lasten, aufzunehmen und nicht weiterzuleiten. Im Gegensatz dazu hat das parallelfaserige Sehngewebe die Aufgabe, Kräfte effizient und direkt zu übertragen, weshalb es nur geringe Elastizität aufweisen darf (Jopp, 2001).

Die Wellenform der longitudinal angeordneten Kollagenfibrillen wird 'Crimp' genannt. Sie kann mit Hilfe von polarisiertem Licht dargestellt werden. (Patterson-Kane et al., 1998). In Abb. 6 ist zu sehen, wie der Crimp-Winkel θ und seine Länge d definiert sind.

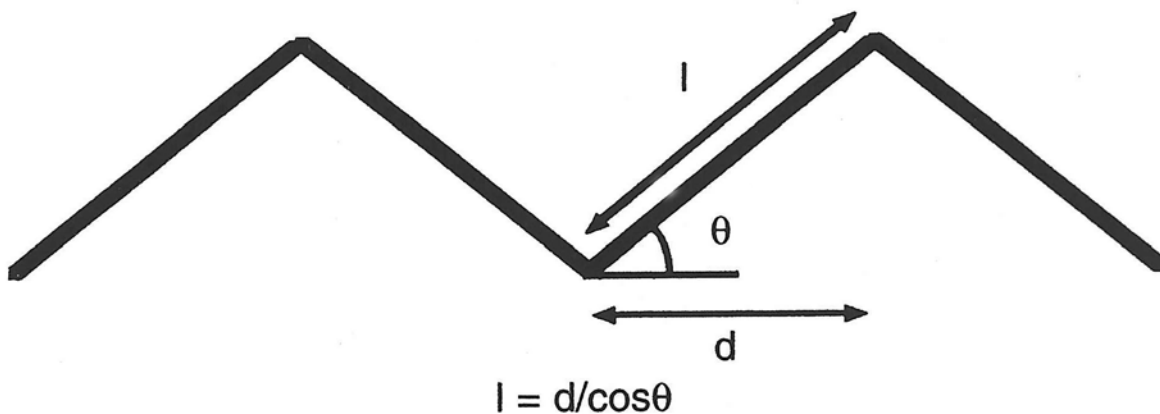


Abb. 6 Crimp Morphologie (aus Patterson-Kane 1998)

d : Crimp-Länge, θ : Crimp-Winkel

Im Laufe des Lebens tritt eine Änderung des Crimp-Winkels θ und der Crimp-Länge d innerhalb der Sehne ein. Für die oberflächliche Beugesehne wurde nachgewiesen, dass bei über 10 Jahre alten, untrainierten Tieren der zentrale Bereich der Sehne einen geringeren Crimp-Winkel θ aufweist als die peripheren Anteile der Sehne.

Bei jungen Vollblütern, die ein 18-monatiges Training absolviert hatten, waren der Crimp-Winkel θ und die Crimp-Länge d in der zentralen Region der oberflächlichen Beugesehne (OBS) signifikant geringer als bei gleichaltrigen untrainierten Pferden.

Die gemessenen Werte ließen sich mit denen zehnjähriger untrainierter Pferde vergleichen.

Außerdem war der Crimp-Winkel θ in der Zentralregion signifikant kleiner als in der peripheren Region der OBS. Galopparbeit bewirkt also Veränderungen der Crimp-Morphologie in der zentralen Region der OBS, die normalerweise erst in fortgeschrittenerem Alter auftreten. Das hat zur Folge, dass die Sehnen leichter geschädigt werden, weil Fibrillenbündel mit einem kleineren Crimp-Winkel θ bei einer geringeren Dehnung verletzt werden als solche mit einem größeren Crimp-Winkel θ (Patterson-Kane et al., 1998).

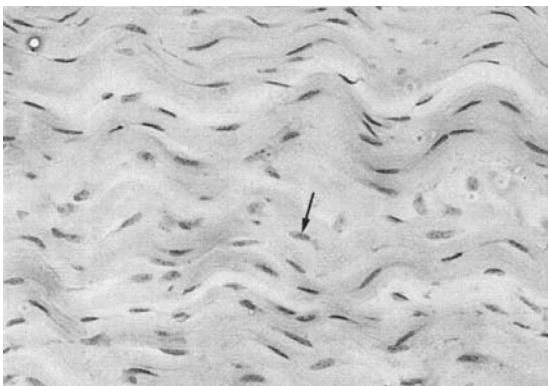


Abb. 7 Histologischer Längsschnitt durch eine Sehne eines jüngeren Tieres. Zu sehen ist die offensichtliche Wellenform und überwiegend Typ II-Zellen (Pfeil) (aus Ross und Dyson 2003)

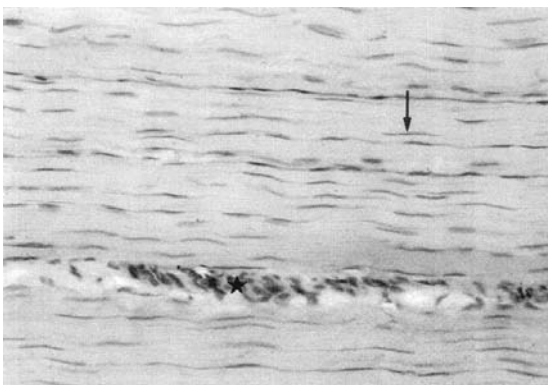


Abb. 8 Histologischer Längsschnitt durch eine Sehne eines älteren Tieres. Verringerung des Winkels innerhalb der Wellenform, erhöhte Anzahl der Typ I-Zellen (Pfeil) (aus Ross und Dyson 2003)

Sehnen zeigen in vivo zuerst eine nicht-lineare Kurve für die Dehnungsspannung, in der sich die Wellenform der Fibrillen glättet. Bei einer Belastung darüber hinaus

werden die geraden Fibrillen gedehnt und es folgt ein linearer elastischer Bereich (s. Abb. 9).

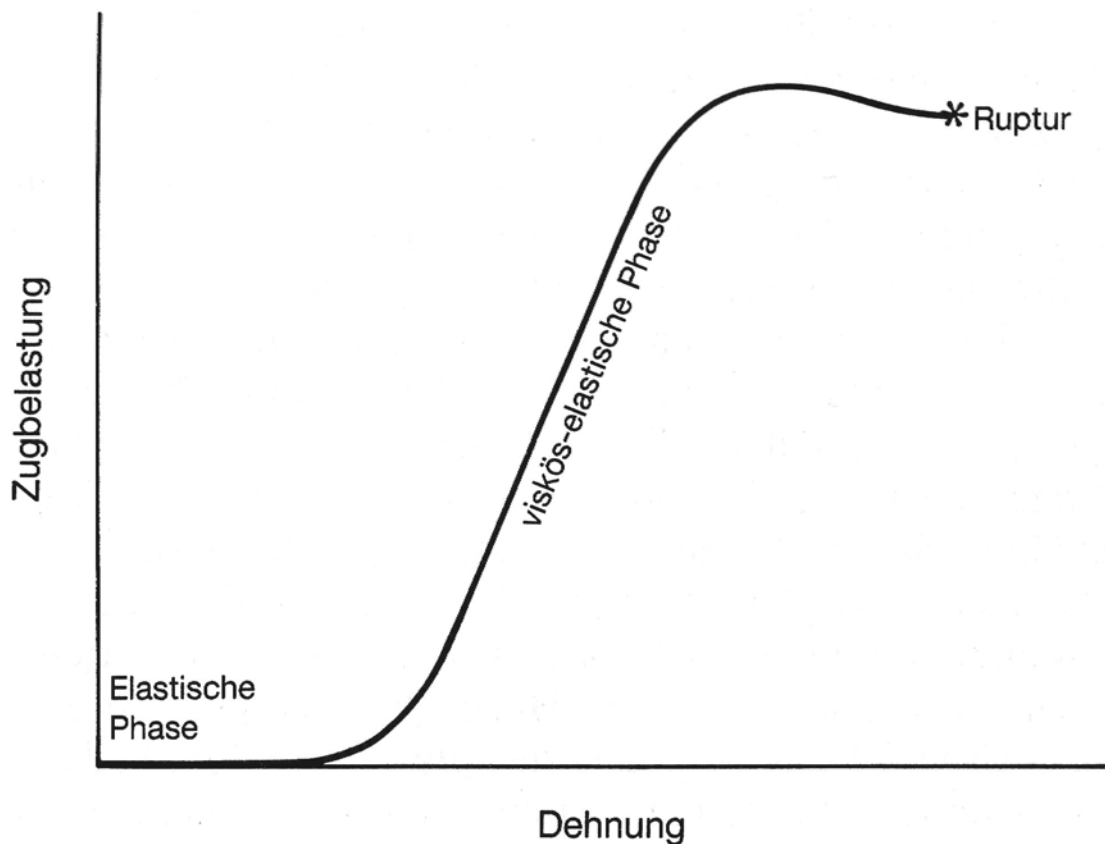


Abb. 9 Eigenschaften einer Sehne bei Zugbelastung (aus Stashak 1989)

Die Ergebnisse legen nahe, dass im Training, beziehungsweise im Alter, eine Kollagenfibrillenermüdung auftritt, induziert durch die schnellen Zyklen hoher Dehnung im Galopp. Die Sehnen sind dadurch prädisponiert für Überbelastungen vor allem in der Zentralregion mit der Folge von Mikrotraumata, die wohl die Ursache für das Abflachen der Wellenform (Crimp) sind (Patterson-Kane et al., 1998).

Des Weiteren wurde in der gleichen Studie eine signifikante Abnahme der Durchmesser der Kollagenfibrillen in der zentralen Region der OBS festgestellt, was auf eine strukturelle Schwächung, also auf Mikrotraumata, hinweist.

Auch die Länge der Crimps in der Zentralregion bei den trainierten Pferden war signifikant geringer und deutet auf Zerreißen der Fibrillenstruktur hin (Patterson-Kane et al., 1998).

Die kürzlich von Ersoy (2005) angefertigte Untersuchung der oberflächlichen und tiefen Beugesehne mittels Magnetresonanztomographie erbrachte neue Erkenntnisse bezüglich ihrer Querschnitte. Die Sehnenquerschnitte wurden in gebeugter und in gestreckter Position des Beins vermessen. Die Lokalisation der Messungen wurde folgendermaßen festgelegt: Mitte des Metakarpus (Zentrum), sowie jeweils 25% proximal, bzw. distal davon.

Die Mittelwerte aller vermessenen Beine unterschieden sich im Vergleich gebeugt – gestreckt teilweise signifikant. Während im proximalen Bereich lediglich eine Abweichung von 3% bei oberflächlicher und tiefer Beugesehne zu verzeichnen war, wurde die Differenz der tiefen Beugesehne im Zentrum hoch signifikant: sie stieg von $0,91 \pm 0,13 \text{ cm}^2$ in gestrecktem Zustand auf $1,55 \pm 0,23 \text{ cm}^2$ im gebeugten Zustand und somit um 71%. Im distalen Bereich betrug die Differenz immerhin noch 23% ($1,57 \pm 0,38 \text{ cm}^2$ in gestreckter und $1,95 \pm 0,49 \text{ cm}^2$ in gebeugter Haltung).

Die oberflächliche Beugesehne hatte dagegen ihre größte Zunahme im distalen Bereich: Ihr Querschnitt nahm von $1,09 \pm 0,35 \text{ cm}^2$ auf $1,53 \pm 0,35 \text{ cm}^2$ in gebeugtem Zustand zu, was einer Differenz von 40% entspricht. Im Zentrum betrug der Zuwachs 29% ($0,90 \pm 0,34 \text{ cm}^2$ auf $1,16 \pm 0,39 \text{ cm}^2$ in der Beugestellung).

Die Sehnen „schieben“ sich also in gebeugtem Zustand sehr stark zusammen, während sie in gestreckter Haltung deutlich im Querschnitt abnehmen (Ersoy, 2005).



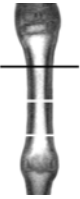
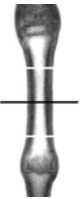
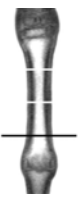
Mittelwerte TBS		Anatomische Position	Gebeugte Position		
					
Proximal 25% 	Fläche [cm ²]	1,05 ± 0,18	1,02 ± 0,18	3% ↓	n.s.
	Distanz [mm]	14,00 ± 1,50	13,69 ± 1,14	3% ↓	n.s.
Zentral 50% 	Fläche [cm ²]	0,91 ± 0,13	1,55 ± 0,23	71% ↑	p < 0,001
	Distanz [mm]	11,37 ± 1,20	17,50 ± 1,32	53% ↑	p < 0,001
Distal 25% 	Fläche [cm ²]	1,57 ± 0,38	1,95 ± 0,49	23% ↑	p < 0,001
	Distanz [mm]	18,00 ± 2,00	26,81 ± 2,14	48% ↑	p < 0,001

Tabelle 1 Fläche und Distanz der Tiefen Beugesehne (TBS) in drei Ebenen in gestreckter und gebeugter Position (aus Ersoy 2005)


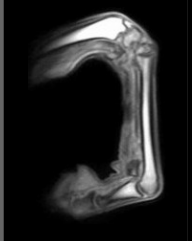
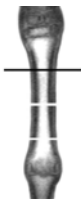
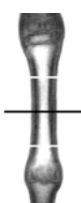

Mittelwerte OBS		Anatomische Position	Gebeugte Position		
					
Proximal 25% 	Fläche [cm ²]	0,91 ± 0,33	0,94 ± 0,34	3% ↑	n.s.
	Distanz [mm]	15,25 ± 2,67	17,44 ± 2,80	14% ↑	p < 0,001
Zentral 50% 	Fläche [cm ²]	0,90 ± 0,34	1,16 ± 0,39	29% ↑	p < 0,001
	Distanz [mm]	17,87 ± 2,85	21,75 ± 2,35	21% ↑	p < 0,001
Distal 25% 	Fläche [cm ²]	1,09 ± 0,35	1,53 ± 0,35	40% ↑	p < 0,001
	Distanz [mm]	24,00 ± 2,76	33,69 ± 2,49	40% ↑	p < 0,001

Tabelle 2 Fläche und Distanz der Oberflächlichen Beugesehne (OBS) in drei Ebenen in gestreckter und gebeugter Position (nach Ersoy 2005)

Sehnen haben eine große Zugfestigkeit, sind aber wenig elastisch. Die gewellte Molekülstruktur glättet sich bereits bei geringer Dehnung (3%) und reißt bei größerer

Beanspruchung (Gray, 1997). Die Werte für die Längenzunahme, bei der die erste Schädigung eintritt, unterscheiden sich in der Literatur zum Teil erheblich.

Es wird von einer physiologischen Verlängerung der Sehnen bei Belastung um 8-10% gesprochen. Eine Verlängerung um 12-21% führt zu ersten Rupturen einzelner Faserbündel (Evans und Barnebel, 1975; Stashak, 1989; Wilson und Goodship, 1990).

Dagegen wird von einer Dehnung der oberflächlichen Beugesehne um 16% im Galopp ohne Schädigung gesprochen (Stephens et al., 1989).

Nach Webbon (1978) überschreitet die physiologische Aktivität der Sehnen nie den elastischen Bereich.

Die Grenze zwischen dem elastischen Bereich und dem Bereich irreversibler Schäden ist an das Verschwinden der Wellenform gekoppelt. Wird die Wellenform bei der Entlastung wiedererlangt, bewegt sich die Dehnung im elastischen Bereich. Bei irreversibler Überdehnung geht die Sehne in einen viskös-elastischen Zustand über (Stashak, 1989).

In letzter Zeit fand man heraus, dass Cartilage oligomeric matrix protein (COMP), ein großes Glykoprotein, nicht nur im Knorpel, sondern auch in hohem Maße in Sehnen vorkommt und dort Kollagenfibrillen bindet. Es scheint eine wichtige Rolle für die Elastizität zu spielen (Thur et al., 2001).

Die mechanischen Eigenschaften der Sehne werden überdies maßgeblich von Proteoglykanen bestimmt. Man unterscheidet zwischen großen und kleinen Proteoglykanen. Sie haben mehrere GAG-Seitenketten, die eine Verbindung mit Hyaluronsäure eingehen können. Sie sind vor allem in stark beanspruchten Regionen zu finden. Eine große Anzahl an nicht-kovalenten Querverbindungen und die Anordnung des Kollagennetzes bedingen wahrscheinlich die mechanischen Eigenschaften von Sehnen. So dient Decorin, das am häufigsten vorkommende Proteoglykan, zur Bindung der Typ I - Kollagenfibrillen und zur Regulation ihres Durchmessers. Es ist auch, zusammen mit anderen Proteoglykanen, verantwortlich für die elektrostatischen Querverbindungen zwischen den Fibrillen. Sie bestimmen die Widerstandskraft der Sehne (Danielson et al., 1997).

Die GAG-Synthese wird von der mechanischen Umgebung bestimmt, der die Sehnen ausgesetzt sind. So sind die unterschiedlichen Belastungen von Oberflächlicher Beugesehne (OBS) und gemeinsamer Strecksehne (M. extensor

digitalis communis, EDC) eine Erklärung für den unterschiedlichen GAG-Gehalt der beiden. Die EDC benötigt eine größere Steifheit, um die Muskelkraft schnell und effizient zu übertragen, während hingegen die OBS hochelastisch sein muss, um eine maximale Menge an Energie speichern zu können. Die OBS enthält in ihrer Matrix signifikant mehr sulfatierte GAG als die EDC (Batson et al., 2003).

Batson und Mitarbeiter (2003) untersuchten die oberflächliche Beugesehne und die gemeinsame Strecksehne in vitro hinsichtlich ihrer materiellen Beschaffenheit.

Flexoren und Extensoren entwickeln sich erst nach der Geburt ihren physiologischen Aufgaben und Anforderungen entsprechend. Die Flexoren werden zu „Federn“ ausgebildet mit guten elastischen Eigenschaften, während die Extensoren völlig andere Eigenschaften annehmen (siehe unten) (Shadwick, 1990).

Dadurch, dass die OBS durch Speicherung von Energie zur lokomotorischen Effizienz beiträgt, hat sie in Konflikt stehende Bedürfnisse in Bezug auf Elastizität und Stärke: sie muss steifes und zugleich elastisches Material aufweisen. Energiespeichernde Sehnen müssen sich per Definitionem großen Dehnungen unterziehen und besitzen deswegen nur noch geringe Sicherheitsspannen, bevor es zu einer Verletzung kommt (Batson et al., 2003).

In Batsons Untersuchung wurde die OBS mit der EDC verglichen, die eine völlig andere Aufgabe zu leisten hat, nämlich lediglich das Vorführen der Gliedmaße in der Schwingphase.

Die OBS hat eine signifikant höhere Querschnittsfläche, dadurch höhere strukturelle Steifigkeit, höhere Fehlbelastungs- und -dehnungsgrenzen und eine höhere Elastizität als die EDC (Batson et al., 2003). Sie muss ein Maximum an elastischer Energie speichern können.

Die EDC benötigt ebenfalls Steifigkeit, um die Muskelkraft schnell und effizient zu übertragen, und um die Muskelarbeit zu reduzieren, die die Spannung der Sehne aufrechterhalten soll.

Die Belastung der OBS erfolgt vor allem über ihr Unterstützungsband; dem Muskelbauch kommt eher die Aufgabe zu, die Vibrationen im Bein abzdämpfen.

Im Gegensatz zur OBS, die Teil eines passiven Federungsapparates ist, wird die EDC vollständig durch ihren proximalen Muskel belastet und verhält sich wie eine konventionelle Muskel-Sehnen-Einheit (Batson et al., 2003).

Am Hinterbein durchgeführte Untersuchungen der Beugesehnen an mehreren Stellen zwischen Tarsus und ihrer Insertion erbrachten folgende Ergebnisse (Riemersma und De Bruyn, 1986): Die Querschnittsfläche ist indirekt proportional zum Kollagengehalt, zum Trockengewicht und zum Sehnenfaseranteil. Daraus schloss man, dass die Querschnittsfläche nicht repräsentativ für die Zugfestigkeit der Sehnen sein könne.

Payne et al. (2005) kamen durch ihre Berechnungen allerdings zu einer anderen Schlussfolgerung: Die Energie, die in einer Sehne gespeichert werden kann, ist das Produkt ihres Volumens und der auferlegten Dehnungsspannung. Diese ist von der Kapazität des entsprechenden Muskels und von ihrem Querschnitt abhängig (Payne et al., 2005).

Bei Sehnen und Bändern sind Zugbelastung und Dehnung nicht direkt proportional. Die Regression ist nichtlinear. Die Kurve zeigt während der Belastung höhere Werte als während der Entlastung.

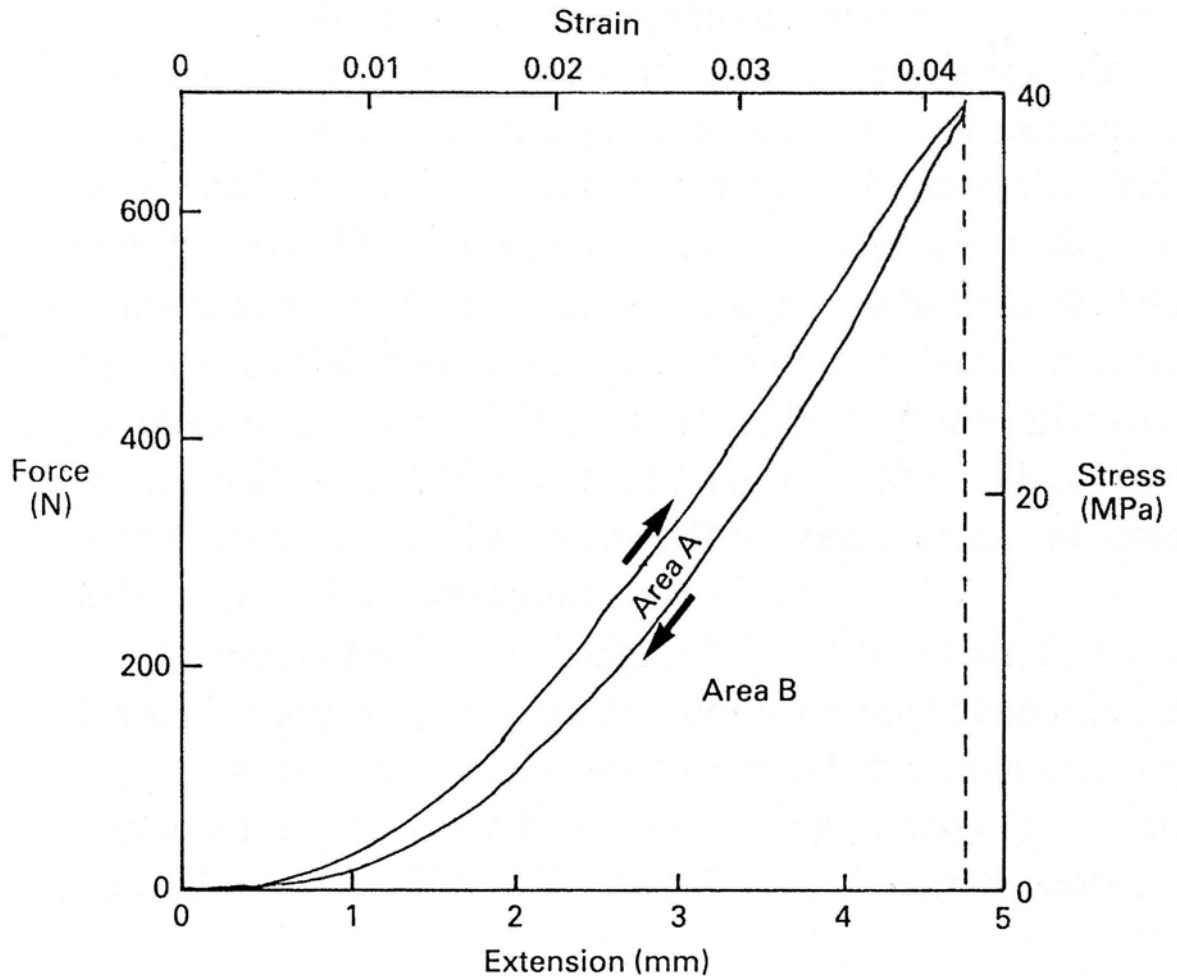


Abb. 10 Dehnungslinien von Sehnen (aus Alexander 1988)

Force: Zugbelastung (Newton), Extension: Dehnung (mm), Strain: Dehnung, Stress: Dehnungsspannung (N/m² bzw. MPa)

Die Dehnungsarbeit an einer Sehne und die elastische Energie, die bei Entlastung wiedergewonnen wird, sind wiederum proportional zur Fläche unter der jeweiligen Kurve. Damit entspricht die Fläche zwischen den Kurven der Dehnungsenergie, die als Wärme verloren geht. An den Gliedmaßen des Pferdes sind Sehnen als Federn eingesetzt. Dabei geht immer ein gewisser Teil der Energie verloren (Hildebrand und Goslow, 2004), (Alexander, 1988).

2.3 Muskel-Sehnen-Einheiten fungieren als Stoßdämpfer und Sprungfedern

Sehnen verbessern die Leistung der Muskeln, denn die Muskel-Sehnen-Einheiten verlängern und verkürzen sich in Geschwindigkeiten, die für die Muskelfasern alleine mechanisch sehr unvorteilhaft wären.

Bei Aktivitäten wie gleichförmigem Laufen reduzieren die Sehnen die Muskelarbeit durch Speicherung und Wiedergewinnung zyklisch auftretender Änderungen der mechanischen Energie des Körpers. Dehnung und Rückstoß von Sehnen reduzieren aber nicht nur die Muskelarbeit, sondern erlauben den Muskelfasern auch, sich isometrisch zu kontrahieren und dabei sehr hohe Kräfte zu entwickeln (Roberts, 2002).

Die elastische Verkürzung der Sehnen geht viel schneller vonstatten als im Muskel, wodurch die Tiere viel weiter springen können (Alexander, 2002).

Beim Abbremsen einer Bewegung wird ein Muskel gedehnt und verrichtet damit negative Arbeit. Das Gegenteil ist der Fall (positive Arbeit), wenn er vorwärtsschiebend wirkt und dabei verkürzt wird. Dadurch kann er modellhaft auch als Sehne angesehen werden, die wie eine Feder fungiert. Diese speichert die kinetische Energie und gibt sie wieder ab, wodurch theoretisch keine metabolische Energie verbraucht wird.

Der Energieverlust von Sehnen ist sehr gering. Somit sind Sehnen ein guter Energiespeicher für den elastischen Rückstoß (Cavagna et al., 1964).

Untersuchungen an Truthähnen (Roberts, 2002) zeigten, dass die Arbeit beim Bergauflaufen direkt vom Muskel auf die Sehne übertragen wird, wobei die Dehnung der Sehnen zu Beginn jeden Schrittes durch Verkürzung des Muskels entsteht. Die Energie, die dabei in den Sehnen gespeichert wird, wird später wieder freigegeben, um die Energie des Körpers zu erhöhen.

Der M. gastrocnemius schließt beim Pferd als distaler Gliedmaßenmuskel extensive tendinöse Strukturen ein, die sowohl in Serie als auch parallel zu den Muskelfasern geschaltet sind. Dies deutet auf eine ökonomische Kraftentwicklung durch elastische Dehnung und Zurückschnellen der Sehnen hin. Die anderen distalen Gliedmaßenmuskeln zeigen einen vergleichbaren Aufbau, was dafür spricht, dass sie dieselbe funktionale Rolle übernehmen (Payne et al., 2005).

Muskeln und Sehnen absorbieren beim Laufen mechanische Arbeit und setzen diese wieder frei. Der an Truthähnen untersuchte M. gastrocnemius offenbarte, dass das Dehnen und der darauffolgende Rückstoß von Sehnen und Muskeln mechanische

Arbeit liefern. Beim Laufen verkürzt sich der aktive Muskel nur wenig und entwickelt auch nur wenig Kraft, stellt damit aber die Kraft bereit, die nötig ist, um das Körpergewicht ökonomisch zu tragen. Ökonomisches Laufen wird durch Muskeln ermöglicht, die eher wie aktive Säulen agieren, denn als arbeitende Maschinen (Roberts et al., 1997).

Cavagna et al. machten 1964 Versuche mit Menschen auf Kraftmessplatten und fanden heraus, dass der durch Änderung der kinetischen Energie und der Lageenergie errechnete Energieverbrauch nicht mit dem tatsächlichen Energieverbrauch, gemessen am Sauerstoffverbrauch, übereinstimmte.

Sie machten dafür ein Phänomen verantwortlich, das sich Springstock-Prinzip nennt (ein Springstock ist ein Spielzeug, das aus einem Stock mit einer Sprungfeder besteht und seinen Benutzer befähigt, damit zu hüpfen).

Am Beispiel von Kängurus wurde dieses Phänomen weiter untersucht (Cavagna et al., 1964).

Beim Känguru sind der M. plantaris und der M. gastrocnemius die Hauptstrecker des Sprunggelenks. Der M. plantaris des Kängurus entspricht dem M. flexor digitalis superficialis des Pferdes. Die Sehne des M. plantaris geht über das Fersenbein zu den Zehen und fungiert als Strecker des Sprunggelenks sowie als Zehenbeuger. Beide Muskeln und der tiefe Beugemuskel scheinen beim Hüpfen Energie speichern zu können, sie leisten wie Sprungfedern positive und negative Arbeit.

Bei einem 17 kg schweren Wallaby messen die Muskelfasern lediglich 20 mm, die Sehnen jedoch, abhängig vom jeweiligen Muskel, 280-470 mm. Wie bereits weiter oben beschrieben, übernehmen hier die wesentlich längeren Sehnen die Energiespeicherung, die für das Springstock-Prinzip nötig ist (Cavagna et al., 1964).

Wie viel Energie sie speichern, hängt von ihrer Compliance ab: Ist sie optimal, dehnt sich die Sehne so weit, dass sich das Gelenk bewegt, ohne dass die Muskellänge sich verändern muss. Der Muskel hält dann nur die Spannung aufrecht, verrichtet aber keine Arbeit. Es wird also nur Energie verbraucht, um die Spannung zu entwickeln, nicht aber, um Arbeit zu verrichten.

Durch das Springstock-Prinzip spart der Körper also viel Energie (Cavagna et al., 1964).

Auch (Roberts et al., 1997) stellten fest, dass sich der M. gastrocnemius bei rennenden Truthähnen isometrisch kontrahiert, wenn der Fuß auf den Boden auftrifft, und sich die Sehne dabei dehnt. Dies ist die ökonomischste Art der Kontraktion, denn sie bewirkt keine Verkürzung, sondern nur eine Aufrechterhaltung der Spannung der Sehne.

Wilson et al. (2001b) bestätigen sogar eine Halbierung der Muskelarbeit bei Pferden durch Speicherung und Abgabe elastischer Energie in den wie Federn fungierenden Muskel-Sehnen-Einheiten. Ein Springstock, mit dem das Pferdebein verglichen wird, dehnt sich und zieht sich mit einer Frequenz von 2,5 Mal pro Sekunde wieder zusammen. Dieser Mechanismus wird durch eine einzigartige Anpassung des Bewegungsapparats optimiert: Die Mm. flexores digitales haben sehr kurze Muskelfasern, während die Sehnen sehr lang sind und mehrere Gelenke überspannen.

Längenveränderungen treten hauptsächlich an den Beugesehnen auf und weniger durch die energetisch aufwändige Muskelverkürzung.

Obwohl anscheinend überflüssig für diesen Mechanismus, sind die Muskelfasern der Beugemuskeln doch gut entwickelt. Sie dämpfen hochfrequente Schwingungen von über 30-40 Hz, die durch die Bauart des Beines möglich sind, Sehnen und Knochen jedoch ermüden und schädigen würden. Eine Frequenz von 2,5 Hz können aber auch sie nicht aufrechterhalten oder unterstützen (Wilson et al., 2001b; Payne et al., 2005).

Die Fähigkeit, ihre Vorderbeine schnell vorzuführen, erreichen die Pferde nicht nur durch einfache Muskelkontraktion, sondern durch den elastischen Lacertus fibrosus im Bizepsmuskel, der Energie speichert und beim Wiederabgeben das Bein katapultartig nach vorne schleudert, um möglichst schnell wieder Bodenkontakt zu bekommen (Wilson et al., 2003). In der späten Standphase (90%) bewirken die Vorwärtsbewegung des Körperstammes und die nach vorne zeigende Bodenreaktionskraftlinie eine Dehnung des M. biceps. Dabei wird der Karpus gleichzeitig vom Lacertus fibrosus und dem sehnigen Anteil des M. extensor carpi radialis sowie der Mm. flexores digitales und dem Lig. carpale palmare in Extensionsstellung gehalten. Sobald die Richtung der Bodenreaktionskraft die neutrale Achse des Karpalgelenks überschreitet und der Karpus einknickt, bewirkt

die im M. biceps gespeicherte Energie eine schnelle Verkürzung desselben und damit ein Vorwärtsschnellen des Beins.

Wilson et al. fanden heraus, dass der M. biceps seine maximale Länge bei 91% der Standphase hat, dabei 74 Joule Energie elastisch speichert und 11,4 kN ausübt.

Er enthält im Inneren den Lacertus fibrosus, eine Sehne mit 200 mm² Querschnitt, begleitet von zwei kurzfasrigen gefiederten Muskelköpfen. Der Lacertus fibrosus, der bereits am Ursprung des M. biceps anfängt, dann im Muskelbauch verläuft und schließlich knapp oberhalb des Ellbogengelenks an die Oberfläche tritt, zieht weiter distal in den M. ext. carpi radialis (s. Abb. 11).

Sollte ein unelastischer Muskel die gleiche Leistung erbringen, müsste er eine Masse von 50 kg aufweisen. Der M. biceps besitzt hingegen nur eine Masse von 0,4 kg (Wilson et al., 2003).

Auch Biewener (1998) stellte die Hypothese auf, dass gefiederte Beinmuskeln mit langen Sehnen ökonomische elastische Federn darstellen, die zu einer effizienten Rückgewinnung von Energie beitragen.

Er stellte Berechnungen aus Versuchen auf dem Laufband über große Geschwindigkeitsbereiche in allen drei Gangarten an. Sie basieren auf den daraus gewonnenen Bodenreaktionskräften und der Gliedmaßenkinematik¹.

Die errechneten Dehnungsspannungen der Muskel-Sehnen-Einheiten und Bänder von Vorder- und Hintergliedmaßen erreichen Maximalwerte von 40-50 MPa in der höchsten gemessenen Geschwindigkeit von 7,4 m/s (Galopp). Sehnen- und Muskelspannungen waren am höchsten während der Gangartenwechsel und im Galopp. Ausgehend von den Dehnungsspannungen der Sehnen wurde die Speicherung elastischer Dehnungsenergie ausgerechnet. Die meiste Energie wird von den tiefen Beugesehnen von Vorder- und Hintergliedmaßen gespeichert.

Es konnte festgestellt werden, dass die Hintergliedmaßen 2/3 und die Vordergliedmaßen 1/3 zur Energiespeicherung beitragen.

¹ Kinematik ist die Lehre von den Bewegungen im Raum in Abhängigkeit von der Zeit

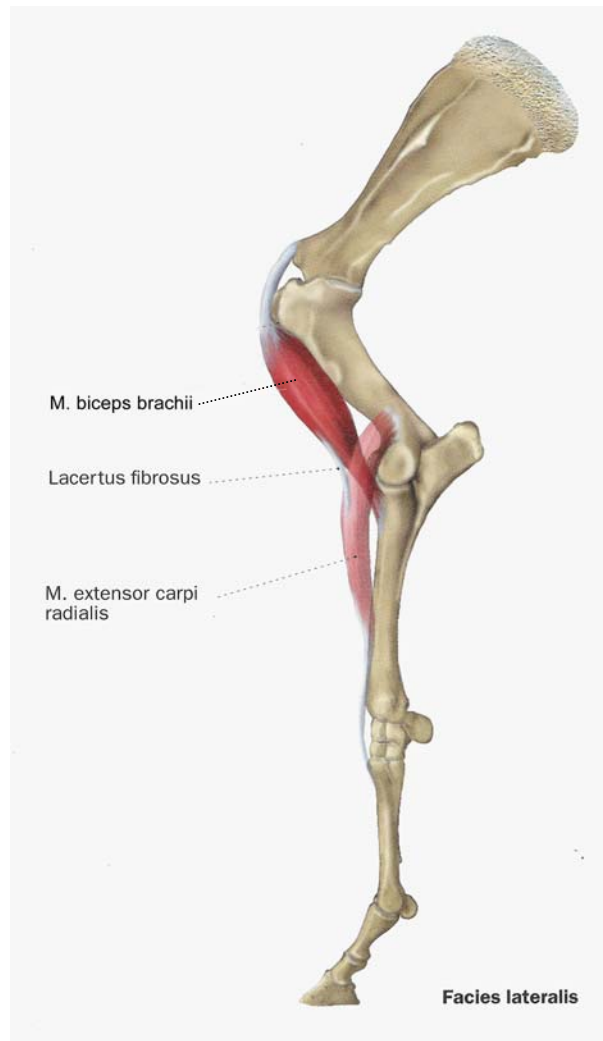


Abb. 11 Schematische Darstellung des M. biceps brachii, Lacertus fibrosus und M. extensor carpi radialis (aus Grönberg 2002)

In Bezug auf die mechanische Arbeit konnte ein Maximum von 40% Energieeinsparung beim Gangartenwechsel vom Schritt zum Trab festgestellt werden. Der Anteil der Energierückgewinnung sinkt mit zunehmender Trabgeschwindigkeit, steigt aber wieder sprunghaft an mit dem Wechsel zum Galopp und erreicht hier einen Höchstwert von 36% in der schnellsten gemessenen Geschwindigkeit von 7,4 m/s (Biewener, 1998).

Die Evolution der Huftiere führte dazu, dass distal anzutreffende Muskeln nur kurze Fasern besitzen, dafür aber lange Sehnen, die als Sprungfedern dienen. Der M. interosseus beispielsweise ist beim Pferd nur noch rudimentär ausgebildet, er enthält lediglich einige wenige, ca. 1 mm lange Muskelfasern, ansonsten ist er rein sehnig.

Er dient dem Pferd als passive Sprungfeder und kann im Schritt Dehnungen von 2-6%, im Trab 3-7% und im Galopp 4-9% aufweisen (Alexander, 1988).

Exzentrische Kontraktionen, bei denen der Muskel verlängert wird, führen zu maximaler Muskelkraft bei den niedrigsten relativen Energiekosten. Sie spielen die Schlüsselrolle in der Speicherung elastischer Dehnungsenergie. Wenn diese in der folgenden Kontraktion zurückgewonnen wird, resultieren daraus verstärkte Kraft oder Arbeit. Die Fähigkeit, elastische Dehnungsenergie zu speichern und wieder freizusetzen, ist eine Eigenschaft von Skelettmuskeln, sich anzupassen. Wahrscheinlich ist das Muskelprotein Titin das entscheidende Element in dieser „Muskelfeder“. Es scheint sich mit seiner Steifigkeit an den Muskelgebrauch anzupassen (Lindstedt et al., 2002).

Während der Kompression des Pferdebeins in der Standphase speichern die federartigen Muskel-Sehnen-Einheiten der Beugemuskeln elastische Energie. Dadurch, dass die Muskel-Sehnen-Einheiten bei ihrer Verteilung um die Gelenke an mehr oder weniger langen „Hebeln“, den Knochen, ansetzen, werden sie bei der Extension des Beins gedehnt (McGuigan und Wilson, 2003). Am Vorderbein sind zwei Federn zu unterscheiden: die proximale Feder, die von der Skapula bis zum Ellbogen reicht, und die distale, die vom Ellbogen bis zur Zehe zieht.

Jede der Federn hat nur minimalen Spielraum für Muskelkontraktionen, um die Compliance des Beins anzupassen.

McGuigan et al. maßen die Änderung der Länge der beiden „Federn“ im Galopp, die an der distalen 127 mm (106-128 mm), an der proximalen 12 mm (9-15 mm) betrug. Sie fanden heraus, dass die Winkeländerung im Fesselgelenk praktisch linear von der auf das Bein einwirkenden Kraft abhängt, und nur minimal von den Zehenbeugern beeinflusst wird (McGuigan und Wilson, 2003).

Die Energiespeicherkapazität steigt in den Zehenbeugern und im Sprunggelenksstrecker mit dem Körpergewicht der Quadrupeden an, während sie bei den Extensoren, die beim Laufen nicht als Federn fungieren, nicht zunimmt. Dies führt zu der Annahme, dass die federartigen Sehnen großer Tiere mehr elastische Energie speichern können als die kleiner Säugetiere, weil ihre überproportional

stärkeren Muskeln höhere Dehnungsspannungen in den Sehnen erreichen können (Pollock und Shadwick, 1994).

Die Flexion des Ellbogens könnte laut Tokuriki rein passiv nur von mechanischen Kräften ausgelöst werden. Elastische Dehnungsenergie wird in der späten Stand- und somit Extensionsphase des Ellbogengelenks in den Beugemuskeln und den Unterstützungsbändern gespeichert, während diese gedehnt werden. Die in gedehnten Sehnen und Bändern gespeicherte potenzielle Energie wird dann beim Verlassen des Bodens zu kinetischer Energie und löst die Beugung des Ellbogengelenks aus. Unterstützend wirkt hier das große Gewicht des Pferdes, das die potenzielle Energie während der Fortbewegung erhöht (Tokuriki et al., 1989).

Schon an der Architektur von Muskeln lässt sich oft erkennen, welche Aufgaben sie zu erfüllen haben.

Payne et al. (2004) untersuchten die Schultergürtelmuskeln bezüglich ihrer Muskelmasse und Muskelfaserlänge an sechs euthanasierten Pferden. Sie kamen zu dem Ergebnis, dass kraftentwickelnde Anti-Schwerkraft-Muskeln sich in Anatomie und Struktur von solchen Muskeln unterscheiden, die propulsiv wirken und Beine und Körper vorwärts bewegen.

Die meisten der Schultergürtelmuskeln sind lang und haben lange Muskelfasern, die parallel zur Längsachse des Muskels angeordnet sind. Die Sehnen sind im Verhältnis zur Faserlänge kurz. Dies ist eine optimale Struktur zur Verrichtung von Arbeit (Payne et al., 2004).

Äußerst ökonomisch arbeiten aber vor allem kurzfaserige gefiederte Muskeln. Hier ist vor allem der M. serratus ventralis thoracis (s. Abb. 29, S. 70) zu nennen, der mit seiner einzigartigen Struktur hervorsticht: er besitzt kurze Muskelfasern (48 +/- 17 mm), die im 45°-Winkel zur Längsachse des Muskels ausgerichtet sind. Durch diese Architektur ist der M. serratus ventralis thoracis sowohl hervorragend dazu geeignet, der Schwerkraft entgegen zu wirken, als auch, Kraft zu entwickeln. Im Stehen ist sehr wenig Muskelaktivität nötig, da Muskeln auch passiv, ohne erregt zu werden, Kraft ausüben können, indem ihre Fasern und vor allem ihre parallelen elastischen Elemente gedehnt werden. Eine wichtige Bedeutung kommt der Tatsache zu, dass der M. serratus ventralis thoracis zwischen zwei breite und dicke Aponeurosenblätter eingebettet ist. Mit durchschnittlich 500 mm Länge messen die Aponeurosenblätter

die 14-fache Länge der Muskelfasern. Bei einer Dehnung um 8% ergibt sich ein Längenunterschied von 42 mm, welcher bereits die Hälfte der gesamten Längendifferenz des Beins in der Standphase des Galopps darstellt. Diese flächenhafte Verbindung zwischen Muskel und Aponeurose ist also ein wichtiger Beitrag zur elastischen Eigenschaft der Vordergliedmaße. Diese Muskel-Sehnen-Einheit fungiert als Sprungfeder in einer Serie von ähnlichen Mechanismen an der Schultergliedmaße (Payne et al., 2004).

Ein extremes Beispiel dieses Muskeldesigns sind der M. flexor digitalis superficialis und der M. flexor digitalis profundus, die lange, dicke Sehnen und sehr kurze, stark gefiederte Muskelbäuche besitzen. Außerdem werden diese von großen Anteilen aponeurotischen Sehnengewebes durchzogen. Der M. interosseus medius stellt die Endstufe solch einer Spezialisierung dar. Er enthält beim erwachsenen Pferd fast keine Muskelfasern mehr. Mit dem Verlust an Muskelfasern ist auch eine Reduktion der Masse der distalen Gliedmaßen verbunden (Payne et al., 2005).

Die Schultergürtelmuskeln bestehen neben dem M. serratus ventralis thoracis noch aus dreizehn weiteren in Tabelle 3 aufgelisteten Muskeln und sind unter anderem dafür zuständig, die Bodenreaktionskraft, die sich über den Huf bis zur Skapula fortleitet, abzufangen und auf den Rumpf zu übertragen. Dabei ermöglichen sie neben der Bewegung des Beins auch die temporäre Aufnahme und Abgabe von Energie.

Auch könnte es einen Schlüsselmechanismus geben, durch den bestimmte Muskeln ihre mechanische Funktion ändern können, zum Beispiel von isometrischer Kraftentwicklung beim gleichförmigen Laufen zu aktiv verkürzender Kraftproduktion beim Bergauflaufen (Roberts, 2002; Alexander, 2002).

Die Längenveränderungen der Sehnen verteilen Muskelkraft um und ermöglichen es den kontraktilen Elementen, sich bei relativ konstanter Geschwindigkeit und Kraftentwicklung zu verkürzen, unabhängig vom Beugungs- oder Streckungszustand des Gelenks. Durch diese Entkopplung wird der Funktionsbereich der Muskeln erweitert (Roberts, 2002).

Muscle	Origin	Insertion	Function
Trapezius cervicis	Ligamentum nuchae from C2 to T10/11	Spine of scapula	Scapular elevation and limb protraction
Trapezius thoracis	Ligamentum nuchae from C2 to T10/11	Spine of scapula	Scapular elevation and limb retraction
Rhomboideus cervicis	From C2 to T 7/8	Medial aspect of scapula cartilage	Scapular elevation and limb protraction
Rhomboideus thoracis	From C2 to T7/8	Medial aspect of scapula cartilage	Scapular elevation and limb retraction
Latissimus dorsi	From supraspinous ligament via a broad aponeurosis stretching from T3/4 to L5 and from the thoraco-lumbar fascia	Medial aspect of teres tubercle with tensor fascia antibrachii and teres major	Limb retraction, when limb fixed advances trunk
Omotransversarius	Fascia of lateral shoulder region	By separate digitations onto transverse processes of C2-4	limb protraction and lateral flexion of neck
Brachiocephalicus cranial and caudal	Mastoid process and transverse processes of varying proximal cervical vertebrae	Deltoid tuberosity between biceps brachii and brachialis	Limb protraction and lateral flexion of neck towards active side
Subclavius	Lateral aspect of sternum from costal cartilages 1—4	Lateral tuberosity of humerus	Adduction and retraction of limb
Pectoralis profundus	Lateral sternum, cartilages and distal extremities of ribs 4/5—9	Medial tuberosity of humerus & insertion of biceps brachii. Some fibres fuse with the tendon sheet of coracobrachialis and supraspinatus then pass onto lateral tuberosity of humerus	Adduction and retraction of limb
Pectoralis transversus	Ventral aspect of sternum between 1st and 6th costal cartilages	Antibrachial fascia	Adduction and protraction of the limb
Pectoralis descendens	Lateral aspect of manubrium sternum	Brachial fascia and crest of humerus with brachiocephalicus	Adduction and protraction of the limb
Serratus ventralis cervicis	Transverse processes of C3/4—C7	Deep surface of scapula and cranial aspect of scapula cartilage	Suspends limb from trunk, raises thorax, retraction of limb via scapular rotation
Serratus ventralis thoracis	Middle section of ribs 1—8/9	Deep surface of scapula and caudal aspect of scapula cartilage	Suspends limb from trunk, raises thorax, limb protraction via scapular rotation

Tabelle 3 Schultergürtelmuskeln und ihre biomechanischen Funktionen (aus Roberts 2002)

2.4 Bänder

2.4.1 Gelenkbänder

Gelenkbänder befinden sich entweder innerhalb des Gelenks, in der Gelenkkapsel oder außerhalb desselben. Wenn sie außerhalb des Gelenks und exzentrisch angeordnet sind, wie es beim Ellbogen- und Sprunggelenk der Fall ist, werden diese Gelenke zu federnden Gelenken oder Schnappgelenken. Die exzentrisch proximal der Drehachse eingepflanzten kräftigen Seitenbänder sind in der Mittelstellung maximal gespannt, sodass das Gelenk in die Beuge- oder Streckstellung einschnappt. Den Bändern kommt neben der Federung die Aufgabe der Stabilisierung der Gelenke zu (Nickel et al., 2001). Sie bestehen aus straffem, fibrösem Bindegewebe und speichern elastische Energie, wenn sie gedehnt werden, und geben sie wieder ab, wenn die Spannung nachlässt.

Hildebrand et al. schreiben der elastischen Wirkung der Bänder eine bedeutende Rolle in der Unterstützung der Sehnen zu.

Die Bänder, die die Karpalknochen untereinander verbinden, federn bei Belastung auseinander und speichern so elastische Energie (Gray, 1997).

2.4.2 Die Bänder des Fesseltrageapparats

Der Fesseltrageapparat bremst die Bewegung des Fesselgelenks bei Belastung federnd. Folgende Sehnen und Sesambeinbänder zählen hinzu:

Der M. interosseus medius mit seinen beiden Endschenkeln an die Sesambeine und den beiden Unterstützungsästen zur gemeinsamen bzw. langen Strecksehne. Das die beiden Sesambeine verbindende faserknorpelige Lig. palmare, das gleichzeitig den proximalen Gleitkörper (Scutum proximale) für die tiefe Beugesehne bildet sowie das Lig. sesamoideum rectum und die Ligg. sesamoidea obliqua (Wissdorf et al., 2002).



Abb. 12 Sehnen und Bänder der distalen Gliedmaße (aus Stashak 2002)

Der M. interosseus medius wird bei der Extension des Fesselgelenks gedehnt, da die Gleichbeine sich zusammen mit dem Fesselbein um die Fesselgelenkachse drehen. Bei der Flexion des Fesselgelenks entspannt sich der Muskel. Er wirkt also wie eine Sprungfeder, die umso mehr Energie aufnimmt, je mehr sie gedehnt wird (Bartel et al., 1978). Die Energie der Verformung wird zurückgewonnen, wenn das System entlastet wird und das Gelenk in eine gebeugte Stellung zurückkehrt. Dabei wird ein Aufwärtsschwung auf den ganzen Körper übertragen (Hildebrand und Goslow, 2004). Der M. interosseus verhindert in seiner Funktion als Feder eine zu starke Hyperextension des Fesselgelenks.

Der M. interosseus medius hat eine Elastizität von 7,4% bis 8% seiner Gesamtlänge und eine mittlere Reißfestigkeit von 7,0 bis 7,9 kg /mm² (Seiferle und Frewein, 2001b).

2.4.3 Nackenband

Das Lig. nuchae, beziehungsweise Lig. supraspinale, besteht aus kräftigem, elastischem Material und zieht vom Okziput zum ersten Sakralwirbel. Vom Hinterhauptsbein bis zum Widerrist spannt sich der elastische Funiculus nuchae, der durch die elastische Lamina nuchae mit den Halswirbeln verbunden ist. Weiter kaudal heißt das Band Lig. supraspinale und verjüngt sich ab Th12 (van Weeren, 2004).

Das Nackenband besteht zum größten Teil aus Elastin und ist daher sehr dehnbar. Es reißt erst bei einer Dehnung von 1 (Dehnung berechnet sich aus der Änderung der Länge geteilt durch die Gesamtlänge und ist daher dimensionslos) (Alexander, 1988).

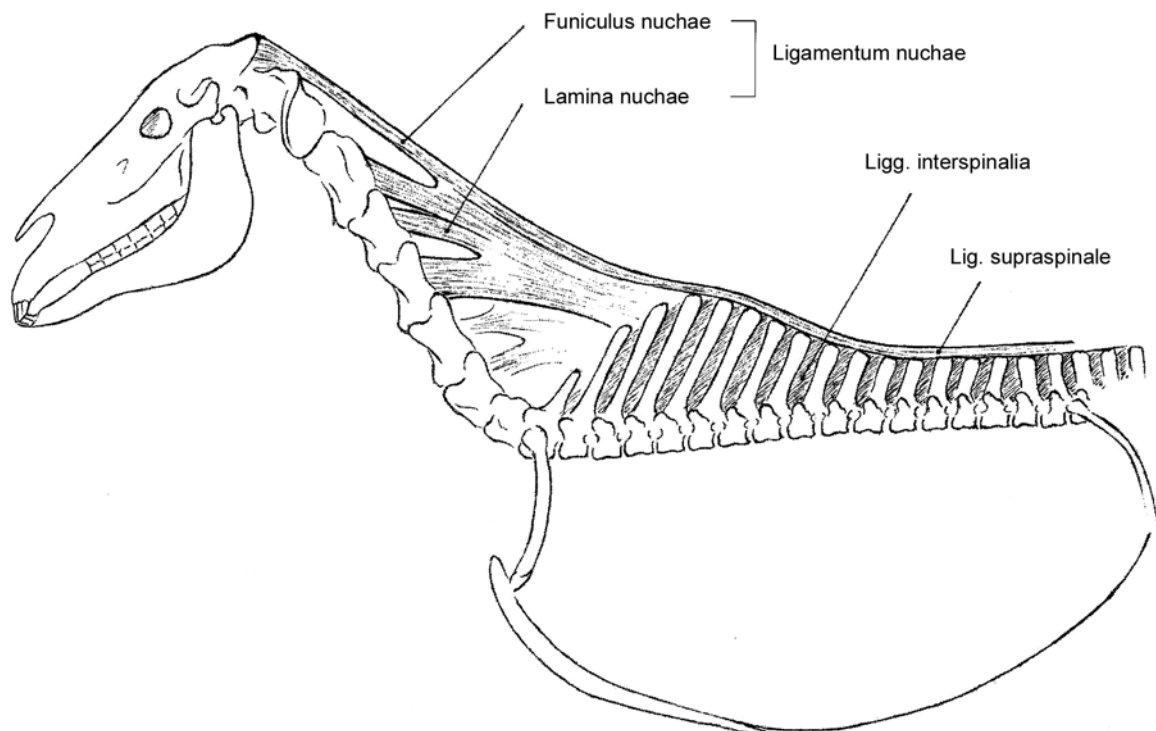


Abb. 13 Ligamentum nuchae (aus Denoix 2000)

Das Nackenband als Energiespeicher

Die Konstruktion des Nackenbandes als Spannfeder hilft dem Pferd, Energie zu sparen (Alexander 1988). Um den Kopf hinunter zum Boden in Fresshaltung zu bringen, genügt die Schwerkraft. Die durch die Dehnung des Nackenbandes auftretenden Rückstellkräfte halten das meiste Gewicht von Kopf und Hals, so dass

nur vergleichsweise wenig aktive Muskelarbeit in den Halsmuskeln benötigt wird (Alexander 1988).

Hildebrand et al. sind dagegen der Meinung, dass das Lig. nuchae als Antischwerkraftmechanismus den Kopf ohne muskuläre Anstrengung in einer Ruheposition hält. Ein kleiner muskulärer Zug drückt den Kopf auf den Boden und dehnt gleichzeitig das Band. Wenn sich der Muskel entspannt, verkürzt sich das Band und hebt so den Kopf (Hildebrand und Goslow, 2004).

Dabei entwickeln sich die größten Kräfte im Bereich des Widerristes, wo das Nackenband am dicksten ist. Die Spannung steigt dabei auf Werte bis zu 0,8 MPa. In aufrechter Haltung konnten noch Werte von 0,3 MPa festgestellt werden. Hier muss das Lig. nuchae fast keine Funktion übernehmen, da durch die größere Nähe des Kopfes zum Schwerpunkt nur geringe Kräfte auftreten (Alexander 1988).

2.5 Rumpf

Der Rücken ist der zentrale Teil des Bewegungsapparates des Pferdes und deshalb äußerst wichtig für seine athletische Leistung.

Van Weeren (2004) geht im Folgenden auf die Besonderheiten der Anatomie der Dorn- und Querfortsätze, des Sakrums und die Beschaffenheit der sie umgebenden Bänder ein.

2.5.1 Die Knochenstrukturen der Wirbelsäule

Die Dornfortsätze der Brustwirbel (BW) haben bis zum 14. BW eine nach kaudal gerichtete Neigung, der Dornfortsatz des 15. BW weist gerade nach dorsal, die der folgenden zeigen nach kranial.

Die Querfortsätze der Lendenwirbel sind weit ausladend und stehen enger zusammen als die der Brustwirbel. Die Procc. transversi von LW5 und LW6 artikulieren sogar miteinander, wie auch der Querfortsatz des LW6 mit dem Darmbeinflügel. Diese Umstände haben eine sehr geringe Mobilität in diesem Bereich zur Folge.

Die Sakralwirbel ankylosieren in den ersten vier bis fünf Lebensjahren miteinander und werden zum stabilen Kreuzbein. Dieses ist durch das straffe Iliosakralgelenk mit den Darmbeinflügeln verbunden. Das straffe Gelenk lässt nur sehr wenig Bewegungsspielraum zu.

Die 15-21 Schwanzwirbel spielen, im Gegensatz zu anderen Spezies wie der Katze, beim Pferd keine signifikante Rolle in der Biomechanik des Rückens oder der Lokomotion (van Weeren, 2004).

2.5.2 Die Bänder der Wirbelsäule

Die Bänder des Rückens sind als passive, mehr oder weniger elastische Einrichtungen essentiell für die Biomechanik.

Es ist zwischen kurzen und langen Bändern zu unterscheiden.

Zu den kurzen Bändern gehören die Ligg. interarcualia, die zwischen den Wirbelkörpern verlaufen. Außerdem zählen die Ligg. interspinalia dazu, die zwischen den Dornfortsätzen zu finden sind und nicht elastisch sind, außer im Bereich des Widerristes, wo sie, bedingt durch die Länge der Procc. spinosi, bei der Flexion stark gedehnt werden. Die Ligg. intertransversalia zwischen den Querfortsätzen sind wiederum nicht elastisch.

Die langen Bänder umfassen das dorsale und ventrale Lig. longitudinale sowie das Lig. nuchae. Das Lig. longitudinale dorsale verläuft im Spinalkanal dorsal der Wirbelkörper vom Axis bis zum Os sacrum. Das ventrale Band befindet sich ventral der Wirbelkörper und zieht von Th8/9 bis hin zum Kreuzbein (van Weeren, 2004).

Nickel et al. (2001) beschreiben das Lig. nuchae als paarig an der Protuberantia occipitalis externa entspringend, das kaudal zieht, ohne Verbindung mit dem ersten und zweiten Halswirbel aufzunehmen. Es verschmilzt dann oberhalb des dritten Halswirbels mit der ebenfalls paarigen Nackenplatte, die schon am zweiten Halswirbel Fasern entlässt. Das Nackenband setzt am Dornfortsatz des vierten Brustwirbels an und wird hier zum unpaaren Lig. supraspinale, das bis zu den Kreuzwirbeln zieht (Nickel et al., 2001).

2.5.3 Die Muskulatur der Wirbelsäule

Auffallend an der Muskulatur des Rückens ist die Tatsache, dass der Großteil der Muskeln nur zwischen Punkten am Achsenskelett verkehrt und nicht zum Gliedmaßenskelett. Dies macht deutlich, dass der Muskelapparat die Rolle der aktiven internen Stabilisation der muskuloskeletalen Achse übernimmt (van Weeren, 2004).

Die tiefe Schicht der Muskulatur wird von den Mm. multifidi, sowie dem M. semispinalis capitis und dem M. spinalis thoracis et cervicis gebildet, die beide kranio-dorsale Orientierung aufweisen.

Die mittlere Schicht setzt sich aus dem M. longissimus und dem M. iliocostalis zusammen. Ersterer gehört zu den größten Muskeln des Körpers und vereinigt sich in der Lumbalregion mit der Aponeurose des M. gluteus medius, einem der wichtigsten Retraktoren der Hinterbeine und die wichtigste Determinante der Schubkraft aus der Hinterhand. Damit sind diese beiden Muskeln in der Bewegung miteinander verkoppelt (Bürger, 1959; Payne et al., 2005).

Die Fasern des M. iliocostalis verlaufen in kranioventraler Richtung, also zusammen mit dem M. longissimus entgegengesetzt der der tiefen Schicht. Der M. splenius bildet die oberflächliche Schicht.

Hervorzuheben ist, dass fast die gesamte Muskulatur dorsal der Wirbelsäule angesiedelt ist, lediglich die Mm. psoas major und minor sowie der M. quadratus lumborum befinden sich unterhalb (van Weeren, 2004).

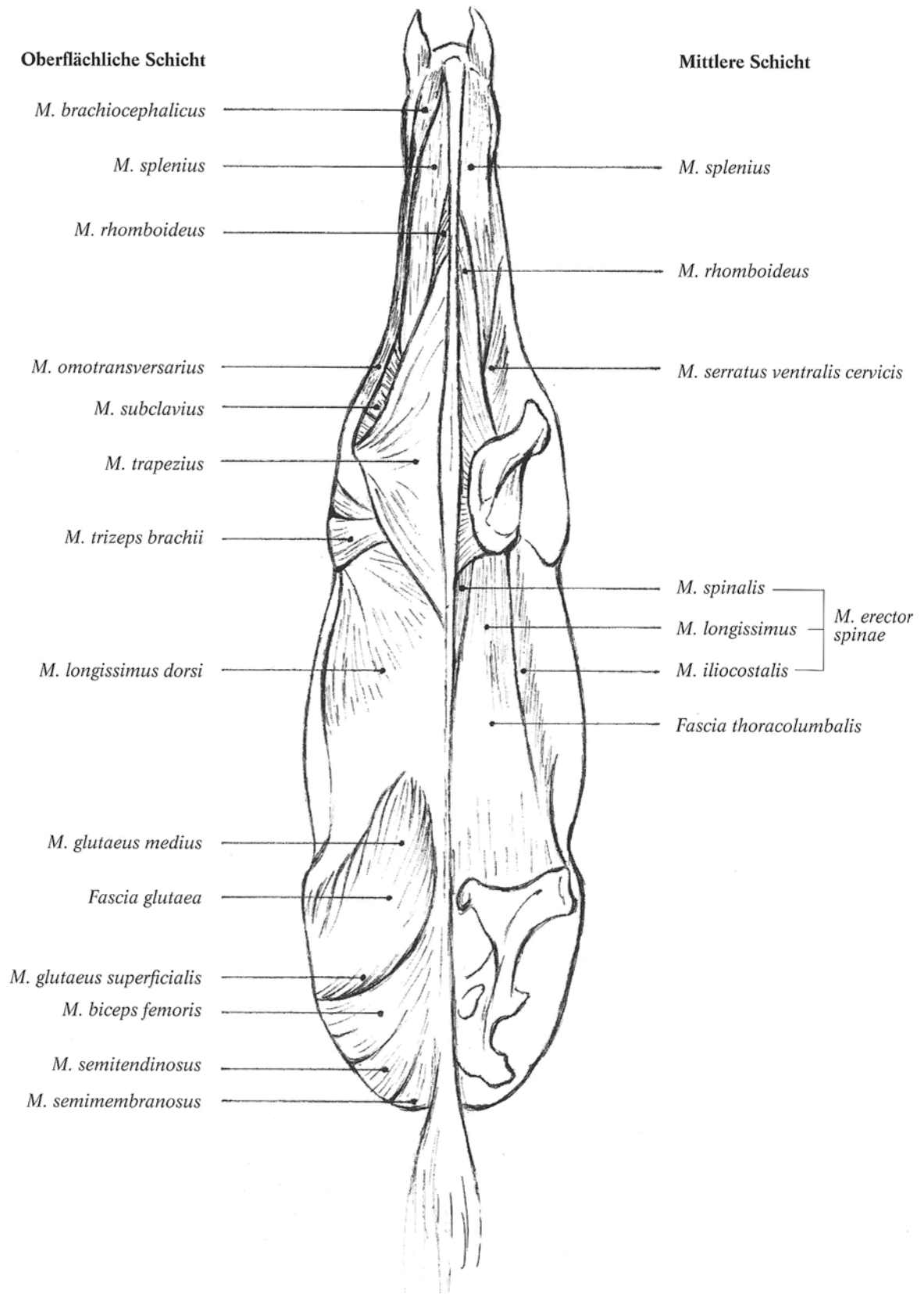


Abb. 14 Dorsale Hals- und Rumpfmuskulatur, Ansicht von dorsal (aus Denoix 2000)

3 Biomechanik

3.1 Ganganalyse

1978 entwickelten Bartel et al. eine Methode, anhand von Daten aus externen Messungen mittels Computer die intern auftretenden Kräfte im Pferdebein während der Stützbeinphase zu ermitteln. Die extern gemessenen Daten setzen sich zusammen aus den Kräften zwischen Huf und Boden, die mit einer Kraftmessplatte erhoben wurden, der Beinstellung während der Belastungsphase, durch Hochgeschwindigkeitsfilme erfasst, sowie der internen Geometrie, die sie aus Röntgenbildern ableiteten.

Sie erstellten daraus ein mathematisches Modell des Pferdebeines, mit welchem sich Kräfte an Knochen und Bändern berechnen ließen.

Das mathematische Modell basiert auf Gleichungen, die das Gleichgewicht des Beines beschreiben. Dazu wurden einige funktionelle anatomische Strukturen idealisiert:

Das Huf- und das Fesselgelenk werden als reibungsfreie Gelenke angesehen. Da in der Stützphase nur sehr geringe oder gar keine relative Bewegung zwischen den proximalen Sesambeinen, Fesselbein und Kronbein stattfindet, werden sie zu einer Einheit zusammengefasst. Ebenso wird das distale Sesambein zum Hufbein gerechnet, da das distale Strahlbeinband weniger dehnbar ist als das proximale.

Die proximalen sowie das distale Sesambein sollen idealerweise wie reibungslose Umlenkrollen wirken, die das Hebelmoment der tiefen Beugesehne an Fesselgelenk und Hufgelenk erhöhen.

Auch die Drehachsen werden idealisiert: Die Drehachse der Gleichbeine, bezüglich ihrer palmaren Oberfläche, fällt mit dem Zentrum des Fesselgelenks zusammen.

Beim Hufgelenk liegt die Drehachse des Strahlbeins in Bezug auf die palmare Krümmung etwas distal der Gelenkachse.

Die Ganganalyse von Bartel et al. schließt auch folgende Ergebnisse mit ein: die vertikale Kraft auf den Huf, die horizontale Kraft auf den Huf in Bewegungsrichtung, der Angriffspunkt der Kraftresultante in Bezug auf die Kraftmessplatte sowie in Bezug auf den Huf, die Winkelungen der Beinglieder und die Position des Hufs in Bezug auf die Plattform (diese Werte sind hier nicht weiter aufgeführt). Als Ergebnis erhält man

die Konfiguration des Beins und die Größe, Richtung und Lokalisation der externen Kraft auf den Huf als zeitabhängige bekannte Größen während der Belastungsphase. Hervorzuhebende Ergebnisse aus diesen Berechnungen sind im Folgenden aufgeführt: Die axiale Kraft, die auf den Metakarpus wirkt, beträgt im Schritt die doppelte Körpermasse, im Trab sogar die vierfache. Die Belastung von Kronbein und Strahlbein (hier durch den Druck der tiefen Beugesehne verursacht) steigt bei zunehmender Geschwindigkeit in vergleichbarer Weise an.

Der Kompressionswiderstand des Metakarpus wurde auf 7256 kg geschätzt, was dem 16-fachen des Körpergewichts eines 450 kg schweren Pferdes entspricht. Die errechnete Belastung im Schritt beträgt nur 16% davon, im Trab circa 25% dieses Maximalwerts. Wenn man die Ermüdungsbelastung des Röhrbeins betrachtet, so werden 4354 kg als Maximallast angenommen, wovon 23% im Schritt und 44% im Trab erreicht werden.

Da die Kräfte, die von außen auf den Huf einwirken, im Galopp doppelt so groß sein sollen wie im Trab, steigt die Belastung des Metakarpus auf der extrem harten Messplattform auf 90% der Ermüdungsbelastung. Darüber hinaus ist anzumerken, dass die extern einwirkenden Kräfte auf sehr hartem Boden bis zu 2,5 mal größer sind als auf weichem Boden.

Die Stärke der Kraftresultante am Huf aus der externen horizontalen und vertikalen Kraft bleibt während der Stützphase bis kurz vor dem Abheben gleich, der Angriffspunkt derselben wandert währenddessen in Richtung Zehenspitze (Bartel et al., 1978).

Eine weitere kinematische Ganganalyse führten Hodson et al. (2000) durch: Sie untersuchten die Zusammenhänge zwischen den Bewegungen der Vordergliedmaßen in der Sagittalebene und den dazugehörigen horizontalen und vertikalen Bodenreaktionskräften. Hierzu ließen sie Pferde, die an den relevanten Knochenmarkern mit Punkten gekennzeichnet waren, im Schritt über Kraftmessplatten laufen und fertigten gleichzeitig Videosequenzen davon an.

Der Zyklus einer Gliedmaße dauert 1,25 Sekunden (sec). Die verschiedenen Phasen beginnen bei 0% mit dem Bodenkontakt, die frühe Standphase erstreckt sich bis 13%, die mittlere Standphase von 13-55% des Zyklus. Bei 55% beginnt das Pferd abzurollen, um dann bei 64% abzuheben. Es schließt sich die Schwungphase an, die bis zum Ende (100%) des Zyklus dauert.

Durch die Richtungsänderung der Rotation des antebrachialen und skapulären Segments während der Abrollphase kommt es zum Abheben der distalen Segmente und zur Flexion von Schulter-, Ellbogen- und Karpalgelenk. Das Brachialsegment ändert ebenfalls seine Rotationsrichtung während der Abrollphase und leitet damit ab 62% die Protraktion (das Vorführen) der gesamten Gliedmaße ein. Der größte Retraktionswinkel des Beines tritt kurz vorher auf und beträgt $-23,9^\circ \pm 1,0^\circ$. Während der Abrollphase beugen sich schließlich alle Gelenke. Es kommt zum Abfall der longitudinalen und vertikalen Bodenreaktionskräfte und das Körpergewicht wird auf das kontralaterale Vorderbein verlagert (Hodson et al., 2000).

In der Schwungphase erreicht das Pferd einen maximalen Protraktionswinkel von $20,9^\circ \pm 1,6^\circ$ bei 96% der Zyklusdauer. Danach ändert das Brachialsegment wiederum seine Rotationsrichtung, das Bein wird retrahiert (Retraktion = Rückführen) als Vorbereitung auf den Bodenkontakt. Die Rotationsänderung von Skapular- und Antebrachialsegment nähert dann die distale Gliedmaße wieder dem Boden an.

In der vorliegenden Studie war die vertikale Bodenreaktionskraft am höchsten, als das Fesselgelenk sich zu beugen begann, um dann abzuheben. Die longitudinalen Kräfte hängen vom kontralateralen Vorderbein ab. Die Bremskraft ist zur Zeit des Abrollens des anderen Vorderbeins am höchsten, während die Antriebskraft am höchsten ist, wenn das andere Vorderbein Bodenkontakt bekommt. Die beiden Vordergliedmaßen erzeugen also alternierend longitudinale Bodenreaktionskräfte. Die Werte von Brems- und Antriebsimpulsen sind bei gleichmäßiger Geschwindigkeit gleich hoch.

Die „Mittelstandposition“ der Gliedmaße ist im Trab dadurch definiert, dass das Röhrbein genau senkrecht zum Boden steht. Sie teilt die Stützphase in Brems- und Antriebsphase. Im Schritt dagegen erscheint die Mittelstandposition schon nach 28% des Zyklus, wesentlich früher als der Übergang von der bremsenden zur antreibenden longitudinalen Kraft, die erst bei 34% auftritt, wenn das Fesselgelenk maximale Extension zeigt. Somit kann im Schritt der Winkel des Röhrbeins nicht zur Bestimmung, wann die longitudinale Kraft in welche Richtung zeigt, herangezogen werden (Hodson et al., 2000).

Andalusische Pferde, die eine sogenannte höhere „Knieaktion“ haben, wurden von Galisteo et al. (1996) auf ihre Gelenkbeugung untersucht. Sie zeigten eine um $20^\circ - 30^\circ$ erhöhte Beugung im Karpalgelenk und um 15° höhere Beugung im Ellbogengelenk während der Schwungphase. Auch Back et al. (1996) berichten von

einer größeren Beugung des Karpalgelenks bei Warmblutpferden in der Vorführphase. Diese „Knieaktion“ wird als Gangarten-Stil angesehen, jedoch sind die grundlegenden Aspekte der Gangarten, wie das zeitliche Auftreten der Peaks in den Gelenkwinkel-Zeit-Kurven, bei allen Rassen gleich.

Große Unterschiede in den Ergebnissen können auch auftreten, wenn keine rechnerische Korrektur der Verschiebung der Marker, die auf der Haut über Knochenpunkten angebracht werden, vorgenommen wird (Hodson et al., 2000).

Wilson et al. (2001a) entwickelten eine Technik, auch unter Verwendung der Daten von Bartel et al. (1978), die Kontaktfläche des Strahlbeins mit der tiefen Beugesehne zu berechnen und die resultierende Kraft zu ermitteln, die diese darauf ausübt. Von Interesse waren hier die Unterschiede zwischen gesunden Pferden und solchen mit Erkrankung des Hufrollenkomplexes.

Das Hebelmoment der Streckung ist also nach der Gleichgewichtstheorie gleich groß wie das Hebelmoment der Beugung. Rechnerisch gesehen ist dann die Kraft der tiefen Beugesehne das Produkt aus der Bodenreaktionskraft mit seinem Hebelarm, dividiert durch den Hebelarm der tiefen Beugesehne.

Um die Fläche des Strahlbeins, die mit der tiefen Beugesehne in Kontakt steht, herauszufinden, und somit dessen Belastung genau zu bestimmen, vermaßen Wilson et al. die latero-medialen und die dorsoproximalen-palmarodistalen Röntgenbilder (Aufnahme nach Oxspring) und fertigten Modelle an, bei denen Silikon-Cast in den Hufrollenschleimbeutel (Bursa podotrochlearis) injiziert war. Die Belastung errechnete sich aus der Kompressionskraft auf das Strahlbein und der Kontaktfläche mit der tiefen Beugesehne.

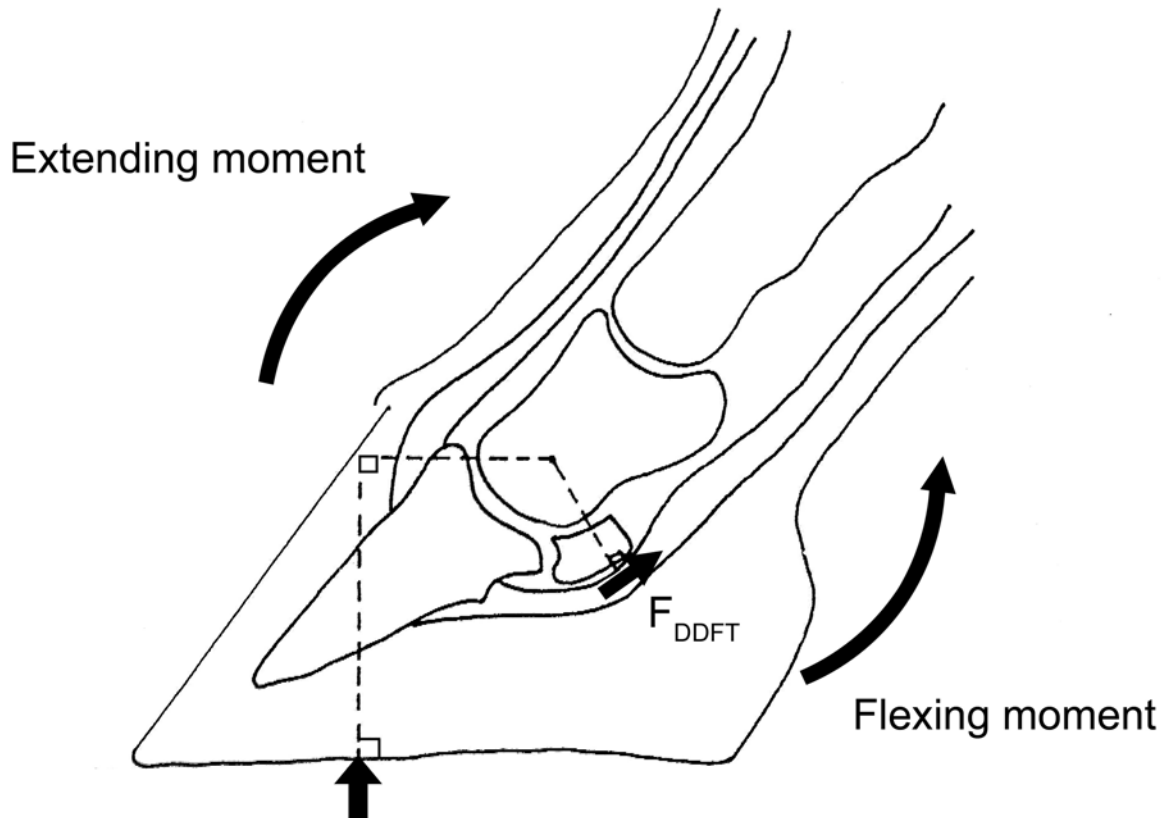


Abb. 15 Bodenreaktionskraft, Beuge- und Streckmoment am Huf (aus Wilson 2001)

Die Form der Bodenreaktionskraft-Kurve war für die gesunde wie auch die hufrollenranke Gruppe gleich. Allerdings war sie in der kranken Gruppe während der ersten 25% und der letzten 10% der Standphase höher als in der gesunden. Der Angriffspunkt der Bodenreaktionskraft am Huf – von den Autoren point of zero moment (PZM; zu deutsch Momentennullpunkt) genannt – wanderte bei den gesunden Pferden am Anfang der Belastungsphase kurzfristig nach kranial, um dann im weiteren Verlauf bis 55% kaudal der Zehenspitze zu wandern. Nach 75-80% der Standphase, wenn die Trachten im Begriff sind abzuheben, geht er wieder nach vorne.

Hufrollenranke Pferde landen mit der Zehenspitze zuerst und belasten den Huf die ersten 70% der Standphase mehr im dorsalen Bereich. Danach verläuft die Belastung gleich wie bei gesunden Pferden.

Da das Hufgelenk 55-75% (im Mittel 63,5%) kaudal der Zehenspitze liegt, wirkt sich die Dorsalverlagerung des PZM in der frühen Standphase bei den kranken Pferden in einer Verdoppelung des Hebelarms vom PZM zum Drehpunkt des Hufgelenks aus.

Dies wiederum führt zu einem starken Anstieg der Kraft der tiefen Beugesehne: 9,15 +/- 3,04 N/kg werden in den ersten 30% der Standphase erreicht, bei gesunden Pferden liegen die Werte bei nur 4,17 +/- 3,68 N/kg. Dementsprechend ist die Kompressionskraft auf das Strahlbein bei gesunden Pferden in der Mitte der Standphase 2,76 +/- 1,67 N/kg, bei kranken Pferden 4,52 +/- 1,63 N/kg (zu Beginn der Standphase noch höher).

Auf die Kontaktfläche des Strahlbeins mit der tiefen Beugesehne berechnet, lagen die Drücke für die gesunde Gruppe bei 1,19 +/- 1,10 MPa und die der kranken Gruppe bei 1,98 +/- 0,71 MPa. Die Strahlbeine hufrollenkranker Pferde sind also durch den veränderten Bewegungsablauf signifikant höheren Belastungen ausgesetzt.

Die Fußung mit der Zehenspitze zuerst wird durch eine Kontraktion des M. flexor digitalis profundus hervorgerufen, um den Ballenbereich zu entlasten, bringt jedoch noch mehr Druck auf das Strahlbein. Auch setzt der Huf unphysiologischerweise in leichter Beugstellung im Hufgelenk auf den Boden auf, so dass die vertikale Bodenreaktionskraft ansteigt. Oftmals wird die Ausbildung von Bockhufen beobachtet, da der Trachtenbereich langfristig entlastet und der PZM in Richtung Hufspitze verlagert wird. Entsprechend sind Pferde mit wenig ausgebildeten Trachten empfänglicher für die Hufrollenerkrankung, da dauernd vermehrter Druck auf die Strahlbeine durch die tiefe Beugesehne ausgeübt wird.

Unklar ist bis jetzt, warum Pferde mit Hufrollenerkrankung durch Kontraktion des M. flexor digitalis profundus und der damit einhergehenden Zehenspitzenfußung zwar primär den Ballenbereich entlasten, sekundär jedoch das Strahlbein noch stärker belasten und sich so in einen Circulus vitiosus begeben, der die Chronizität dieser Erkrankung bedingt (Wilson et al., 2001a).

Weitere Gangarten, auf die hier nicht näher eingegangen wird, sind: Flat-Foot Walk und Running Walk des Tennessee Walking Horse, der Tölt, der Rack oder Singlefoot, der Foxtrott, der Pass und der Amble (Stashak, 1989).

Back et al. (1997) untersuchten die Unterschiede in Gliedmaßenwinkelung und Belastung zwischen Rechts- und Linksgalopp. Die Beine der führenden Seite (im Rechtsgalopp die rechten Beine und umgekehrt) werden in der Schwungphase

weiter nach vorne gebracht als die der gegenüberliegenden Seite (nichtführende Seite).

Die Dauer der Sprünge, sowie der Stand- und Schwingphasen ist in beiden Galopparten gleich.

Messungen an den Beinen der führenden sowie der nichtführenden Seite kamen zu den Ergebnissen, dass das Tarsalgelenk der führenden Seite eine größere maximale Beugung in der Schwung- und Standphase zeigt als das andere.

Die größten Belastungen für Sprunggelenk und Fesselgelenk, ausgedrückt durch die Extension in der Standphase, wurden an der Hintergliedmaße der nichtführenden Seite festgestellt, die auch die „tragende“ Seite genannt wird (im Gegensatz zur „schwingenden“ führenden Seite) (Back et al., 1997).

Laut Stashak (1989) ermüden die impulsgebende führende Hintergliedmaße und die diagonale Vordergliedmaße rascher als das nichtführende Beinpaar.

Im Galopp wirkt auf die führende Vordergliedmaße bei 12 m/s eine Bodenreaktionskraft von 12,79 N/kg und auf die nichtführende Vordergliedmaße von 15,23 N/kg ein (McGuigan und Wilson, 2003).

Beim Springen ist die Belastung der Beugesehnen bei der Landung im nichtführenden Bein größer als im führenden. Eine unerwartete Belastung konnte in den Strecksehnen des führenden Beins in der ersten Hälfte der Standphase gemessen werden (Meershoek et al., 2001).

Seiferle und Frewein (2001a) erklären die Beschleunigungen im Galopp aus eigenen Überlegungen heraus folgendermaßen: Der Körper erfährt die größte Beschleunigung durch die beiden Extremitäten, die mit der Zweibeinstütze die sogenannte Mitteldiagonale bilden. Dies sind das innere Hinterbein und das äußere Vorderbein (die inneren Beine sind im Rechtsgalopp die rechten Beine und umgekehrt). Sie beschleunigen den Körper in Richtung nach vorne-oben. Sie sind auch der stärksten Belastung ausgesetzt, was durch das starke Durchtreten im Fesselgelenk zum Ausdruck kommt. Es sind also nicht, wie man annehmen könnte, die Gliedmaßen der Einbeinstütze, das äußere Hinterbein und das innere Vorderbein, die Träger der Hauptlast, vielmehr verleihen die Gliedmaßen der Mitteldiagonalen dem Körper so viel Schwung nach vorne-oben, dass er leicht und ohne sie stark zu belasten über die innere Vordergliedmaße (vordere Einbeinstütze) hinwegrollen kann (Seiferle und Frewein, 2001a).

3.2 Elastische Mechanismen

Von Natur aus bestehen beim Pferd zahlreiche federnde, anatomische Einrichtungen. Diese sind unerlässlich, um den Stoß, der beim Aufkommen des Hufes auf den Boden über die gesamte Gliedmaße auf den Körper übertragen wird, abzuschwächen und zu mildern, und so Schädigungen zu vermeiden.

Dazu gehören das Aufhängen des Brustkorbes zwischen den Schulterblättern der Vordergliedmaßen mittels Muskeln und Aponeurosen, die Winkelung der Gliedmaßen in den Gelenken, vor allem in den Fesselgelenken, die Gelenkknorpelüberzüge, das Fußes der Hufe und Gliedmaßen in schräger Richtung von hinten oben nach vorne unten und schließlich auch der Hufmechanismus (Ruthe et al., 1997).

Der Gelenkknorpel weist nur geringe stoßdämpfende Eigenschaften auf. Es übernehmen mehr der Knochen sowie das periartikuläre Weichteilgewebe diese Aufgabe (Stashak, 1989). Für harte Materialien wie Knochen ist die Dehnung direkt proportional zur Belastung. Wenn die eine verdoppelt wird, wird auch die andere verdoppelt. Sie folgen dem Hookschen Gesetz.

Untersuchungen von Lanovaz et al. (1998) an distalen Bereichen der Pferdegliedmaßen, bei denen Akzelerometer an der distalen und proximalen Hufwand sowie an Fesselbein und Kronbein angebracht waren, brachten die Erkenntnis, dass der Aufprallschock in den Gliedmaßen durch verschiedene Einrichtungen gedämpft wird. In den proximalen Regionen wurden signifikant weniger Aufprallverzögerungen gemessen als in den distalen Regionen.

Die Messungen wurden auf gummiertem Untergrund sowie auf Stahl durchgeführt. Die Beschleunigung wurde als ein Vielfaches der Erdbeschleunigung (g) dargestellt. Bei der Simulation des langsamen Trabes auf Gummiuntergrund betrug sie distal am Huf 14,6 g, proximal am Huf 13,2 g, am Kronbein 11,0 g und am Fesselbein 5,0 g.

Das Auftreffen des Hufes auf eine Stahloberfläche vervielfachte die Werte signifikant (um das 3-5-fache). Der distale Hufanteil erfuhr eine Beschleunigung von 74,0 g, der proximale Hufanteil 65,7 g, das Kronbein nur noch 17,8 g und das Fesselbein lediglich 6,1 g. Das digitale Schockabsorptionssystem ist somit sehr leistungsfähig.

Da die laterale Hufwand nur wenig abzufedern vermag, muss die Dämpfung in anderen Geweben gesucht werden. 30-60% des Aufprallschocks werden bis zum

Fesselbein abgedämpft. Dies kann durch die interphalangealen Gelenke, die Laminae des Hufes sowie das Strahlpolster und die anderen Hufweichteile geschehen (Lanovaz et al., 1998).

Mit Hilfe mehrerer Akzelerometer an Hufbein, Kronbein, Fesselbein und Metacarpus maßen Willemen et al. (1999) die Vibrationen beim Aufprall des Hufes auf den Boden. 67% dieser Vibrationen werden bereits zwischen Hufwand und Hufbein gedämpft.

Huf- und Krongelenk vermindern diese um je nur 6%, im Fesselgelenk werden 9% absorbiert. Nur mehr circa 13% der ursprünglichen Aufprallvibrationen erreichen den Metacarpus.

Die Amplitude an der Hufwand ist um 15% höher beim beschlagenen Huf (ohne Unterschied zwischen normalem Beschlag und Beschlag mit Silikoneinlage). Allerdings ist der Unterschied in der Amplitudenhöhe schon etwas weiter proximal, im Fesselbein und im Metacarpus, verschwunden (Willemen et al., 1999).

Beschleunigungsmessungen an Röhrbeinen von Falaturi (2001) ergaben sehr hohe Belastungen beim Auf- und Abfußen. Nach dem Zweiten Newtonschen Axiom sind die wirkende Kraft und die erzielte Beschleunigung zueinander proportional, die Beschleunigung ist also ein Maß für die Belastung.

So tritt nach Falaturis Berechnungen am Huf bei Bewegung eine bis zu 80-fache Gravitation auf, am Fesselbein dagegen nur noch 50 - 25% davon. Falaturi geht davon aus, dass 50 - 75% vom Fesseltrageapparat abgefangen werden (Falaturi, 2001).

Die oberflächliche Beugesehne hilft beim Durchtreten im Fesselgelenk die Körperlast zu tragen. Das Fesselgelenk wird durch den Fesseltrageapparat, die oberflächliche sowie die tiefe Beugesehne fixiert. Beim Auffußen sind die oberflächliche Beugesehne und der M. interosseus medius die Träger des Fesselgelenks (Seiferle und Frewein, 2001a).

Gegen Ende der Stützbeinphase, wenn das Fesselgelenk aus der Hyperextensionsstellung aufgerichtet wird, werden die tiefe Beugesehne und ihr Unterstützungsband infolge Streckung des Hufgelenks maximal angespannt (s. Abb. 16 Federwirkung des Fesselträgers (aus Hildebrand 2004)). Nach erfolgter Entlastung kippen die Zehengelenke nach hinten ein (Seiferle und Frewein, 2001a).

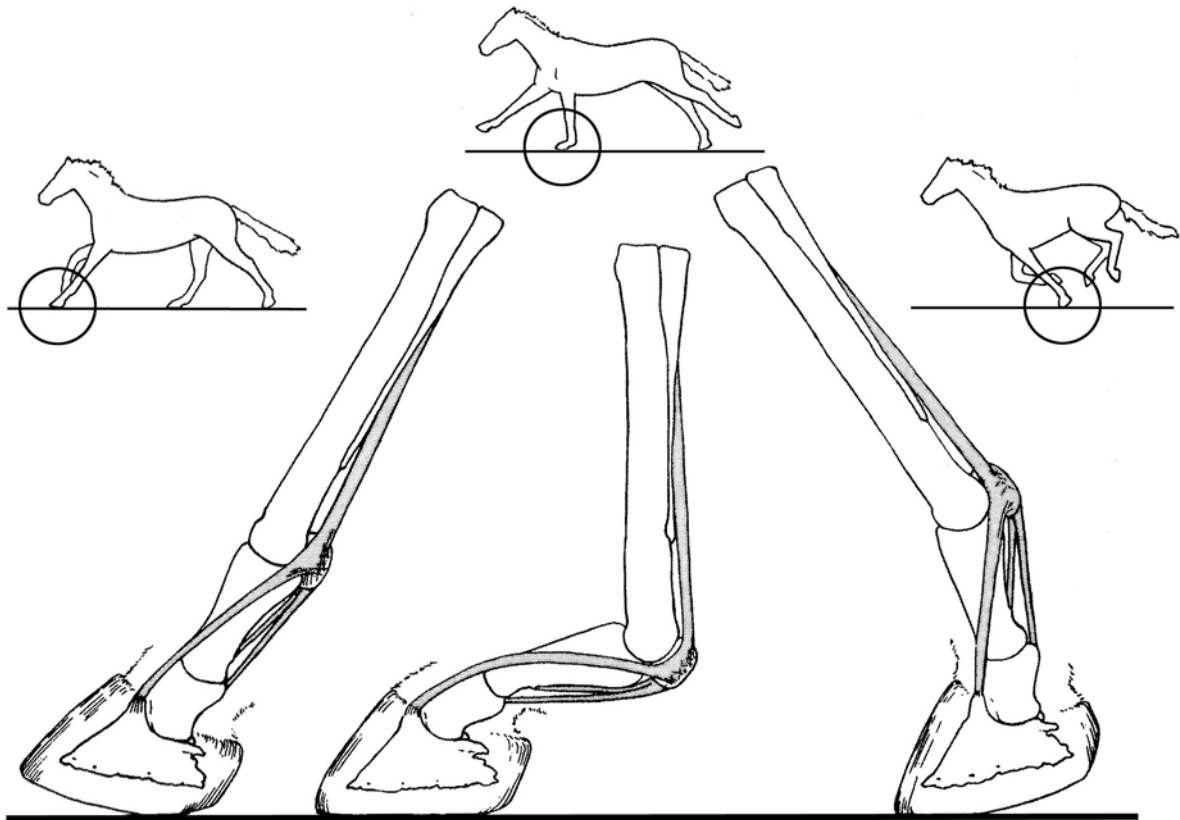


Abb. 16 Federwirkung des Fesselträgers (aus Hildebrand 2004)

Die kleinen Knochen des Karpalgelenks wirken wie ein Puffer zwischen Röhrbein und Unterarm. Entstehende Druck- und Zugkräfte beim Aufsetzen werden in der Struktur jedes kleinen Knochens verteilt. Durch die Dicke der Gelenkknorpel, die Vielzahl und Komplexität der kleinen periartikulären Bänder und durch die Nivellierung der Gelenkflächen zwischen den kleinen Knochen wird eine hohe stoßdämpfende Wirkung erreicht (Evrard, 2004; Gray, 1997).

Das Ellbogengelenk ist ein Scharnier- und Schnappgelenk, dadurch wirkt es federnd. Es lässt nur Extensions- und Flexionsbewegungen zu. Es besitzt starke Kollateralbänder und ist von vielen Muskeln mit kräftigen Sehnen umgeben. Bei Belastung des Beins wird bei der Flexion des Ellbogens ein erheblicher Anteil der einwirkenden Kraft absorbiert. Evrard beschreibt es deswegen als stoßdämpfendes Gelenk (Evrard, 2004). Durch die exzentrische Anordnung der Seitenbänder besteht eine starke Federung (Nickel et al., 2001).

Das Sprunggelenk ist wie das Karpalgelenk aus vielen kleinen Knochen zusammengesetzt und wird von zahlreichen Bändern gut gestützt. Dadurch werden

auch hier die von oben und unten einwirkenden Kräfte verteilt und gedämpft (Evrard, 2004). Unter dem beweglichen Scharniergelenk, das wie ein Wechselgelenk funktioniert, liegen straffe Gleitgelenke, die als Stoßdämpfer dienen (Gray, 1997).

Auch Nickel schreibt, dass es durch den Belastungsdruck zu einem seitlichen Auseinanderweichen der Knochen aufgrund ihrer schrägen Flächen und ihrer Keilform kommt, was der Stoßbrechung dient (Nickel et al., 2001).

Eine weitere elastische Einrichtung ist der Spannbandapparat. Knie und Sprunggelenk sind über die Spannsägenkonstruktion zusammengeschaltet, deren federnde Verbindungen einen guten Teil der auf das Bein einwirkenden Erschütterungen absorbiert.

Das Kniegelenk absorbiert Erschütterungen, indem es Energien an die mächtige Kruppenmuskulatur weiterleitet und sie durch den Femur auch auf Becken, Wirbelsäule und Rumpf überträgt (Gray, 1997). Die Menisken im Knie erfüllen auch die Aufgabe des Puffers zwischen der Tibia und dem Femur und verteilen die einwirkenden Kräfte auf die Gelenkflächen (Evrard, 2004; Nickel et al., 2001).

Das Iliosakralgelenk mit seinen starken Bandverbindungen leitet Erschütterungen direkt vom Hinterbein auf die Lendenwirbelsäule weiter, wo sie teilweise von den Bandscheiben absorbiert werden (Gray, 1997).

Lanovaz et al. wiesen sogar anhand von akzelerometrischen Untersuchungen an den distalen Gliedmaßen nach, dass die Knochen und die interphalangealen Gelenke eine große Rolle bei der Amplitudendämpfung des Aufpralls spielen. Die Frequenzen, die beim Aufkommen des Beins entstehen, vermögen sie jedoch nicht zu beeinflussen (Lanovaz et al., 1998).

Elektromyografisch konnte man feststellen, dass die Protraktion der Hintergliedmaße gegen Ende der Standphase durch eine aktive Verkürzung der Hüftbeuger initiiert wird und dann über die Schwingphase hinweg aufrechterhalten wird durch das passive Zurückschnellen elastischer Strukturen, wie der Aponeurose des M. tensor fasciae latae und des Spannsägenapparats, der den M. flexor digitorum superficialis und den M. peroneus tertius enthält. Für die Protraktion der Hintergliedmaßen genügt also eine Kombination aus der Aktivität relativ kleiner Muskeln für die Einleitung und dem passiven elastischen Rückstoß von Sehnen (Payne et al., 2005).

Das Kraft-Dehnungsdiagramm, das diesen Zusammenhang darstellt, ist linear (bis kurz vor der Schädigung des Materials). Außerdem ist die Kurve für die Belastung und die Entlastung gleich. Die Fläche unter der Kurve ist proportional zur Arbeit, die

benötigt wird, um die Dehnung zu erzielen. Diese Dehnungsenergie wird so lange gespeichert, wie die Last ausgeübt wird, und wird abgegeben, wenn die Last entfernt wird, wie bei einer Feder (Hildebrand und Goslow, 2004).

Die subchondrale Knochenschicht und der spongiöse Aufbau der Enden der Röhrenknochen wirken als Stoßdämpfer und schützen damit den darüberliegenden Knorpel vor zu großen axialen Stößen (Radin und Paul, 1970; Hildebrand und Goslow, 2004).

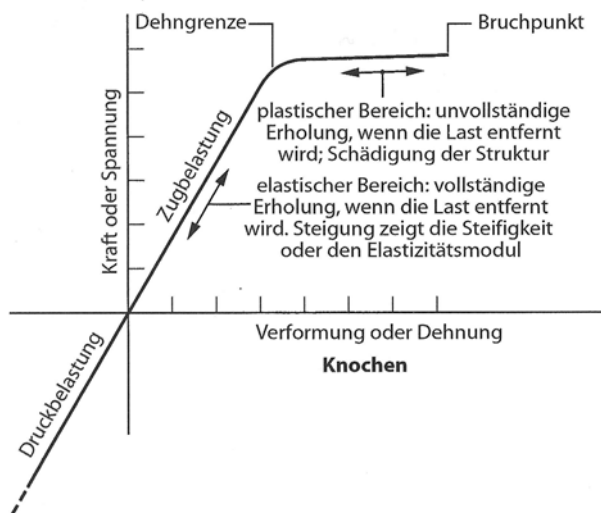


Abb. 17 Kraft-Dehnungsdiagramm von Knochen (aus Hildebrand 2004)

3.3 Schwingungs- und Pendelmechanismen

Pferde bewegen sich durch zyklische Lokomotion fort, eine kontinuierliche Aneinanderreihung gleicher Bewegungseinheiten. Jede ihrer Gangarten ist durch typische Bewegungseinheiten gekennzeichnet. Witte et al. (1995a) bezeichneten die Zeit, in der sich ein vollständiger Bewegungsablauf vollzieht, und die Strecke s zurückgelegt wird, als Bewegungseinheitsdauer (BED). Ihre Untersuchungen ergaben, dass Pferde eine höhere Geschwindigkeit überwiegend durch Vergrößerung der zurückgelegten Strecke s pro BED erreichen. Diese Tendenz, die Frequenz der Bewegung beizubehalten, spricht dafür, dass Resonanzmechanismen eine bedeutende Rolle für die Fortbewegung der Pferde spielen. Es handelt sich dabei um Schwingungen, die sich bei der Vernachlässigung von Reibungsverlusten ohne äußere Einwirkungen selbst erhalten würden (perpetuum mobile).

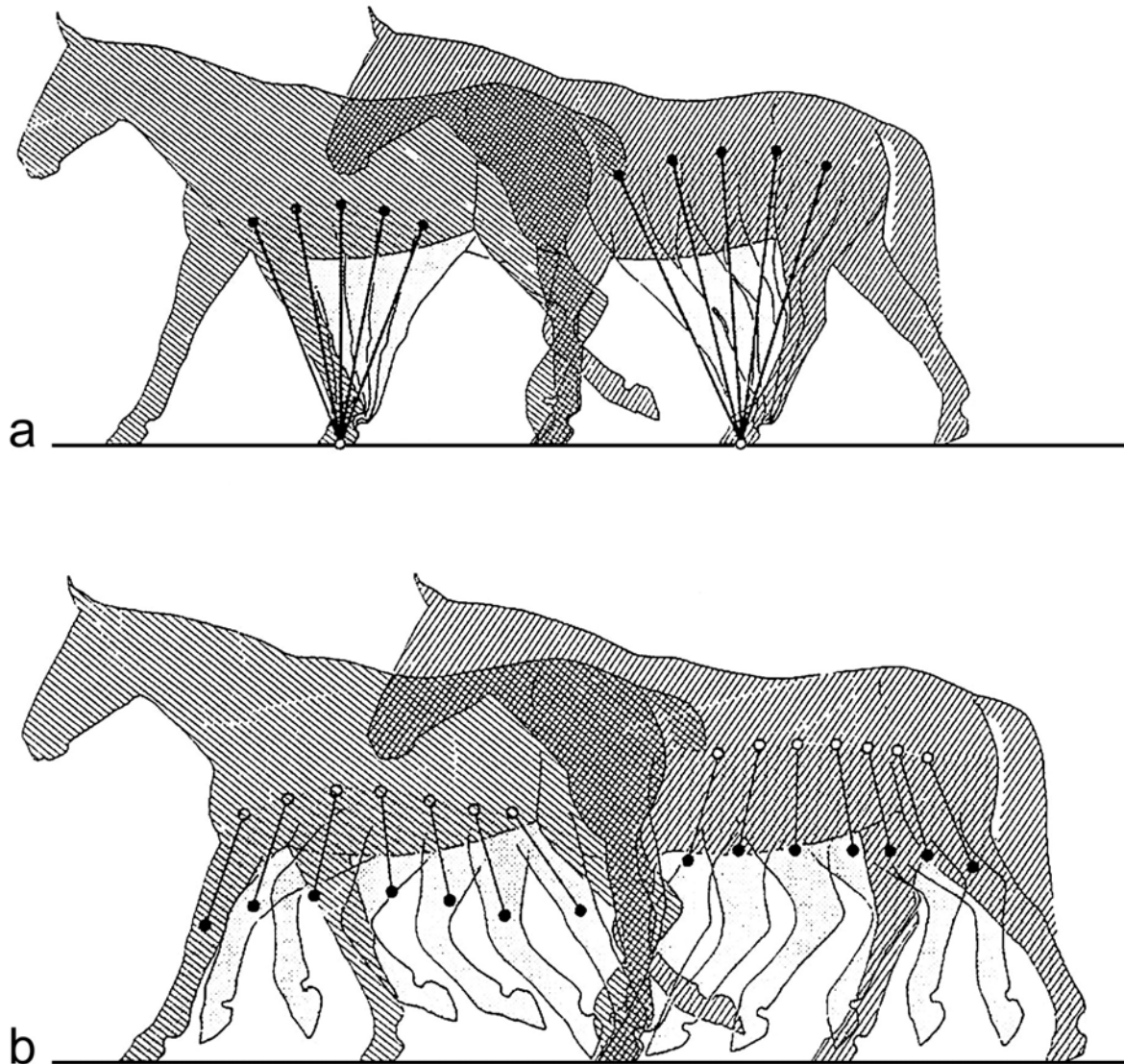


Abb. 18 Pendelmodelle (aus Witte 1995)

Witte et al. übertrugen das Pendelprinzip, das bisher nur für den menschlichen Gang aufgestellt wurde, auf das Pferd. Dabei handelt es sich in den Standphasen um ein inverses Pendel (s. Abb. 18 a), bei dem der Körperschwerpunkt auf einer ungefähren Kreisbahn um den Fuß über den Boden schwenkt. In der Schwungbeinphase bewegt sich dagegen der Schwerpunkt des Beines wie ein hängendes Pendel um eine Aufhängung am Rumpf (s. Abb. 18 b). Man nennt dies ein äquivalentes Beinpendel (Witte et al., 1995a).

Hildebrand und Goslow (2004) bringen die Pendelmechanismen mit dem Energieerhalt in Zusammenhang, da beim Auf- und Abschwingen der Extremitäten ständig kinetische in potentielle Energie umgewandelt wird und umgekehrt. Die

Eigenfrequenz jeden Pendels ist von seiner Länge abhängig, je länger es ist, umso länger ist die Pendelperiode. Aus diesem Grund laufen die mit langen Beinen ausgestatteten Pferde mit großen langsamen Schritten, im Gegensatz zu kurzbeinigen Tieren, die mit schnellen kurzen Schritten laufen. Selbst wenn ein Tier seine Beine nicht immer genau in ihrer Eigenfrequenz pendeln lässt, kann es bei langsamer oder mittlerer Fortbewegungsgeschwindigkeit immer noch viel Energie in Form von verringerter Muskelarbeit einsparen.

Um die Hypothese zu belegen, dass im Schritt das zugrundeliegende Prinzip ein Pendelmechanismus ist, bedienten sich Witte et al. (1995a) der „Stick Figures“, die Krüger 1937, 1938 und 1939 für alle 3 Gangarten veröffentlichte (s. Abb. 19). Sie untersuchten daran die Bedeutung des Pendelprinzips im Vergleich der Gangarten Schritt, Trab und Galopp, sowie anhand eigener Erhebungen über die Lokomotion des Pferdes. Die Vorderextremitäten wurden ab dem skapulo-thorakalen Gelenk, die Hinterextremitäten ab dem Hüftgelenk untersucht.

Die Winkelbewegungen der Pferdebeine (Winkelausschläge der Verbindungslinie zwischen proximalem Gelenk und dem Beinschwerpunkt) werden in allen Gangarten von jeweils einer sinusförmigen Schwingung geprägt. Auch die Abmessungen dieser Strecke, die Beinpendel, haben in der jeweiligen Gangart während des Bewegungszyklus etwa konstante Längen. Für die Vorderextremität werden in allen Gangarten Längen des äquivalenten Beinpendels um 0,40 m gemessen, für die Hintergliedmaßen ergeben sich Werte um 0,28 m.

Jedoch entsprechen nur im Schritt die aus den ermittelten Längen L der äquivalenten Beinpendel zu berechnenden Eigenschwingzeiten T etwa den gemessenen BED:

Vorderextremität: $BED_{\text{Langsamer Schritt}} = 1,27 \text{ sec}$

Hinterextremität: $BED_{\text{Schritt}} = 1,06 \text{ sec}$

Die unterschiedlichen Eigenschwingzeiten der Vorder- und Hintergliedmaßen bedingen zwar, dass es nicht eine einzige optimale BED mit einer zugeordneten Optimalgeschwindigkeit bei Pferden gibt, führen andererseits aber dazu, dass der Bereich energetisch günstiger Geschwindigkeiten vergrößert wird: Schrittgeschwindigkeiten zwischen 1 m/s und 2 m/s sind ohne größere energetische Nachteile frei wählbar.

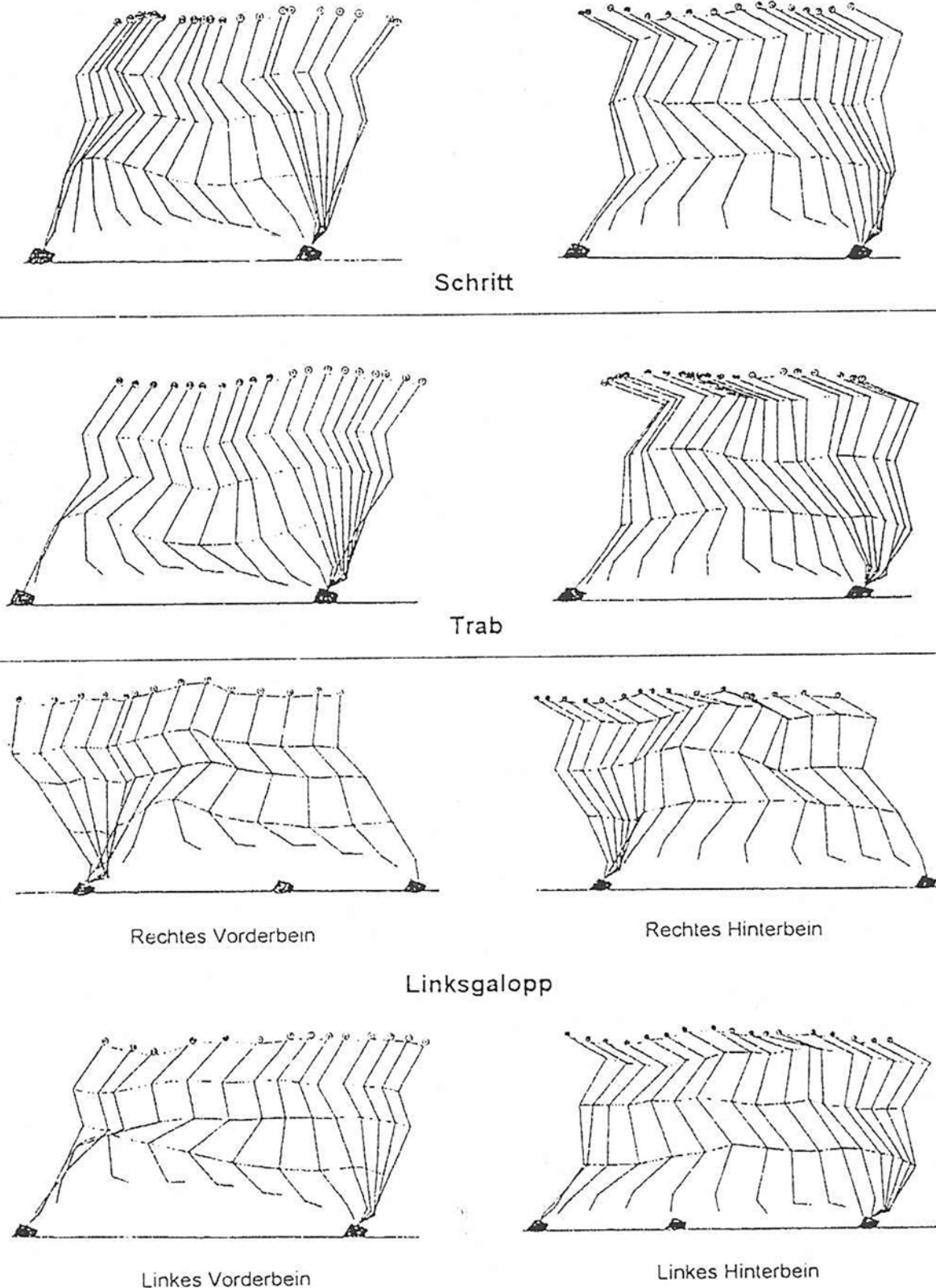


Abb. 19 Stick figures (aus Witte 1995)

Es kann daraus die Schlussfolgerung gezogen werden, dass Pferde im Schritt die Pendelbewegungen ihrer Beine nutzen. Das bedeutet verringerten Energieaufwand für die Fortbewegung.

Im sehr schnellen Schritt wird die BED deutlich kürzer, als es den Eigenschwingzeiten des Pendels entsprechen würde. Dieses Phänomen wird im Trab und Galopp noch ausgeprägter. Zur Nutzung der Eigenschwingungen der Beinpendel müssten diese durch Beugung der Extremität noch weiter verkürzt werden. Dies ist in der Schwungphase andeutungsweise zu beobachten, erreicht aber nicht das Ausmaß, das zur energiesparenden Nutzung der Eigenschwingungen nötig wäre. Die Beine müssen also bei höherer Geschwindigkeit immer durch zusätzlichen Energieaufwand beschleunigt werden. Physikalisch formuliert, müssen die Beinpendel mit einer von ihrer Resonanz abweichenden Frequenz „zwangserregt“ werden.

Pferde haben durch die Verlagerung ihrer Muskelmassen nahe an oder sogar auf ihren Körperstamm (und die damit einhergehende Verkürzung der „äquivalenten Beinpendel“) sehr gute Voraussetzungen für eine energiesparende Fortbewegung geschaffen (Witte et al., 1995a; Hildebrand und Goslow, 2004).

Um eine Vergrößerung des Raumgewinns pro Zyklus zu erreichen, müssen Pferde Schwebephasen einfügen oder beispielsweise ein Gelenk körperintern verschieben. Dies wird durch Translation im skapulo-thorakalen Gelenk oder durch Verlagerung der proximalen Drehachse der Vorderextremität auf den dorsalen Teil der Skapula erreicht (Witte et al., 1995a).

Zusätzlich konnte ein anderes interessantes Phänomen beobachtet werden: Pferde stellen in allen Gangarten ihre Vorderbeine in der Mittellage nach vorne, gegen die Bewegungsrichtung aus, während die Hinterbeine nach hinten, in Bewegungsrichtung ausgestellt sind. Dieses „Strecken“ erreicht im Trab fast das gleiche Ausmaß wie im Galopp. Der durch die Vorderbeine induzierte „Bremsstoß“ wird durch den vermehrten Schub der Hinterbeine kompensiert (Witte et al., 1995a).

Da für die Gangarten Trab und Galopp Pendelmechanismen keine Rolle spielen, befassten sich Witte et al. mit den sogenannten Federschwingungen, die diese Gangarten biomechanisch erklären (Witte et al., 1995b).

Um die Existenz elastischer Energiespeicherung im Muskel-Sehnen-Komplex darzustellen, und die Nutzung von Federmechanismen im Pferdebein mit seinen kurzen Muskelbäuchen und langen Sehnen zu veranschaulichen, benutzen sie folgendes Modell:

Beim Einfedern der Gliedmaßen beim Bodenkontakt wird der Muskel-Sehnen-Komplex der *Mm. flexores digitorum* passiv gedehnt. Dies wird durch die Führung der Sehnen über „Umlenkrollen“ der Fesselgelenke ermöglicht. Mit einer Kraftmessplatte und einem Ultraschall-Bewegungsanalysesystem stellten sie bei sogenannter quasi-statischer Belastung im Stand bei Belastung und Entlastung einer einzelnen Gliedmaße die Zusammenhänge zwischen Bodenreaktionskraft und Bewegung definierter Knochenpunkte dar. Setzt man die Abstandsänderung zwischen Huf und proximalem Gelenk (Schultergelenk / Hüftgelenk) in Relation zur aufgebrachten Last, so lässt sich die Federsteifigkeit des gesamten Beines berechnen. Sie beträgt 50 N / mm im Stand. Während der Fortbewegung wirken noch Längskräfte auf das Bein, so dass sich eine tatsächlich wirksame axiale Federsteifigkeit von 32 N / mm ergibt. Dieser Wert lässt sich durch die Effekte der Reihenschaltung von Sehne (Kollagen) und Muskel (Titin) (s. Abb. 3 Muskelfedermodell (aus Scheunert/Trautmann 1987)) sowie das Auftreten von Schwung- und Schwebephasen auch theoretisch begründen (Witte et al., 1995b).

Die Auslenkung der Muskel-Sehnen-Komplexe wird nach dem Muskelfedermodell beim Abfußen überwiegend wieder in kinetische Energie umgesetzt. Im Trab speichert der Muskel-Sehnen-Komplex 80% der Energieschwankungen aus der Körperschwerpunktsbewegung.

Mit Hilfe eines selbst erstellten Fußfolgendigramms konnten die Autoren unter anderem die Dauer des Bodenkontakts aller vier Gliedmaßen simultan während der drei Gangarten feststellen. Je nachdem, wie viele Gliedmaßen das Pferd während des größten Teils der Standdauer am Boden hat, werden die Gangarten in Zwei-Feder-System (Trab) und Drei-Feder-System (Schritt, Galopp) eingeteilt (Witte et al., 1995b).

Je nach Gangart „hüpft“ das Tier auf einer oder mehreren Federn, wobei das Einfedern der einzelnen Beine entsprechend der Fußfolge zeitlich versetzt ist. Damit die Federn überhaupt gespannt werden können, muss das Bein Bodenkontakt haben.

Mit einer Gleichung, die noch die Körpermasse des Pferdes, den Duty Factor (Anteil der Zeit an der BED, in der sich mindestens ein Bein am Boden befindet) sowie die axiale Beinsteifigkeit berücksichtigt, lässt sich dann die Dauer der Eigenschwingzeit jedes Systems errechnen.

Der Trab mit dem Zwei-Feder-System weist eine Eigenschwingzeit von

$BED_{\text{Trab}} = 0,71$ sec auf, inklusive der Schwebephase. Im Galopp errechnete sich ein Wert von $BED_{\text{Galopp}} = 0,56$ sec. Beide errechneten Werte stimmen mit den gemessenen fast überein (Trab: 0,69 sec, Galopp: 0,55 sec). Für den Schritt musste auf das Ein-Feder-Modell zurückgegriffen werden, da das Ergebnis vom Drei-Feder-Modell ($BED_{\text{Schritt}} = 0,50$ sec) offensichtlich falsch war. Die neue Berechnung mit $BED_{\text{Schritt}} = 0,85$ sec stimmt schon eher mit dem gemessenen Wert von 0,92 sec im schnellen Schritt überein. Witte et al. schlagen deshalb im Gegensatz zum „Pogo-Stick-Modell“ (dt.: Springstock-Modell) der schnelleren Gangarten ein „Skateboard-Modell“ für den Schritt vor: alle Extremitäten bis auf eine führen als starre Pendelschwinger den Körperschwerpunkt auf seiner Bahn, jeweils eines der Beine verursacht zusätzlich als Axialfederschwinger den Bewegungsfortschritt des Gesamtkörpers. Die Pendelmechanismen dominieren die Bewegungen und mit zunehmender Geschwindigkeit gewinnen die Federn immer mehr an Bedeutung. Zum Beispiel zwingen im langsamen Schritt die Pendelbewegungen die BED auf 1,20 sec. Wird das Pferd schneller, können Federmechanismen den zusätzlichen Energiebedarf für die Zwangserregung der Beinpendel decken und das Pferd erreicht eine BED von 0,9 sec. Im Trab und im Galopp wird das zeitliche Schema der Bewegung auch mit zunehmender Geschwindigkeit wegen der den Federn aufgezwungenen Resonanzschwingungen konstant gehalten, der Geschwindigkeitsgewinn wird vorrangig durch Vergrößerung des Raumgewinns erzielt. Wenn mit steigender Geschwindigkeit ein Fußungsschema unökonomisch oder die Belastung zu hoch wird, wird das nächste Schema, gleich einem „Drei-Gang-Schaltgetriebe“, genutzt. Bei hohen Galoppgeschwindigkeiten sind die Energiesparmechanismen offensichtlich ausgeschöpft, für den Geschwindigkeitszuwachs wird keine Frequenzsteigerung mehr angestrebt, sondern eine Vergrößerung des Raumgewinns pro BED erzielt (Witte et al., 1995b).

Hodson et al. (2000) erfassten in Ganganalysen mit Hilfe einer Kraftmessplatte und Videoaufnahmen gleichzeitig Bodenreaktionskräfte und Winkelungen der einzelnen Gelenke der Vordergliedmaßen im Schritt. Hierbei stellten sie Folgendes fest:

Das Bein verhält sich in der Standphase wie ein Federsystem, wobei die größten Winkelausschläge der Streckung des Fesselgelenks die natürliche Schwingfrequenz des Beines repräsentieren. Allerdings entsprechen zeitlich gesehen die Kurven und Peaks der Extension des Fesselgelenks nicht genau der vertikalen Kraft. Vielmehr

fällt ein erster Peak auf das Abrollen der kontralateralen Vordergliedmaße und ein zweiter Peak auf das Abrollen der ipsilateralen Hintergliedmaße. Diese Ergebnisse führen zu der Annahme, dass die Schwingfrequenz des Beines mit der zeitlichen Abfolge der Schritte abgestimmt wird. Dies geschieht durch die Muskeln, die die Spannung der Sehnen (= Federn) entsprechend anpassen (Hodson et al., 2000).

3.4 Gelenkmomente

Die Forschergruppe um Clayton, Hodson et al. (2000) veröffentlichte eine Studie über die an den Gelenken der Vorderbeine im Schritt wirkenden Kräfte, die sie mit einer Ganganalyse und inverser Dynamik ermittelte.

Das Netto-Gelenkmoment wird durch das Netto-Drehmoment um dieses Gelenk repräsentiert. Gelenkkraft kann als ein Maß für die Rate der mechanischen Energieerzeugung und –absorption durch das Gelenk angesehen werden. Rechnerisch gesehen ist Gelenkkraft das Produkt aus Netto-Gelenkmoment und Winkelgeschwindigkeit.

Wenn die Gelenkkraft positiv ist, wird Energie erzeugt. Dies ist der Fall, wenn das Netto-Gelenkmoment in die gleiche Richtung weist wie die Winkelgeschwindigkeit des Gelenks. Hierbei verkürzt sich der Muskel, um Spannung aufzubauen (konzentrische Kontraktion).

Demzufolge ist die Gelenkkraft negativ und mechanische Energie wird absorbiert, wenn das Netto-Gelenkmoment in die entgegengesetzte Richtung wie die Winkelgeschwindigkeit zeigt. Der Muskel wird gedehnt, um Spannung aufzubauen (exzentrische Kontraktion).

Momente an der anatomischen Extensorseite der Gelenke werden als positiv angesehen, an der Flexorseite als negativ.

Die Kalkulation der Netto-Gelenkmomente basiert auf der Annahme des quasi-statischen Gleichgewichts, das den Effekt von Trägheit und kleinen linearen Beschleunigungen der Segmente in der Standphase vernachlässigt (Clayton, Hodson et al. 2000).

3.5 Gelenkschmierung

Die Schmierung lebender Gelenke ist bemerkenswert effektiv. Die Reibung in einem Gelenk ist gleich der Kraft, die das Gelenk belastet, multipliziert mit einem

Reibungskoeffizienten. Für einen gewachsenen Ski, der auf trockenem Schnee gleitet, ist der Koeffizient ungefähr 0,18. Für Eis, das auf Eis gleitet, ist er ungefähr 0,02, für bewegliche Gelenke liegen die Werte zwischen 0,002 und 0,04.

Die außerordentlich geringe Reibung in synovialen Gelenken ist auf eine Kombination aus Grenzschmierung und Depotschmierung zurückzuführen.

Bei der Grenzschmierung befindet sich das Schmiermittel zwischen zwei Oberflächen. So treten weniger Festkörperkontakte auf und der Druck auf ihnen ist geringer. Ein Großteil der Scherkräfte tritt zwischen Molekülen des Schmiermittels auf, sodass Reibung und Abrieb reduziert sind. Die leichte Inkongruenz, die bei Gelenken von Tieren vorkommt, ermöglicht zudem die sogenannte Flüssigfilmschmierung. Hierbei ist die schmierende Oberfläche wie ein Keil geformt. Wenn sich das Gelenk dreht, rollen die Oberflächen auf einem Schmiermittelfilm von zunehmender Dicke und kompensieren so das Schmiermittel, das weggequetscht wird. So können die zwei Gelenkoberflächen komplett voneinander ferngehalten werden, obwohl sie unter einem beträchtlichen Druck stehen.

Die Depotschmierung funktioniert folgendermaßen: Gewebknorpel besteht zu 20-40% aus Kollagen (das bei Zugbelastung steif ist), aus Proteoglykan (das bei Druckbelastung steif ist), aus Zellen, Lipiden und anderen Proteinen. Diese bilden eine schwammartige Matrix. Das restliche Knorpelvolumen besteht aus interstitieller Flüssigkeit, die den Schwamm ausfüllt und eine Quellung der Proteoglykane bewirkt. Bei Druckeinwirkung wird die Flüssigkeit durch die Poren des Knorpels gedrückt (wobei die Belastung verteilt wird) und aus dem Knorpel in den belasteten Teil des Gelenks abgegeben, wo sie schmiert. Wenn die Last von einem Teil des Gelenks entfernt wird, wie es gewöhnlich während einer Drehung geschieht, wird die Flüssigkeit durch die Elastizität der Matrix und durch die elektrische Bindung des Wassers an Proteoglykane zurück in den Knorpel gesaugt. Die nicht perfekte Passform der Gelenkoberflächen erleichtert diesen Wiederaufladeprozess (Hildebrand und Goslow, 2004).

4 Biomechanik einzelner Abschnitte des Pferdekörpers

4.1 Biomechanik des Rumpfes

4.1.1 Statik des Rumpfes

Das Bogen und Sehne - Modell

Van Weeren (2004) wie auch Rooney (1969) stellten anhand des „Bogen und Sehne“-Konzeptes von *Slijper*, der 1946 das „Brückenkonzept“ von *Krüger* (1939) (s. Abb.) überarbeitet hatte,

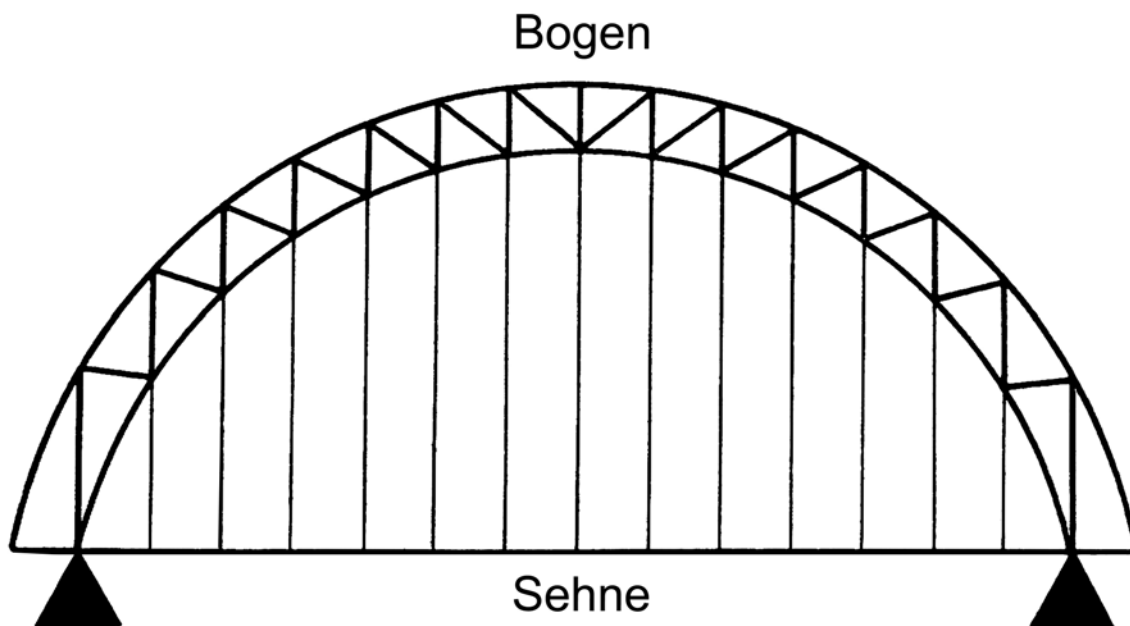


Abb. 20 Bogen-Sehnen-Brücke (aus van Weeren 2004)

Überlegungen an zum Zusammenspiel von Wirbelsäule, Bändern und Muskeln. In der Abbildung Abb. 21 bezieht *Slijper* nicht nur die Wirbelsäule und Beine ein, sondern auch den Brustkorb, das Sternum und die Muskulatur des ventralen Abdomens. Die Wirbelsäule stellt hier den nach dorsal konvexen Bogen dar, der von der ventralen Bauchmuskulatur als Sehne unter innere Spannung gesetzt wird. Die Wirbelsäule erfährt dabei eine Kompression, während das Lig. supraspinale unter Dehnungsspannung gerät.

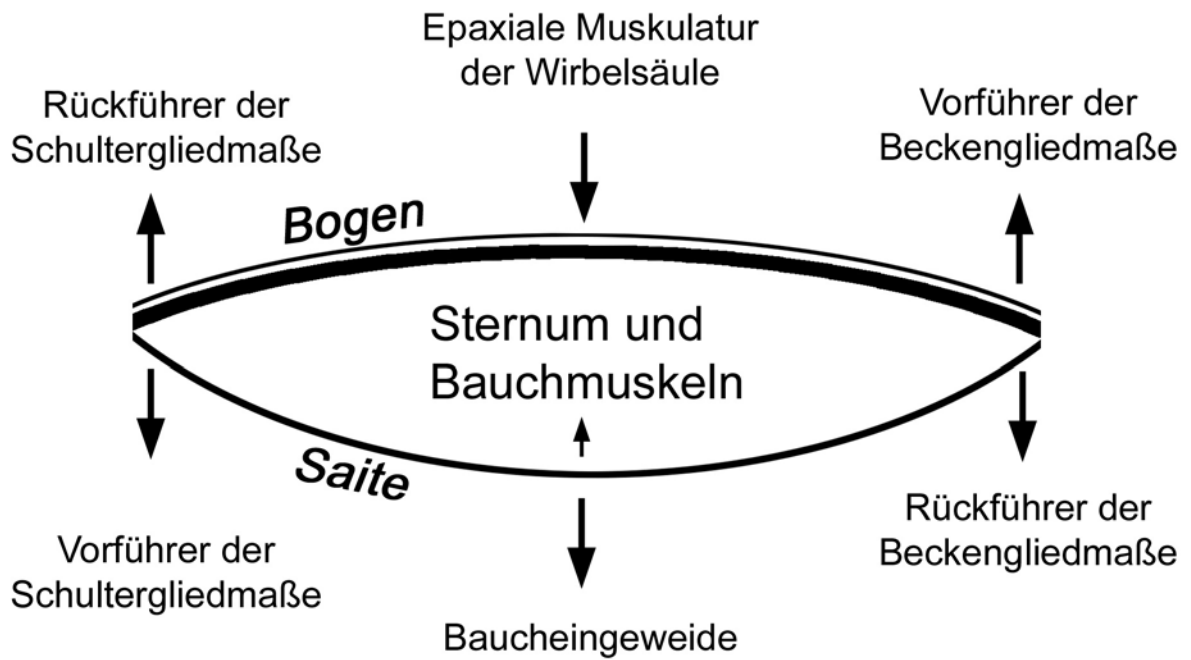


Abb. 21 Bogen und Sehne-Konzept (modifiziert nach van Weeren 2004)

Durch den Zug der Baucheingeweide wird nach Rooney eine Vergrößerung der Wirbel-Kontaktflächen erreicht, im Gegensatz zur Situation bei einer geraden oder nach ventral gebogenen Form der Wirbelsäule, bei der sich die Kontaktflächen zwischen den Wirbelkörpern beim Zug nach unten verkleinern würden (s. Abb. 22 Wirbelkontaktflächen (aus Rooney 1969).

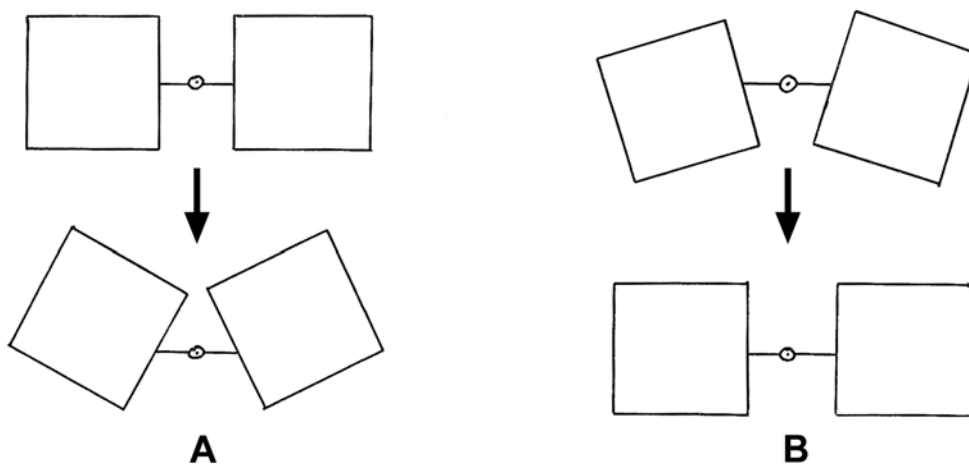


Abb. 22 Wirbelkontaktflächen (aus Rooney 1969)

Wird also die Bauchmuskulatur, vor allem der *M. rectus abdominis*, kontrahiert, so wird der Bogen gespannt und der Rücken wölbt sich auf (Flexion). Dasselbe passiert indirekt bei der Retraktion der Vorderbeine und der Protraktion der Hinterbeine (s. Abb. 21). Umgekehrt kommt es beim Rückführen der Hinter- und Vorführen der Vorderbeine zu einer Extension des Rückens, was wiederum im Zusammenhang mit der Fusion des *M. longissimus dorsi* mit der Aponeurose des *M. gluteus medius* steht. Rooney merkt an, dass die Anatomie des Thorakolumbalbereiches normalerweise die Extension nicht im selben Ausmaße wie die Flexion zulässt. Hildebrand und Goslow (2004) erweitern das Bogen und Sehne - Konzept noch um den Violinenbogen, der leicht konkav mit nach unten gebogenen Enden geformt ist. Außerdem vergleichen sie die Halswirbelsäule mit einem umgedrehten Schützenbogen, dessen Saite das *Lig. nuchae* darstellt.



Abb. 23 Violinen- und Schützenbogen (aus Hildebrand 2004)

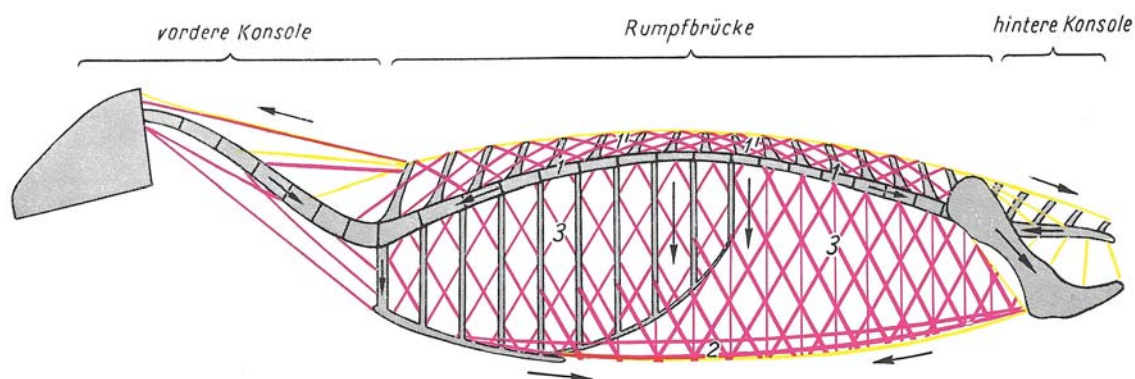


Abb. 24 Rumpfbücke, vordere und hintere Konsole (aus Nickel, Schummer, Seiferle, Band I, 2001)

Schema der statischen Konstruktion des Stammes

Grau: druckfeste Skeletteile; gelb: passive, rot: aktive Verspannungen und Tragvorrichtungen aus zugfesten, teils aber auch elastischen Bändern sowie Muskeln und ihren Sehnen und Aponeurosen

1 Untergurt, 1' Obergurt des Brückenbogens; 2 „Sehne“, welche die beiden Enden des „Bogens“ verspannt; 3 Aufhängevorrichtung der „Sehne“ am „Bogen“ der Rumpfbücke

Sie stellen auch klar, dass alle vorgeschlagenen Analoga den Nachteil haben, dass sie passive statische Systeme sind, während der Körper aktiv und dynamisch ist (Hildebrand und Goslow, 2004).

4.1.2 Dynamik des Rumpfes

Die Beweglichkeit der Wirbelsäule wurde von der Arbeitsgruppe um Townsend (Townsend et al., 1983; Townsend und Leach, 1984) *in vitro* untersucht. Diese kamen zu folgenden Ergebnissen: die Lumbalregion ist sowohl in der Lateralflexion, wie auch in der Axialrotation sehr eingeschränkt, in kranialer Richtung wird die Mobilität immer größer. Wegen des Fehlens von aktiven Strukturen in der Studie an Präparaten entspricht das Ergebnis jedoch nicht ganz der Realität. Nach Rooneys (1969) Meinung ist der Bogen der Bogen-Sehne-Konstruktion elastisch und bleibt gebogen, auch wenn alle Muskulatur entfernt würde und nur noch Wirbel und Bänder vorhanden wären.

Versuche mit Hautmarkern konnten auch keine zufriedenstellende Neuerung in der Untersuchung der Wirbelsäulenbeweglichkeit erbringen, da die komplexen und gekoppelten Bewegungen der Wirbel nicht mit oberflächlich angebrachten Markern adäquat nachvollzogen werden können.

Eine invasive Methode am lebenden Tier wurde deswegen von der Utrechter Gruppe durchgeführt (Faber et al., 2000; Faber et al., 2001a; Faber et al., 2001b): Sie setzten Steinmann Stifte in die Procc. spinosi von bestimmten Wirbeln und brachten daran dreidimensionale Marker an (s. Abb. 25). Die Bewegungen dieser dreidimensionalen Marker in Schritt, Trab und Galopp wurde mit einem Videosystem erfasst.

Die Untersuchung mit den Steinmann Stiften brachte folgende Ergebnisse:

Im Trab ist am wenigsten spinale Beweglichkeit zu erkennen, die Flexion-Extension übertraf bei allen Wirbeln nicht 2,8-4,9°, die Lateralflexion lag bei 1,9-3,6° und die Axialrotation bei ungefähr 3°.

Im Schritt ist der Bewegungsspielraum der Beugung-Streckung kaudal von Th10 circa 7°, die seitliche Beugung ist am stärksten in den kranialen Brustwirbeln und dem Beckensegment (Werte bis zu 5,6°), die niedrigsten Werte wurden zwischen Th17 und LW5 gemessen (<4°). Die Achsenrotation steigt graduell von 4° an Th6 bis 13° am Tuber coxae an (Faber et al., 2000; Faber et al., 2001a; Faber et al., 2001b).

Der Galopp wies, wie erwartet, größere Werte für die Flexion-Extension auf, und zwar maximale Werte von $15,8^{\circ} \pm 1,3^{\circ}$, wobei die größte Bewegung zwischen LW5 und S3 gefunden wurden.

Die Lateralbeugung ist maximal $5,2^{\circ} \pm 0,7^{\circ}$ und die Axialrotation $7,8^{\circ} \pm 1,2^{\circ}$.

Die grafische Darstellung der Messungen ergab für Flexion-Extension eine einfache sinusoidale Kurve im Galopp und eine doppelte Sinuskurve für Schritt und Trab. Lateralflexion und axiale Rotation haben die Form eines einzelnen Peaks in allen drei Gangarten (Faber et al., 2000; Faber et al., 2001a; Faber et al., 2001b).

Dies steht in direktem Zusammenhang mit der Symmetrie der Gangarten und dem Einfluss der Stellung der Hinterextremitäten auf die Kinematik der Wirbelsäule.

Die Variabilität innerhalb eines Pferdes lag bei Beugung - Streckung und bei der Achsenrotation bei 6-8%, die laterale Beugung hatte sogar einen Spielraum von 8-18%.

Die interindividuellen Unterschiede waren noch wesentlich größer: bei der Lateralflexion betragen sie zwischen 16% und 25%, bei der Rotation um die anderen beiden Achsen lagen sie bei 10-16% (Faber et al., 2000; Faber et al., 2001a; Faber et al., 2001b).

In einer Studie mit Hautmarkern (Licka et al., 2001) lagen die Lateralbewegungen des Kopfes bei 1,72%, seine dorsoventralen Bewegungen bei 4,06%. Die größte Lateralbewegung des Rückens war auf Höhe von Th5 festzustellen (3,15%), seine größte dorsoventrale Bewegung auf Höhe von Th16. Sie betrug hier 4,94% (Licka et al., 2001).

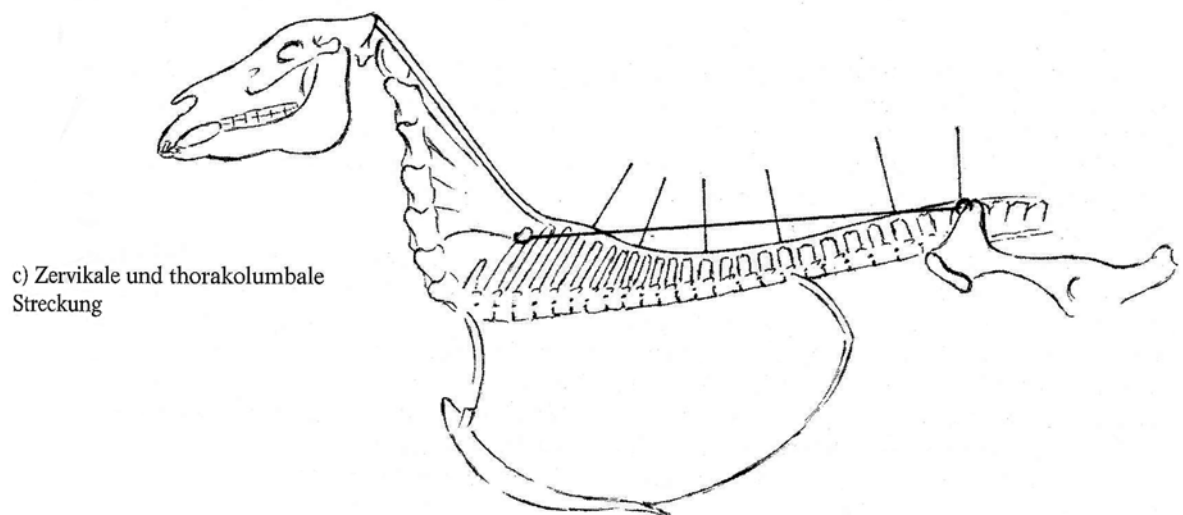
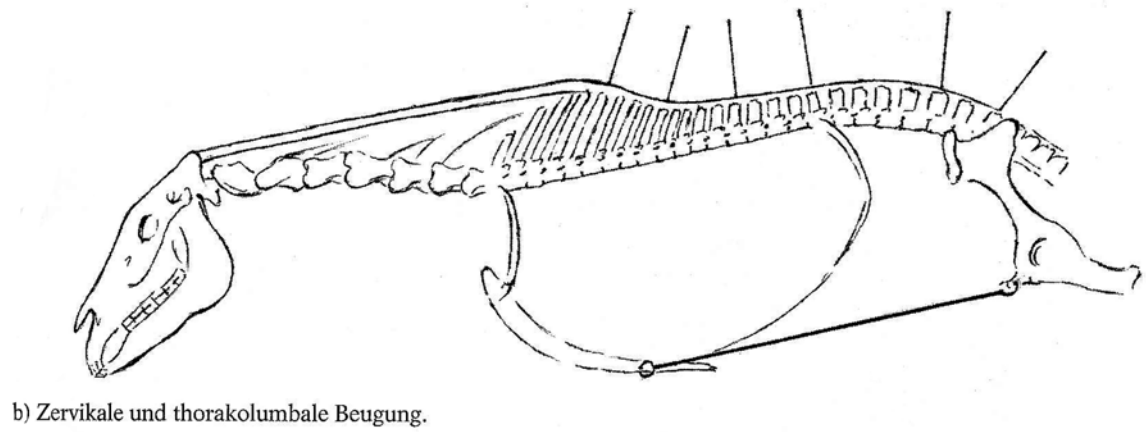
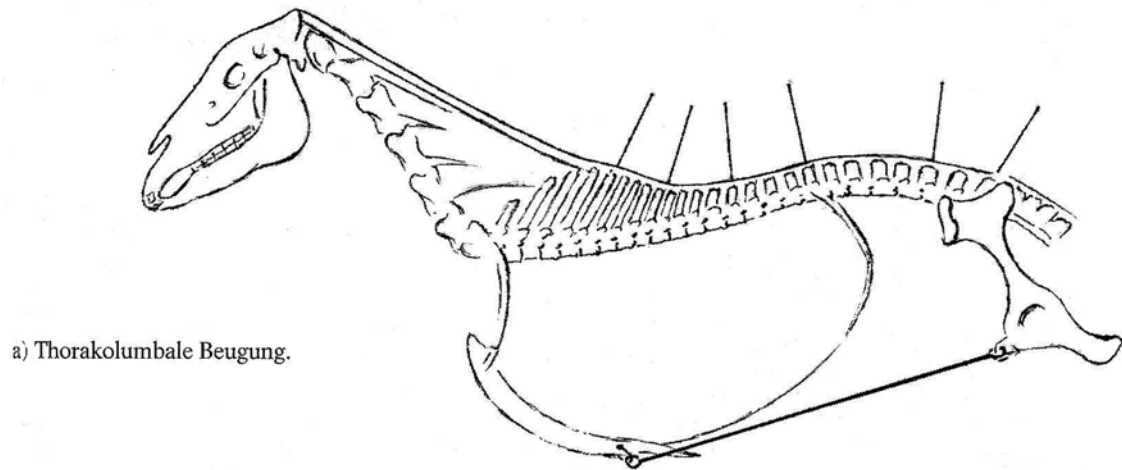


Abb. 25 Flexion und Extension der Wirbelsäule (aus Denoix 2000)

Die Bewegungen der Wirbelsäule hängen in großem Maße von der sie umgebenden Muskulatur ab. Rooney (1969) beschreibt die Wirbelsäule als eine Achse, auf die die Kräfte von den Gliedmaßen einwirken. Das erweiterte Modell definiert noch die Punkte, um die die Wirbelsäule pendelt: als Mittelpunkt den Diaphragma-Wirbel, kaudal die Lumbosakral-Iliosakralgelenke und kranial das Zerviko-Thorakalgelenk. Vorderer und hinterer Punkt verkörpern auch zwei Querachsen.

Jede Gliedmaße übt eine seitlich-vorwärtsgerichtete (schräge) Kraft auf die Wirbelsäule aus. Die Wirbelsäulenmuskulatur, vor allem die epaxiale (über der Wirbelsäule angesiedelte) Muskulatur, absorbiert oder widersteht den seitlichen Kräften, um eine Vorwärtsbewegung zu ermöglichen (Rooney, 1969).

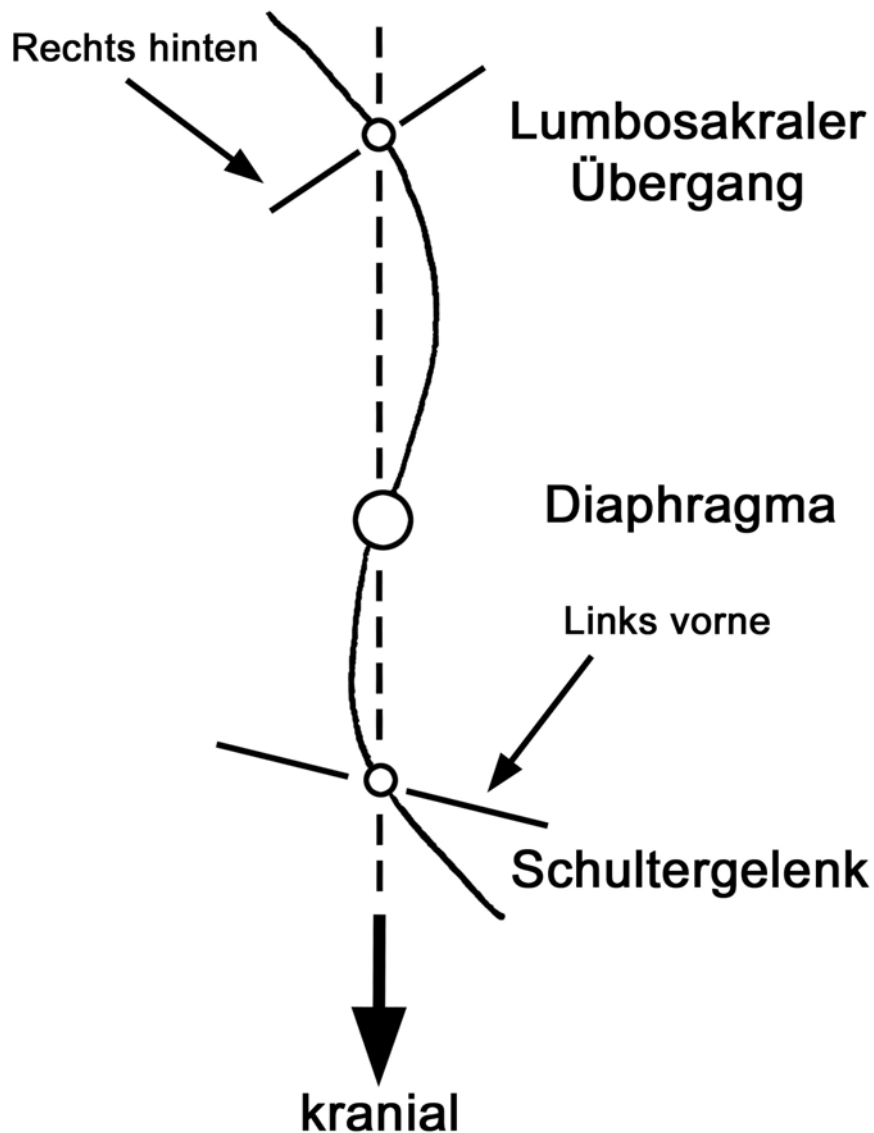


Abb. 26 Lateralflexion der Wirbelsäule (aus Rooney 1969)

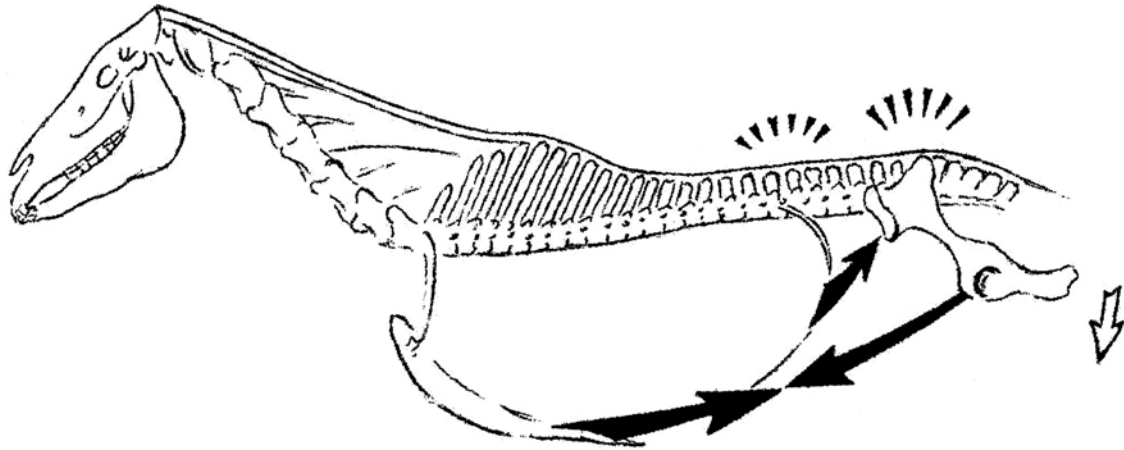
Wenn sich zum Beispiel im Trab in der zweiten Hälfte der Standphase die eine Hintergliedmaße vom Boden abdrückt, wirken schräge Kräfte auf die Wirbelsäule (zusammengesetzt aus vorwärts- und seitwärtsgerichteten Komponenten). Die Wirbelsäulenmuskulatur absorbiert die seitlich wirkenden Kräfte, um die Vorwärtsbewegung zu steigern (Faber et al., 2001a). Die Wirbelsäule pendelt so beispielsweise im Schritt leicht hin und her, ohne weit nach rechts und links auszuschlagen (Rooney, 1969). Im Gegensatz zum Schritt werden die Rückenmuskeln im Trab noch deutlich stärker beansprucht. Sie versteifen dadurch die Wirbelsäule so gut wie möglich, um schädlichen Lateralbewegungen entgegenzuwirken und um das Seitwärtspendeln des Körperschwerpunktes zu begrenzen (Faber et al., 2001a),

Bewegungen der Beine rufen aber auch vertikale Lageveränderungen der Wirbelsäule hervor. So bewirkt zum Beispiel das Abstoßen einer Hintergliedmasse vom Boden eine Bewegung des Schwerpunktes nach vorne-oben. Die Protraktion der Hintergliedmaßen bewirkt außerdem eine dorsal konvexe Biegung der Wirbelsäule, verstärkt durch den Aufwärtsstoß beim AufFußen. Dies wird vor allem durch die Kontraktion des *M. longissimus dorsi* sowie der übrigen epaxialen Muskulatur abgefangen und in eine Bewegung nach vorne verändert. Die vertikale Kraftkomponente wird also durch die Aufwärtsbiegung des Rückens absorbiert und bei der darauffolgenden Streckung des Rückens umgewandelt in Vorwärtsbewegung. Die Vertikalkräfte der Vordergliedmaße beeinflussen die Wirbelsäule nicht signifikant (Rooney, 1969; Gray, 1997).

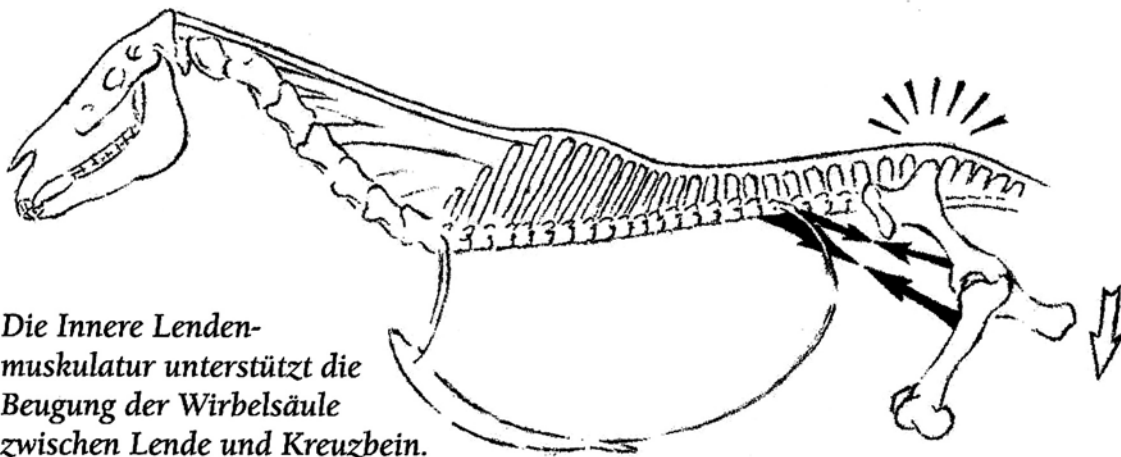
Licka et al. (2001) schreiben über den Einfluss der Standphase der Vordergliedmaße auf die Lateralbewegungen des Rückens, dass sie im Trab hauptsächlich unterstützend wirkt: der Rücken bewegt sich in Richtung der stützenden Seite. Bei der Standphase der Hintergliedmaße verhält es sich genau entgegengesetzt: in der zweiten Hälfte der Standphase bewegt sich der Rücken weg von der stützenden Seite (Licka et al., 2001).

Nach Faber et al. (2001a) ist der Zusammenhang zwischen den Gliedmaßenbewegungen und der Wirbelsäulenbewegung folgendermaßen: nach dem Bodenkontakt des Hufs setzt sich durch die Trägheit die Bewegung des Rumpfes nach vorne-abwärts fort. Durch Muskelaktivität wird die Wirbelsäule stabilisiert und wirkt dieser Bewegung entgegen. Im Moment des Bodenkontakts wird

vor allem der *M. rectus abdominis* angespannt. Er verhindert eine übermäßige Extension der Wirbelsäule, die durch die viszerale Masse, die nach unten zieht, hervorgerufen wird.



Die Anspannung der geraden und schrägen Bauchmuskulatur sorgt für die Beugung der Wirbelsäule im Brust-/Lendenbereich und zwischen Lende und Kreuzbein.



Die Innere Lendenmuskulatur unterstützt die Beugung der Wirbelsäule zwischen Lende und Kreuzbein.

Abb. 27 Beuger der Wirbelsäule (aus Denoix 2000)

In einer Studie mit Hautmarkern (Licka et al., 2001) lagen die Lateralbewegungen des Kopfes bei 1,72%, seine dorsoventralen Bewegungen bei 4,06%. Die größte Lateralbewegung des Rückens war auf Höhe von Th5 festzustellen (3,15%), seine größte dorsoventrale Bewegung auf Höhe von Th16. Sie betrug hier 4,94% (Licka et al., 2001).

Der M. longissimus dorsi als Extensor ist in der zweiten Hälfte der Standphase aktiv, um die Flexion im Bereich L5/S1 zu begrenzen (Faber et al., 2001a).

Aber auch die Bewegungen des Kopfes beeinflussen die Brustwirbel, vor allem die Flexion-Extension. In vitro wurde nachgewiesen, dass ein Absenken des Genicks eine Flexion der Thorakalwirbel bewirkt.

In Fabers Studie konnte jedoch beobachtet werden, dass in der ersten Hälfte der Standphase im Trab eine Extension auf Höhe Th 10 stattfand, während der Kopf sich senkte. In der zweiten Hälfte der Standphase, in der der Kopf wieder angehoben wurde, kam es dann zur Flexion im Bereich von Th 10. Faber et al. folgerten daraus, dass die passive Koppelung zwischen der Kopfposition und der Bewegung des Thorax, die man in vitro beobachten konnte, nicht auch in vivo für das Auslösen der Flexion-Extension verantwortlich ist (Faber et al., 2001a).

Vielleicht begrenzt aber die Abwärtsbewegung des Kopfes in der ersten Hälfte der Standphase den Grad der Extension der Wirbelsäule, die durch die Abwärtsbeschleunigung der viszerale Masse ausgelöst wird (Faber et al., 2001a).

Robert et al. (2001) konnten bei einem Laufband-Versuch, bei dem gleichzeitig die Muskelaktivität des M. longissimus dorsi und des M. rectus abdominis gemessen und die Rückenkrümmung mittels Hautmarkern auf Video aufgenommen wurde, folgende Ergebnisse gewinnen:

Im Trab befindet sich der thorakolumbale Bereich des Rückens im ersten Teil jeder diagonalen Standphase in Extension, wobei der M. rectus abdominis aktiv ist und die Extension begrenzt. Die Extension des Rückens wird durch die Abwärtsbeschleunigung der viszerale Masse induziert.

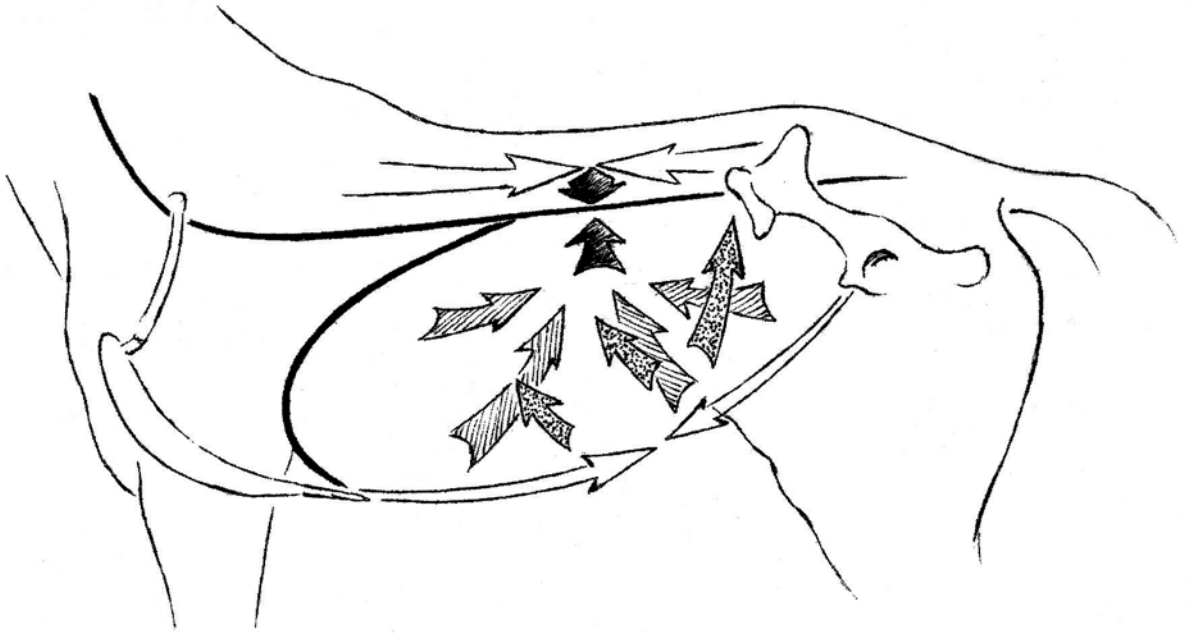


Abb. 28 Bauchgurt (aus Denoix 2000)

Im zweiten Teil jeder Standphase kommt der Rücken in Flexion, was wiederum durch die Aktivität des *M. longissimus dorsi* begrenzt wird.

Mit gesteigerter Trabgeschwindigkeit beginnen und enden auch die jeweiligen Muskelaktivitäten früher pro Schrittzklus. Ebenso steigt die Intensität der Muskelaktivität mit der Geschwindigkeit. Gleichzeitig sinkt die Amplitude für die vertikale Rumpfbeugung. Vor allem der Ausschlag der Flexion wird mit steigender Geschwindigkeit flacher, die Extensionswinkel bleiben gleich. Die Flexion-Extension des Rückens wird also herabgesetzt.

Die primäre Rolle der Rumpfmuskeln scheint also zu sein, die Steifheit des Rückens zu kontrollieren und weniger, Bewegungen desselben zu ermöglichen oder zu induzieren. Rückenmuskelaktivität verhindert also im Trab zu große Bewegungen des Rückens, die bei höherer Geschwindigkeit durch die Trägheitskräfte des Abdomens hervorgerufen würden. Mit steigender Geschwindigkeit erhöhen sich auch die Kräfte, die die Rückenmuskeln auf die Wirbel ausüben. Dadurch werden diese fester zusammengepresst und stabilisieren den Rücken. So wird eine effizientere Plattform für die ansteigenden propulsiven Kräfte der Beine hergestellt (Robert et al., 2001; Faber et al., 2001b; Audigié et al., 1999; Seiferle und Frewein, 2001b; Gray, 1997).

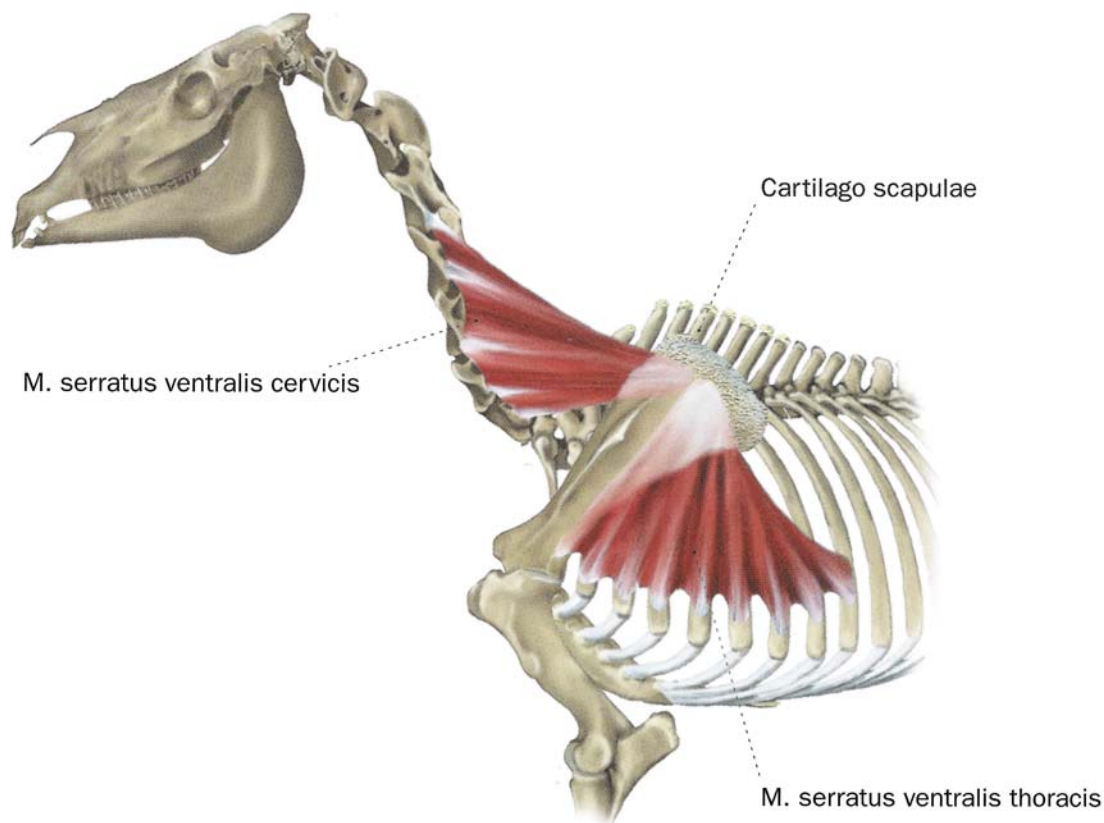
Die Beobachtung, dass sich die Wirbel im Galopp simultan bewegen, untermauert die Vermutung, dass sich die Wirbelsäule versteift. Die epaxiale Muskulatur scheint

auch bei dieser Gangart primär die Wirbelsäule zu unterstützen und zu stabilisieren, um einen weichen, regulierten Gang zu erleichtern (Faber et al., 2001b).

Auch die Bewegungen von Hals und Kopf spielen eine große Rolle. Den Kopf kann man als schweres Pendelgewicht betrachten, das am Hals wie an einem beweglichen Hebelarm befestigt ist. Das Pferd kann durch diesen Hebel seinen Schwerpunkt verlagern, er hilft ihm beim Ausbalancieren (Gray, 1997).

So zeigt Rooney (1969) auf, dass im Galopp im Moment des Aufsetzens der Vordergliedmaße der Kopf mit Hals abgesenkt wird und so einen erheblich größeren und mächtigeren Winkel für den Ansatz des M. serratus ventralis-Systems produziert. Das Absenken geschieht durch die Schwerkraft, da die hypaxiale (unter der Wirbelsäule angesiedelte) Halsmuskulatur im Gegensatz zur dorsalen viel zu schwach wäre. Die dorsale Halsmuskulatur spannt sich ebenfalls beim Aufsetzen an. Obwohl der Körper schwerer ist als das Kopf-Hals-Segment, bewirkt der lange Hebelarm des Halses eine signifikante Rotationskraft auf Hals und Kopf um die C7-Th1-Artikulation. Das passive Herabschwingen des Kopfes und Halses durch die Schwerkraft ermöglicht es dem Serratus-Cervicis-System (s. Abb. 29), durch die vergrößerte Ansatzfläche eine größere Kraft zu entwickeln und damit der Schwerkraft von Hals und Kopf entgegenzuwirken.

Wenn der Schwerpunkt dann höher kommt, sobald die Gliedmaße abfußt, schwingt der Kopf wieder nach oben. Dies ist durch das elastische Zusammenziehen des Lig. nuchae begründet.



Facies lateralis

Abb. 29 M. serratus ventralis (aus Grönberg 2002)

Eine geringgradige Abbiegung erfolgt im Lumbosakralgelenk im Moment des Vorgeifens der Hinterhand. Hals und Kopf werden dabei durch kräftige Anspannung der Halsmuskulatur zur Kompensation der gewaltigen vorwärtsgerichteten Schubkräfte gegen das vordere Brückenende gepresst und mit zunehmender Geschwindigkeit immer mehr abgesenkt.

Die horizontalen sowie vertikalen Schwingungen des Rumpfes sind gering, da der Schwerpunkt ständig in der gleichen Ebene zwischen äußerem Hinterbein und innerem Vorderbein nach vorne geschoben wird.

Im Moment der hinteren Einbeinstütze wird die Kruppe gesenkt und die Vorhand gehoben, während sich nach der Mitteldiagonalen die Vorhand senkt und die Kruppe hebt. So kommt die charakteristische Schaukelbewegung des Galopps zustande (Seiferle und Frewein, 2001b).

4.1.3 Der Rücken als Sprungfeder

Alexander (1988) schreibt in seinem Buch über elastische Mechanismen bei der Fortbewegung von Tieren, dass der Rücken mit dem *M. longissimus dorsi* und seiner Aponeurose aus energetischer Sicht als Sprungfeder angesehen werden kann, die bei Anspannung gestrafft wird und Spannungsenergie speichert. Überdies fungiert die Wirbelsäule mit den faserknorpeligen Bandscheiben als Kompressionsfeder (Alexander 1988; Gray, 1997).

Durch die Beinfolge im Galopp entsteht durch die gegensätzlichen Drehmomente in der Schwebephase, wenn die Vorderbeine wieder nach vorne und die Hinterbeine wieder nach hinten umschlagen, bzw. umgekehrt, die erforderliche Rückenkrümmung, die die Spannungs- bzw. Kompressionsenergie ermöglicht. Die größte Krümmung ist beim Pferd zwischen dem letzten Lendenwirbel und dem Kreuzbein zu finden (Alexander 1988).

Innerhalb eines Galoppsprunges krümmt sich der Rücken erst auf, um sich danach wieder nach unten durchzudrücken. In beiden extremen Krümmungen, nach oben oder nach unten, speichert der Rücken am meisten Energie, während die interne kinetische Energie der Gliedmaßen im Moment des Umschlagens gleich Null ist. Diese Energie, die ständig verloren und zurückgewonnen wird, könnte nach Alexander bis zu 50% im gekrümmten Rücken, in der Aponeurose des *M. longissimus* und der Wirbelsäule gespeichert sein (Alexander 1988). Auch Hildebrand und Goslow (2004) sprechen von elastischen Bändern, die den Kopf und die Wirbelsäule stützen und zu einer extrem hohen Effizienz im Galopp beitragen.

Im Trab kann die Rückenfeder nicht zum Einsatz kommen, da nur durch gegensätzliche Drehmomente der Vorder- und Hintergliedmaßen die Rückenkrümmung entsteht. Im Trab bewegen sich jedoch die diagonalen Beinpaare gleichzeitig vor und zurück (Alexander 1988).

Nach Erhebungen von Preuschoft 1987 spielt der Pendelmechanismus des Körperstammes im Schritt und Trab keine Rolle. Um herauszufinden, wie es sich damit im Galopp verhält, brachten Witte, Lesch et al. (1995) zur Überprüfung Marker an repräsentativen Punkten am Pferd an und analysierten in einer Motographie die Bewegungen der einzelnen Punkte. Es ergab sich, dass im Galopp alle Segmente des Körperstammes annähernd sinusförmige Winkelbewegungen um eine nicht definierbare Querachse des Tieres ausführen.

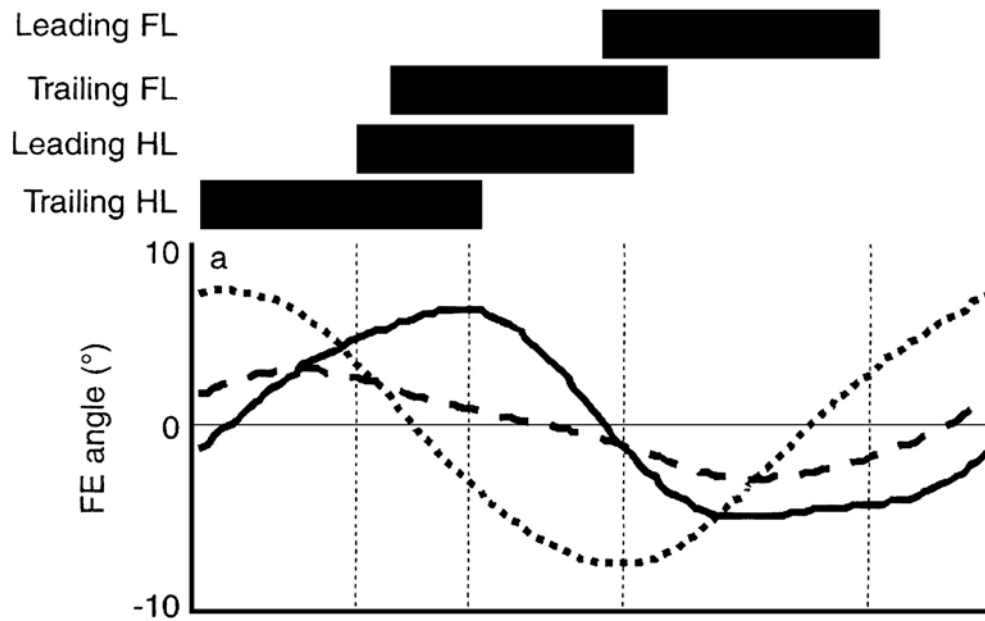


Abb. 30 Winkelbewegungen verschiedener Wirbel im Galopp (aus Faber 2001)
(durchgehende Linie: Th 10, gestrichelte Linie: LW1, gepunktete Linie: S3)

Ob es sich dabei um Resonanzschwingungen handelt, konnte nicht überprüft werden, denn es sind beim schwingenden Pferderumpf weder der genaue Schwerpunkt, noch der virtuelle, oberhalb des Rumpfes schwebende Aufhängepunkt genau zu bestimmen (s. Abb. 31).

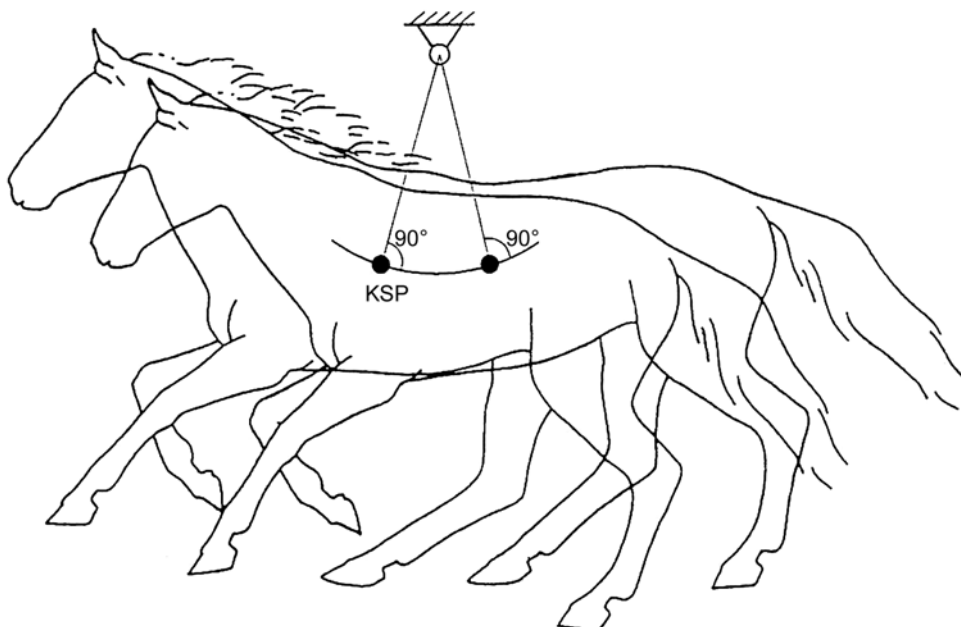


Abb. 31 Momentanpol des Pferderumpfes (aus Witte 1995)

Sie erweiterten jedoch das von Alexander (1988) postulierte Modell der Rückenfeder um folgende Überlegungen: Sie setzten in ihrer Motographie-Analyse im Galopp die Bewegungen des Cerviko-Thorakal-Punktes mit dem Lumbo-Sakral-Punkt in Beziehung und erhielten fast gegenläufige Sinuskurven.

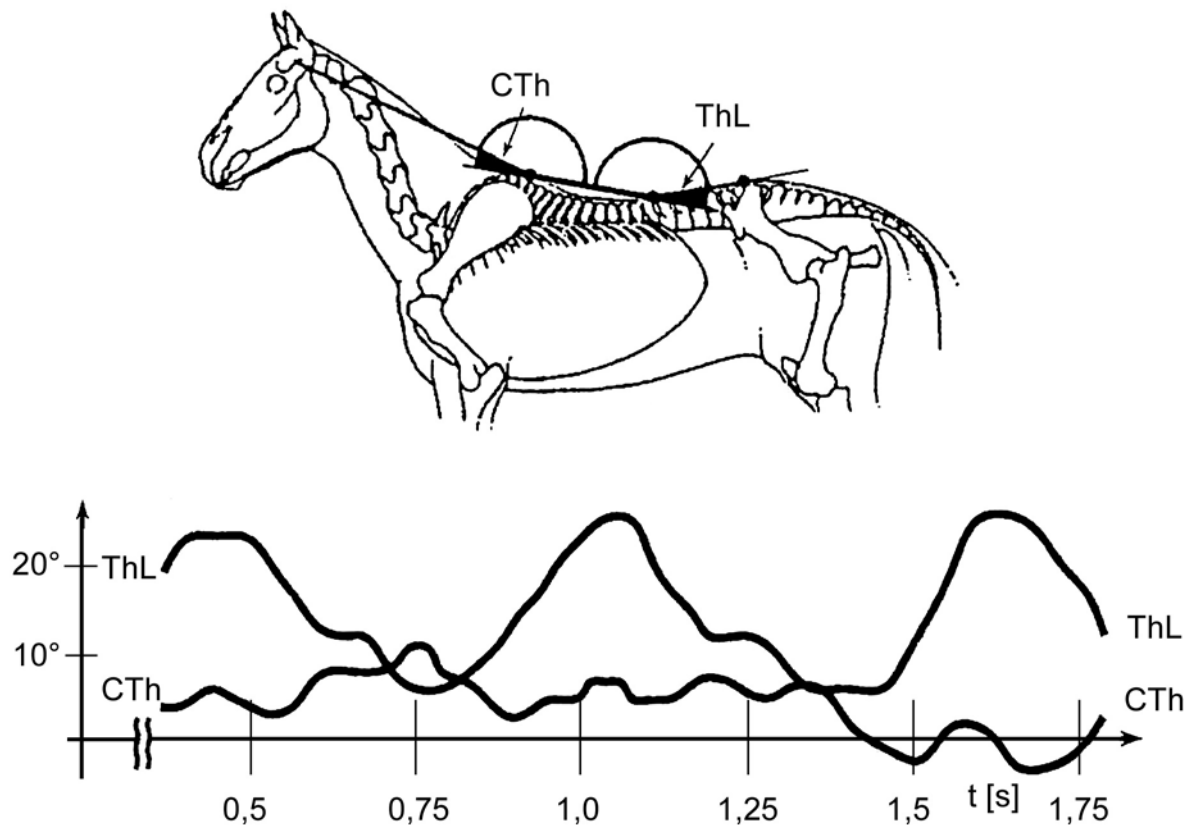


Abb. 32 Biegeschwingungen des Pferderumpfes (aus Witte 1995)

Die Körperpunkte schwingen auch relativ zueinander um Querachsen. Daraus lassen sich harmonische Verbiegungen des Körperstammes ableiten. Sie führen zu rhythmischen Flexionen und Extensionen der Wirbelsäule im Brust-Lenden-Übergangsbereich. Ein antagonistisches Wechselspiel zwischen epaxonalen und hypaxonalen Strukturen ist wahrscheinlich. Außer den von Alexander angenommenen Muskelfaszien und -aponeurosen allein der Rückenmuskulatur sind auch die Muskelsehnenkomplexe der Rücken- und Bauchmuskulatur sowie die Bandapparate der großen Gelenke und der Wirbelsäule als Federn in Betracht zu ziehen (s. Abb. 33).

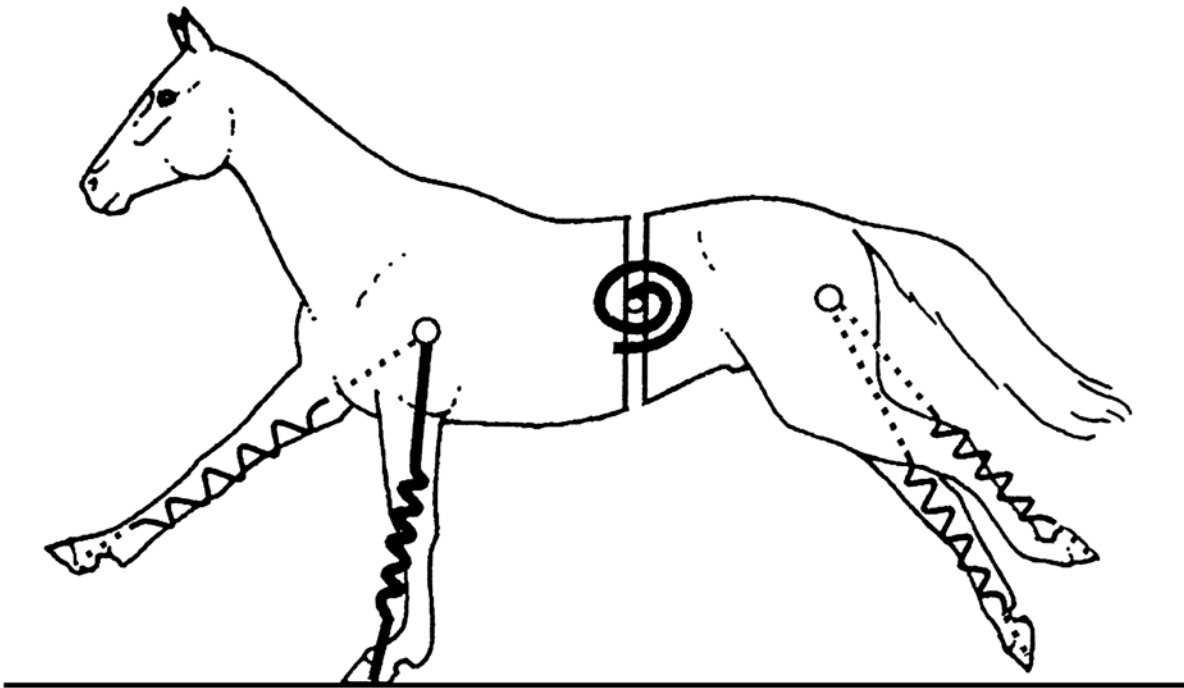


Abb. 33 Rücken- und Beinfeder-Modell (aus Witte 1995)

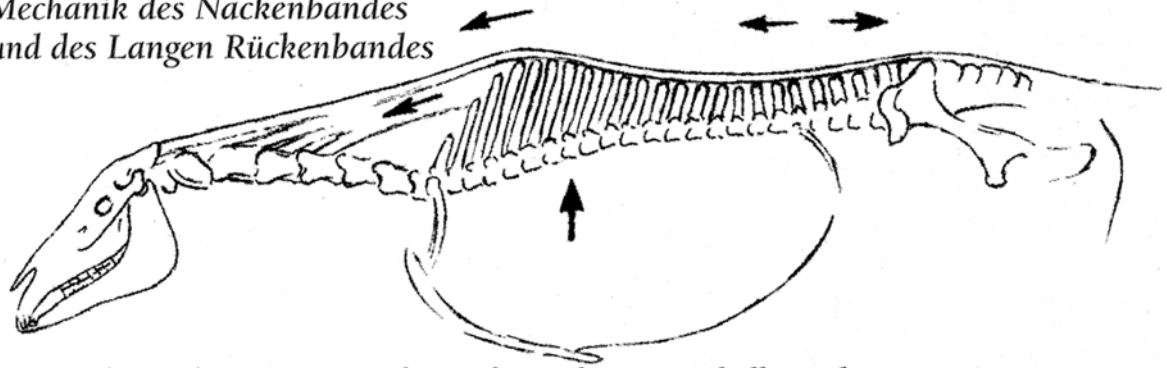
4.1.4 Bedeutung der Biomechanik des Rückens für die Reiterei

Da das Pferd heutzutage hauptsächlich zum Reiten eingesetzt wird, sollten die in den letzten Jahrzehnten gewonnenen Erkenntnisse über das Zusammenspiel von Reitergewicht und Biomechanik des Bewegungsapparates des Pferdes herangezogen werden, um nach den ethischen Grundsätzen die Schäden und Leiden für das Pferd so gering wie möglich zu halten.

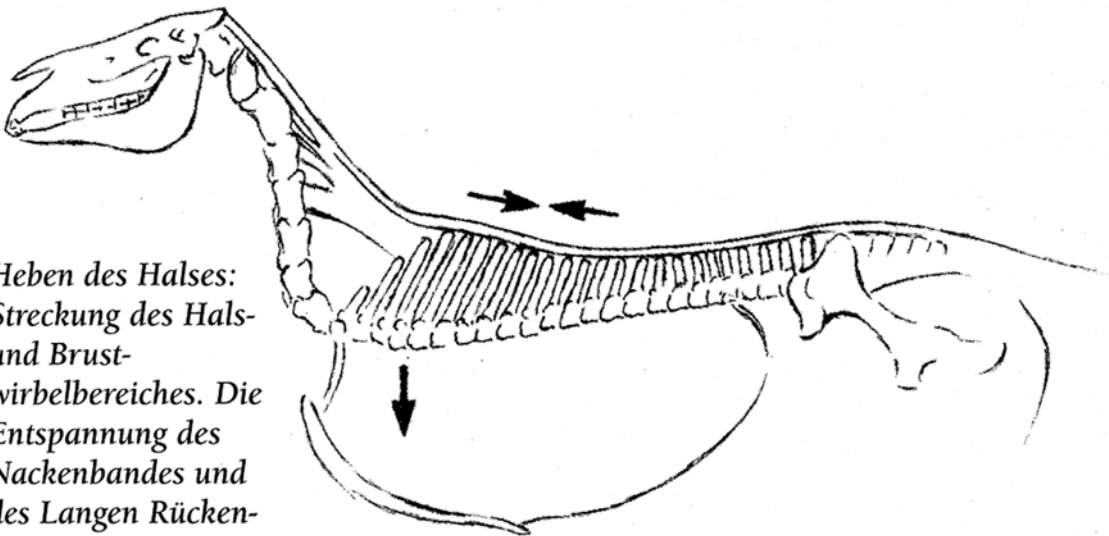
Obwohl das Pferd von Natur aus nicht zum Tragen von Lasten konzipiert wurde, kann es diese Aufgabe jedoch sehr gut erfüllen. Der Reiter sollte aber einige wichtige Punkte beachten, die dem Pferd diesen Dienst so angenehm wie möglich machen und Schädigungen vermeiden helfen (Denoix und Pailloux, 2000).

Nach Auffassung aller Experten ist der Rücken das Bewegungszentrum des Pferdes. Damit dieses Bewegungszentrum unter dem Reitergewicht seinen Dienst möglichst optimal leisten kann, ist es unerlässlich, das Pferd in seiner Ausbildung dazu zu bringen, den Rücken aufzuwölben. Dafür sorgt der vorwärts-abwärts gedehnte Hals. Das Lig. nuchae, das vom Hinterhauptsbein bis zum Widerrist und von dort aus als Lig. supraspinale bis zum Kreuzbein zieht, übt in dieser Dehnungshaltung einen Zug auf die Dornfortsätze aus, wodurch sich der Rücken aufwölbt.

*Mechanik des Nackenbandes
und des Langen Rückenbandes*



Senken des Halses: Beugung des Hals- und Brustwirbelbereiches. Die Anspannung des Nackenbandes und des Langen Rückenbandes sorgt für ein Auseinanderdrücken der Brustwirbeldornfortsätze. Die Brustwirbelsäule wird gebeugt (hebt sich).



Heben des Halses: Streckung des Hals- und Brustwirbelbereiches. Die Entspannung des Nackenbandes und des Langen Rückenbandes führt zur Annäherung der Brustwirbeldornfortsätze. Die Brustwirbelsäule wird gestreckt (senkt sich).

Abb. 34 Mechanik des Nackenbandes (aus Denoix 2000)

Für das Senken des Halses und das Heben der Wirbelsäule ist dabei eine Muskelkette zuständig, die sich aus zwei Teilen zusammensetzt: den unteren Halsmuskeln, die den Kopf – insbesondere den Unterkiefer – mit dem Brustbein, dem Oberarm und der Schulter verbinden, und die Bauchmuskeln, die zum Becken führen. Während die Muskelkette entlang der Oberlinie für die Streckung verantwortlich ist, ist die untere Muskelkette gemeinsam mit der inneren Lendenmuskulatur für die Beugung zuständig.

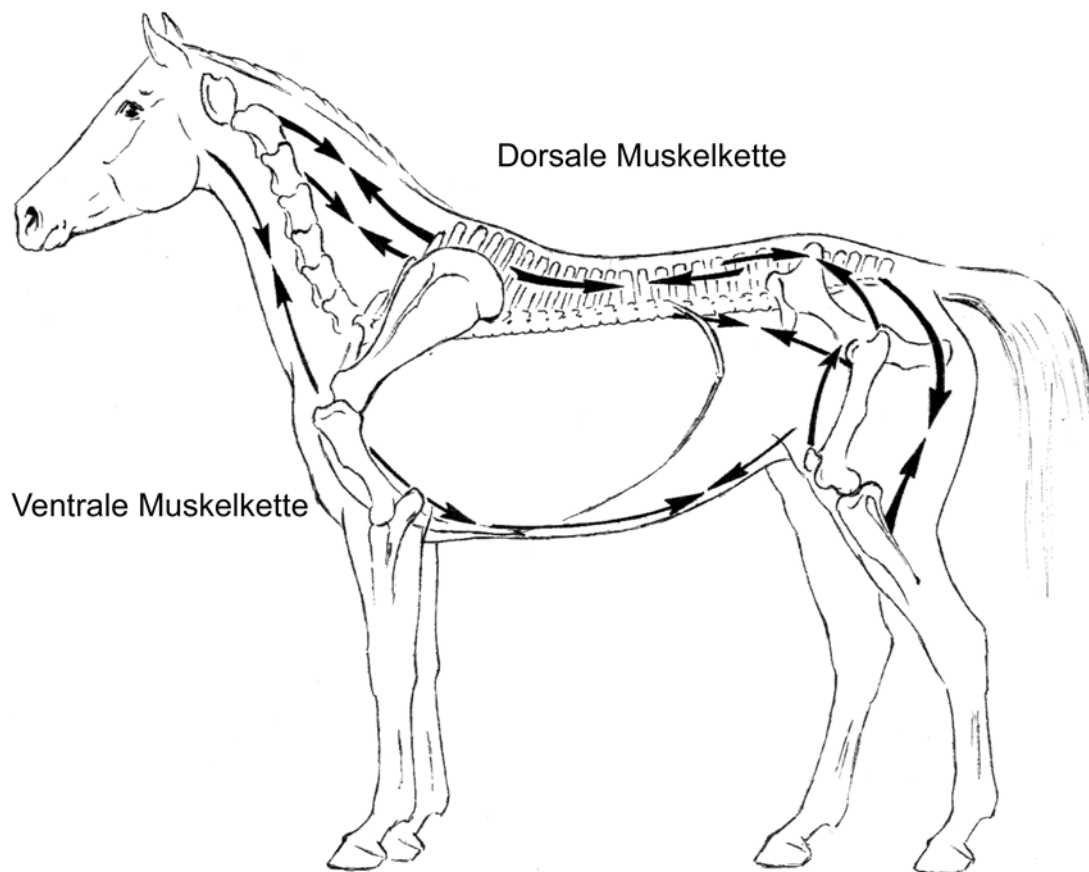


Abb. 35 Die Muskelketten (aus Denoix 2000)

Die Anspannung dieser beugenden Muskelsysteme sorgt für das Absenken der Hüfte, wobei die Hinterhand mehr Gewicht aufnimmt und damit die Vorhand entlastet. Die oberen und unteren Muskelketten müssen in ihrem Zusammenspiel dabei systematisch entwickelt werden, um dem Pferd das Tragen des Reiters so leicht und angenehm wie möglich zu machen (Denoix und Pailloux, 2000).

Über das Reiten in Dehnungshaltung soll der Reiter das Pferd dazu bringen, eine Selbsthaltung einzunehmen, in der es mitsamt Reiter ausbalanciert geht. In der Versammlung wird der Effekt der Balance dann am deutlichsten. Das Pferd bewegt sich durch das Untertreten der Hinterbeine dabei auf einer kleineren Grundfläche, was ohne die ausbalancierte Selbsthaltung zu einer Instabilität führen würde. Gefördert wird die Tendenz zur Selbsthaltung über die Dehnung und durch eine Kräftigung der Muskelketten. Am erfolgreichsten gelingt das, wenn der Reiter nicht möglichst ausdauernd in gleichbleibender Dehnungshaltung reitet, sondern mit mehrfach wechselnden Tempi die Rumpfstrecker und –beuger immer wieder sich an- und abspannen lässt.

Nur auf diesem Weg des muskulären Zusammenspiels ist von Aufrichtung und Versammlung zu sprechen (Denoix und Pailloux, 2000).

Versammlung: die verschiedenen Muskelaktionen tragen dazu bei, die Krümmungen der Wirbelsäule zu erhöhen

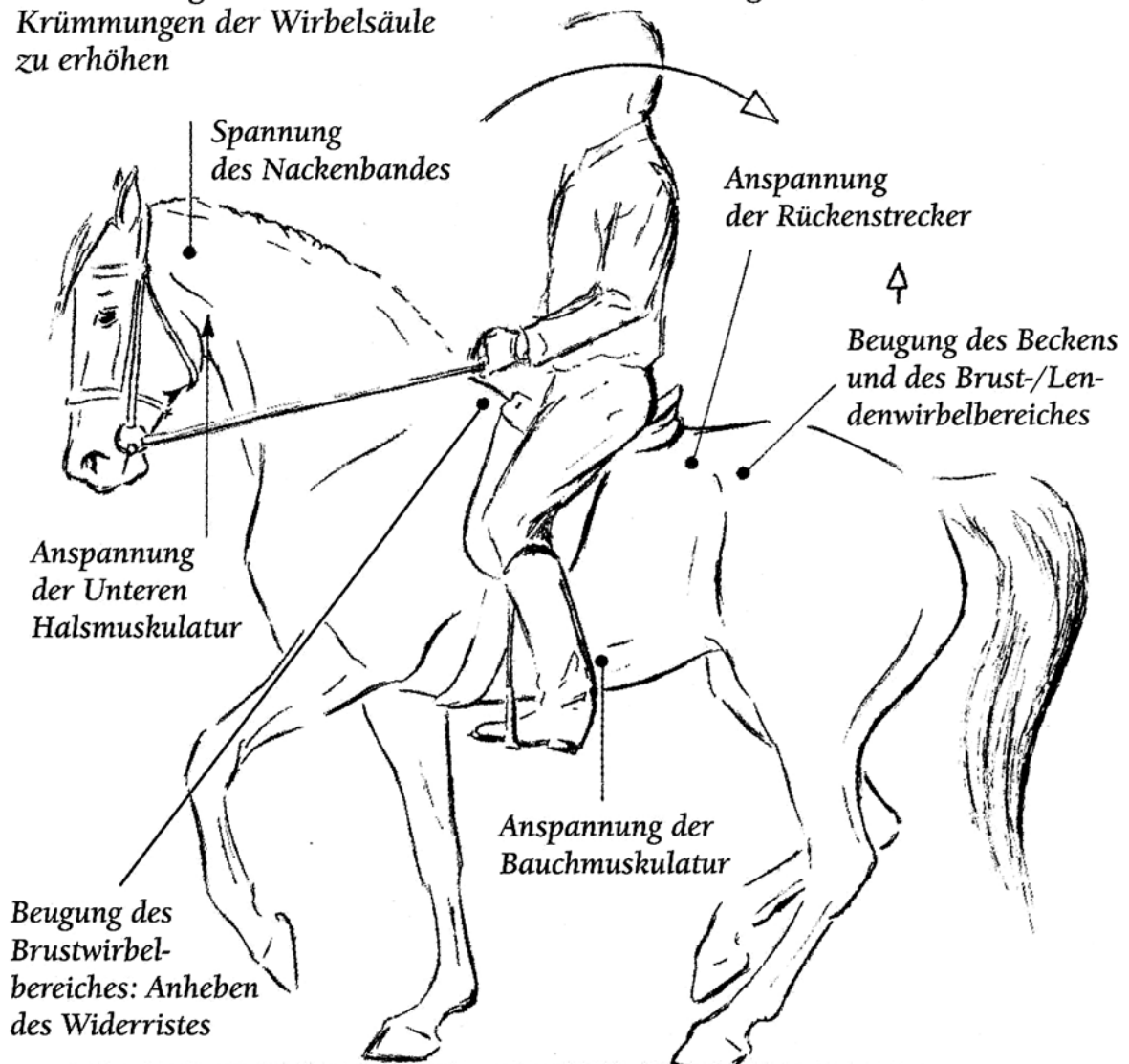


Abb. 36 Versammlung (aus Denoix 2000)

Schon Müseler (1963) beschrieb in seiner Reitlehre die Grundlagen der dressurmäßigen Ausbildung wie folgt: "Die Hinterhand des Pferdes soll mehr gewinkelt und gesenkt werden, um mehr am Tragen der Last beteiligt zu werden. Dazu muss sie aber erst befähigt werden, indem ihre Schubkraft zunächst angeregt, entwickelt und ausgebildet wird. Beim Schieben mit der Hinterhand senkt das Pferd den Hals aber von Natur. Der Hals soll sich deshalb aber nicht nur senken, sondern

auch strecken. Dieses Strecken ist vielleicht noch wichtiger als das Senken. (...) Hierdurch lässt sich das Pferd im Rücken los, beginnt zu schwingen und kann mit den Hinterfüßen energischer vortreten. (...) Beim Dressurpferd (...) müssen die Hinterbeine nicht so sehr zum Schieben als vielmehr zum Tragen herangezogen und zu diesem Zwecke mehr zum Vortreten unter dem Schwerpunkt veranlasst werden. Man nennt das „Versammeln“ oder auch „Versammeln auf der Hinterhand“. Ganz von selbst ergibt sich aus der Senkung der Hinterhand eine Aufrichtung der entlasteten Vorhand“ (Müseler, 1963).

Auch Giniaux (2002) schreibt, dass das Pferd in der Aufwärmphase so geritten werden soll, dass Hals und Rücken sich strecken und die Hinterhand vermehrt aktiv ist und untertritt. Damit übt das Becken auf die Wirbelsäule einen Zug nach hinten aus, während der Hals nach vorne zieht. In der Folge sind ein Anheben des Widerristes und ein Auseinandergleiten der Dornfortsätze festzustellen. Bei einem korrekt versammelten Pferd soll die Basis des Widerristes angehoben und die Halswirbelsäule durch einen Zug des Okziput nach vorne gestreckt sein (Giniaux, 2002).

Bürger (1959), ein alter Reitmeister, beschreibt in seinem Buch über die „Vollendete Reitkunst“ sehr genau die beim Reiten auftretenden Mechanismen, die es dem zum „Reittier“ geschaffenen Pferd ermöglichen, ohne Probleme mit dem Reitergewicht zurechtzukommen.

Die Dornfortsätze des Widerristes sind lang und neigen sich von vorne unten schräg nach hinten oben. Sie haben also eine ideale Stellung als Hebelarme für eine Zugwirkung, die durch die Nackenmuskeln nach vorne ausgeübt wird. Dehnt das Pferd den Hals nach vorn, so üben die Nackenmuskeln über das Nackenband eine Zugwirkung aus und die Dornfortsätze des Widerrists werden aufgerichtet. Diese Zugwirkung wird durch das Lig. supraspinale, das alle Dornfortsätze miteinander verbindet, und durch die Mm. multifidi auf den ganzen Rücken übertragen. Die Mm. multifidi bestehen aus vielen einzelnen Strahlen, die von jedem einzelnen Dornfortsatz schräg abwärts nach hinten an die Bögen der Thorakal- und Lendenwirbel ziehen, wobei sie zwei bis sechs Wirbel überspringen. Sie greifen in der gleichen Zugrichtung an wie die Nackenmuskeln an den Dornfortsätzen. Werden also die Dornfortsätze nach vorn aufgerichtet, so müssen ihnen die Brust- und

Lendenwirbel nach vorn und nach oben folgen. Damit wird der belastete Rücken gehoben und kommt in seine natürliche Lage zurück.

Die Nackenmuskeln tragen im Sinne einer Hebelwirkung durch die Aufwölbung des Rückens das Reitergewicht. Das Pferd soll mit dem Gewicht von Kopf und Hals den Reiter ausbalancieren, wobei Kopf und Hals mittels Nackenband und Nackenmuskeln passiv am Widerrist aufgehängt sind. Die Entfernung vom Widerrist bis zum Reiter stellt den Lastarm dar, Kopf und Hals dagegen den Kraftarm des zweiarmigen Hebels. In der Dehnungshaltung dehnen sich die Nackenmuskeln. Die Entfernung zwischen Widerrist und Hinterhauptsbein soll möglichst groß werden. Die Folge ist, dass der Hals die nach oben konvexe Form annimmt und sich in der Ganasche beugt, denn die fraglichen Muskeln setzen am Hinterhauptsbein an. In dieser Haltung der relativen Aufrichtung erlangt der Rücken mit Reitergewicht ohne aktive Mitbeteiligung der Nackenmuskeln seine natürliche Form. Nur wenn in der Dressur die aktive Aufrichtung vom Pferd verlangt wird, in deren Folge das Verhältnis von Kraft- und Lastarm sich ungünstiger gestaltet, leisten die Nackenmuskeln beim Tragen des Rückens aktive Arbeit im Kontraktionszustand. Mit dieser Art Aufrichtung ist ein Kürzerwerden des Halses verbunden (Bürger, 1959).

4.2 Biomechanik der Schultergliedmaße

Die Schultergliedmaße hat vor allem Stütz- und Gehfunktion, beim Klettern, Bergangehen und beim Lastzug auch die Funktion des Vorwärtsstimmens. Sie wird als Trag- und Auffanghebelwerk bezeichnet, da sie distal des Ellbogens die Rumpflast wie eine Säule trägt, während die Körperlast durch die bindegewebig-muskulöse Verbindung der Skapula mit dem Rumpf elastisch aufgefangen wird.

Nach Payne et al. (2005) sind 60% der vertikalen Impulse der Bodenreaktionskraft unter den Vorderhufen festzustellen, weshalb die Vordergliedmaßen den stützenden Part übernehmen.

Die Sehnen und Bänder der Vorderbeine sind hohen Belastungen ausgesetzt, denn sie nehmen ständig kinetische Energie durch die stoßartige Belastung bei der Fortbewegung auf und geben sie während der Bewegung wieder ab (Evrard, 2004).

4.2.1 Statik der Schultergliedmaße

Der passive Halteapparat der Vordergliedmaße ist ein Mechanismus, der aus einer Serie von nicht ermüdenden Bändern und Sehnen und tiefem faszialem Bindegewebe besteht, die die Gelenke der Vordergliedmaße stabilisieren und dadurch eine gewichttragende Säule schafft. Diese reduziert die Muskelenergie, die zum Tragen des Körpergewichts benötigt wird und erlaubt es dem Pferd, fast ohne Muskelanstrengung ruhig zu stehen. Pferde stehen 80-90% des Tages. Dabei tragen die Vordergliedmaßen 60-70% des Körpergewichts. (Hermanson und Hurley, 1990; Ryan et al., 1992; Hermanson und MacFadden, 1992).

Das Körpergewicht dehnt die interne Sehne des M. biceps brachii bis zu einem Gleichgewichtszustand, in welchem der Winkel des Schultergelenks verharrt. Hiermit ist automatisch auch die Fixation des Ellbogengelenks in einem bestimmten Winkel verbunden, die von der tonischen Aktivität des M. triceps brachii aufrechterhalten wird. So können die langen Zeitspannen des Stehens in der Box oder beim Grasens energiesparend bewältigt werden (Hermanson und MacFadden, 1992).

Beim Pferd ragt am proximalen Ende des Humerus zwischen dem Tuberculum majus und dem Tuberculum minus noch das Tuberculum intermedium wie eine Nase hervor. Über dieses verläuft die Bizepssehne und nutzt es als verlängerten Hebelarm mit Wirkung auf das Schultergelenk. Das Drehmoment auf das Schultergelenk wird dadurch um 28% verstärkt und es kann einer Überbeugung besser entgegenwirken werden. In dem Bereich, wo die Bizepssehne über das Tuberculum intermedium läuft, weist sie die typischen Merkmale der Gleitsehne auf. Die fibrocartilaginöse Struktur besitzt eine herabgesetzte Elastizität und kann so der Beugung des Schultergelenks im Stand gut entgegenwirken, die durch die Schwerkraft hervorgerufen wird (Hermanson und MacFadden, 1992).

An der Schultergliedmaße übernehmen der Lacertus fibrosus und der distale Anteil des M. extensor carpi radialis (ECR) Haltefunktion für das Karpalgelenk für ermüdungsfreies Stehen. Der Lacertus fibrosus ist ein Sehnenstrang, der aus der Ursprungssehne des M. biceps hervorgeht und in seinem Muskelbauch nach distal verläuft. Distal tritt er lateral aus dem Muskelbauch des M. biceps aus und strahlt in das mittlere Drittel des M. extensor carpi radialis ein, mit dessen Ansatzsehne er am Metacarpus inseriert. Er besitzt wie der distale Teil des ECR ermüdungsresistente, aerob arbeitende und kurze Typ I-Fasern (s. Abb. 11, S. 26) (Hermanson, 1997).

Als Antischwerkraftmechanismus wirkt der *Lacertus fibrosus* einer Überbeugung des Schultergelenkes entgegen. Die ermüdungsresistenten Muskelfasern des lateralen Bizepskopfes produzieren über lange Zeit geringe Kräfte, die die Spannung der internen Bizepssehne aufrechterhalten. Diese Spannung setzt sich sowohl nach proximal fort und erhält hier die Streckung der Schulter, als auch nach distal, wo sie via *Lacertus fibrosus* für die Streckung des Karpalgelenks sorgt (Hermanson und Hurley, 1990).

In einer histochemischen und immunocytochemischen Untersuchung fand Hermanson (1997) in jüngerer Zeit heraus, dass der *M. extensor carpi radialis* in Bezug auf die Faserzusammensetzung einen Gradienten von proximal nach distal aufweist, und zwar von fast-twitch Typ II B-Fasern proximal zu slow-twitch Typ I-Fasern distal, welche zusammen mit den einstrahlenden Typ I-Fasern des *Lacertus fibrosus* vor allem Haltefunktion ausüben. Der Muskel kann somit durch den schnell kontrahierenden Anteil (Typ II B), kombiniert mit langsam kontrahierenden Anteilen (Typ I), sehr gut Halte- und dynamische Funktion übernehmen. Er unterstützt den Karpus im Stand sowie in hohen Geschwindigkeiten und liefert gleichzeitig die meiste Kraft für die Muskelarbeit der Bewegung (Hermanson, 1997).

Der mediale Kopf des *M. triceps brachii* und der *M. anconaeus* als Ellbogenstrecker sind in der Tiefe dicht am Knochen angesiedelt und weisen das ideale histochemische Profil für haltende Funktionen auf (ermüdungsresistente Typ I-Fasern). Sie wirken im Stand einer Beugung des Ellbogengelenks entgegen und repräsentieren damit eine „aktive“ Komponente des equinen Halteapparats (Hermanson, 1997; Ryan et al., 1992). Hierzu kann auch der *M. infraspinatus* gezählt werden. Er wirkt wie ein kontraktiles Spannband (Seiferle und Frewein, 2001b).

4.2.2 Dynamik der Schultergliedmaße

Die Muskeln der Vordergliedmaße weisen einen komplizierten Aufbau auf, was ihnen die Möglichkeit gibt, aktive, passive sowie haltende Funktionen auszuüben.

Die oberflächliche Beugesehne und die tiefe Beugesehne besitzen beide ein Unterstützungsband. Im Gegensatz zum einheitlichen Bauch des *M. flexor digitalis superficialis* hat der *M. flexor digitalis profundus* drei Muskelköpfe.

Der *M. flexor digitalis superficialis* ist durch kurze Muskelfasern charakterisiert, die durch auffällige Bindegewebssepten in Kompartimente geteilt werden. Es herrschen

hier langsame Fasern vom Typ I vor (Hermanson und Cobb, 1992). Die oberflächliche Beugesehne erfährt doppelt soviel Dehnungsspannung wie die tiefe Beugesehne und spielt damit eine deutlich größere Rolle in der Speicherung elastischer Energie in der Lokomotion. Das rührt daher, dass ihr Unterstützungsband das Gewicht ohne Muskelanstrengung aufnimmt. Das Unterstützungsband und die oberflächliche Beugesehne werden in langsamer Gangart automatisch durch die Bewegungen der Beine gedehnt. Höhere Geschwindigkeiten begünstigen noch die Speicherung elastischer Energie, sodass Kron- und Fesselgelenk fast ohne Muskelarbeit gebeugt werden. Der Muskelbauch scheint überhaupt nur die Spannung seiner Sehne und seines Unterstützungsbandes aufrechtzuerhalten. Eine Kontraktion seiner Muskelfasern ist jedenfalls nicht ausreichend, um seine distalen Ansatzpunkte nach proximal zu ziehen (Hermanson und Cobb, 1992).

Der M. flexor digitalis profundus ist dazu jedoch fähig. Sein Caput humerale kann zudem elastische Energie speichern, er kann die „Feder“ präzise kontrollieren sowie die Rolle des Unterstützungsbandes im Trab und Galopp bestimmen. Das Caput ulnare besteht aus langen Fasern, die sich schnell kontrahieren; sie erlauben eine rasche Antwort.

Der M. flexor digitalis profundus übernimmt also im Gegensatz zum M. flexor digitalis superficialis eher eine aktive Rolle, indem er die Zehenbeugung in höheren Geschwindigkeiten ausführt.

Die beiden Muskeln übernehmen demnach komplett verschiedene Aufgaben in der Lokomotion (Hermanson und Cobb, 1992).

Der M. biceps brachii ist ein komplexer Muskel, der aus zwei funktionell verschiedenen Muskelköpfen zusammengesetzt ist (Hermanson und Hurley, 1990). Der laterale Kopf besteht zum größten Teil (70%) aus langsamen Typ I-Fasern, die relativ kurz (5-7 mm) und gefiedert sind und von einer großen Menge Bindegewebe umgeben sind. Der mediale Kopf enthält weniger Typ I-Fasern (30%), diese sind länger (15-20 mm), auch gefiedert, aber von weniger Bindegewebe bedeckt.

Der mediale Kopf mit vorwiegend schnellen Fasern ist wichtig für die dynamische Aktivität, während der laterale Kopf mit seiner Haltefunktion eine große Rolle bei der passiven Stabilisierung der Vordergliedmaße übernimmt (Hermanson und Hurley, 1990).

Mithilfe der Elektrophorese von Myosin-Isoformen des lateralen bzw. medialen Kopfes des *M. biceps brachii* wiesen Hermanson et al. (1991) eine Übereinstimmung mit den oben genannten Feststellungen nach. Es wurde eine einzigartige, langsame Isoformenart im lateralen, aber nicht im medialen Kopf gefunden. Dies deutet auf eine intrinsische Spezialisierung des Muskelbauches auf langsame Kontraktibilität hin.

Das Team um Tokuriki et al. (1989) untersuchte mittels der Elektromyografie² die Bewegungen des Ellbogengelenks. Ihre besondere Aufmerksamkeit galt dem *M. biceps brachii*. Dieser zeigt sowohl im Stehen tonische Muskelaktivität, wie auch Aktivität während der Extension des Gelenkes in der Standphase. Während der Beugung des Gelenks in der Schwingphase war keine Muskelaktivität festzustellen, obwohl der Muskel in der anatomischen Einteilung als Beuger des Kubitalgelenks beschrieben wird (Grönberg, 2002). Eine regionale Unterscheidung bezüglich der Muskelaktivität innerhalb des Muskels wurde nicht vorgenommen. Die Autoren nehmen an, dass der *M. biceps brachii* als Stabilisator des Ellbogen- und/oder Schultergelenks fungiert, da er über beide Gelenke hinwegzieht und überdies auch noch reichlich Sehnenstränge, wie beispielsweise den *Lacertus fibrosus*, in seinem Muskelbauch enthält.

Die Muskelaktivität in der ersten Hälfte der Standphase deutet darauf hin, dass er in der Abbremsphase der Beugung des Schultergelenks entgegenwirkt (Tokuriki et al., 1989).

Eine Besonderheit im Muskelaufbau stellen die Ellbogenstrecker dar (Ryan et al., 1992). Sie bestehen aus zwei morphologisch unterschiedlichen Muskelgruppen: Der lange und der laterale Kopf des *M. triceps brachii* sind hauptsächlich (zu 70%) aus schnellen Typ II-Muskelfasern zusammengesetzt. Diese beiden Muskelköpfe stellen 96% der Ellbogenstrecker-Muskelmasse dar. Am stehenden Pferd erscheint der *M. triceps brachii* schlaff und auch bei der Elektromyografie kann keine Aktivität des langen und des lateralen Kopfes festgestellt werden (Ryan et al., 1992). Ihrer Struktur und Physiologie nach sind sie für die dynamische Aktivität zuständig und produzieren bei hoher Kontraktionsgeschwindigkeit große Kräfte, die für die schnellen Bewegungen des Fluchttieres Pferd erforderlich sind. Im Gegensatz dazu

² Unter Elektromyografie versteht man die Aufzeichnung elektrischer Impulse, die bei mechanischer Aktivität im Muskel entstehen. Mit dieser Technik kann man bestimmen, wann ein bestimmter Muskel oder eine Muskelgruppe elektrisch aktiv ist (also Kraft produziert) oder elektrisch still (also entspannt) ist.

sind der mediale Kopf des M. triceps brachii und der M. anconaeus (zusammen 4% der Ellbogenstrecker-Muskelmasse) aus langsamen Typ I-Fasern aufgebaut. Sie übernehmen haltende Aufgaben am Vorderbein, indem sie der Beugung des Ellbogengelenks im Stand entgegenwirken.

Die Muskelfaserbündel aller Ellbogenstrecker sind einfach gefiedert und verlaufen parallel. Eine oberflächliche aponeurotische Sehne bedeckt lateral die distale Hälfte des langen und lateralen Kopfes. Die unterschiedliche Faserzusammensetzung lässt eine funktionelle Arbeitsteilung erkennen (Ryan et al., 1992).

Das gesamte Vorderbein absorbiert Nettoenergie in der Stand- sowie in der Schwingphase, nur das Ellbogengelenk erzeugt Nettoenergie. Diese wird dazu benutzt, das Bein in der frühen Standphase (Bremsphase) in Extensionsstellung zu halten, sorgt für Propulsion in der späten Standphase, sowie für Protraktion und Retraktion der Gliedmaße in der Schwingphase. Wahrscheinlich durch den sehnigen Anteil des M. biceps brachii verursacht, ist eine Energiespeicherung und –abgabe in diesem Gelenk zu beobachten (Clayton et al., 2000).

Das Schultergelenk ist ebenfalls ein Energiedämpfer und verrichtet negative Arbeit. Die größte Energieabsorption findet an der Extensorseite statt, wenn der M. biceps brachii und der M. subclavius aktiv sind (Clayton et al., 2000). Der M. biceps brachii absorbiert und produziert beim Laufen und Springen große Kräfte. In der Standphase speichert er zudem elastische Energie. Dabei übernimmt er auch die Aufgabe, das Bein wie zu einer Säule zu versteifen, damit der Körper über den Huf hinwegrollen kann (Hermanson und Hurley, 1990).

Die Schulter erzeugt aber auch Nettoenergie. Sie entspricht quantitativ der absorbierten Energie im Hufgelenk (Clayton et al., 1998).

Das Karpalgelenk begradigt das Bein zu einer tragenden Säule und absorbiert beim Einschnappen in die volle Extension etwas Energie, spielt aber bei Energieabsorption oder –erzeugung keine große Rolle.

Im Schritt initialisiert der Karpus mit seinem Einknicken das Abrollen und verursacht dabei einen kleinen Peak der Energieerzeugung. Der M. extensor carpi radialis kontrolliert die Beugung des Gelenks (Clayton et al., 2000).

Der Karpus zeigt oszillierende Perioden von Energieabsorption und –erzeugung in der frühen Standphase (Colborne et al., 1997).

Das Fesselgelenk funktioniert elastisch und speichert Energie in der frühen Standphase, um in der späten Standphase und beim Abrollvorgang sogar vermehrt Energie wieder freizusetzen (Clayton et al., 2000).

Es verhält sich also federnd: in der ersten Hälfte der Standphase wird Energie absorbiert, wenn die Beugesehne und der M. interosseus medius elastische Energie speichern. Diese wird in der zweiten Hälfte beim elastischen Zusammenziehen der Sehnen wieder abgegeben (Clayton et al., 1998).

Dazwischen liegt eine lange Verzögerungszeit, dies lässt auf ein Nachfedern dieses Gelenks schließen. Es ist anzunehmen, dass die Energiespeicherung im M. interosseus und dem Unterstützungsband der tiefen Beugesehne stattfindet (Clayton et al., 2000). Perioden positiver und negativer Arbeit in der mittleren Standphase weisen ebenfalls auf ein Nachfedern des Fesselgelenks hin (Colborne et al., 1997).

Im Hufgelenk wird hauptsächlich Energie aufgenommen, lediglich beim Abrollen wird etwas Energie entwickelt (Colborne et al., 1997; Clayton et al., 2000). Die Energie wird durch die passive Streckung von Fessel- und Hufgelenk und durch die Dehnung des M. interosseus medius und der Hufrollenbänder in der späten Standphase absorbiert und beim Abrollen wieder freigesetzt.

Es ist zu erkennen, dass die Gelenkkraft-Peaks in der Schwingphase von proximal nach distal abnehmen. Im Ellbogengelenk wird am meisten Energie produziert, während Schulter- und Hufgelenk in der Standphase als Energieabsorber fungieren.

Karpal-, Fessel- und Hufgelenk nehmen in der Schwingphase ein Maximum an Energie auf, das durch die Aktivität des muskulotendinösen Anteils der tiefen Beugesehne entsteht, die alle drei Gelenke überspannt (Clayton et al., 2000).

Der Muskelbauch des oberflächlichen Zehenbeugers, der in der frühen Schwingphase aktiv ist, produziert ein palmares Moment an Fesselgelenk und Karpus. Die Flexoren des Karpalgelenks, die Mm. extensor und flexor carpi ulnaris, zeigen zu diesem Zeitpunkt erhöhte elektromyografische Aktivität und tragen zu einem noch größeren Moment am Karpus bei.

Die Kraftprofile von Schulter- und Ellbogengelenk in der Standphase des Schritts unterscheiden sich bemerkenswert von denen im Trab. Das unterstreicht die unterschiedlichen Mechanismen für Energieabsorption und -abgabe der beiden Gangarten. Im Trab, der eine Schwebephase enthält, benimmt sich das Bein nämlich wie ein Springstock. Im Gegensatz dazu fungiert das Bein im Schritt als inverses

Pendel, über das der Körper in der Standphase hinwegrollt (siehe 3.3 Schwingungs- und Pendelmechanismen) (Clayton et al., 2000).

Durch die synsarkotische Schulteraufhängung ist es dem Pferd möglich, wesentlich freiere Bewegungen mit der Vordergliedmaße auszuführen, als es Quadrupeden mit einer knöchernen Verbindung zur Klavikula können. Das Gleiten der Skapula auf dem Brustkorb bringt eine effektive Verlängerung der Gliedmaße mit sich. Lange Beine haben den Vorteil, dass langsamere Schritte, die von langsamen, aber ökonomischeren Muskeln ausgeführt werden, ausreichen, um dieselbe Geschwindigkeit zu erreichen wie ein Tier mit kürzeren Beinen (siehe 3.3 Schwingungs- und Pendelmechanismen) (Payne et al., 2004).

Auch Hildebrand und Goslow beschreiben den Vorteil der erweiterten Bewegungsfreiheit der Skapula des Lauftieres Pferd, weil sie flach an der Seite einer tiefen schmalen Brust liegt, sodass sie frei in der gleichen Ebene rotieren kann, in der auch das Bein schwingt. Das Schultergelenk bewegt sich dann in der Sagittalebene, was einer Verlängerung des Beines durch die Verlagerung seines Drehpunktes vom Schultergelenk zu einem Punkt auf oder oberhalb der Skapula entspricht (Hildebrand und Goslow, 2004).

Anpassung der Knochenregionen an ihre Anforderungen

Batson et al. (2000) konnten den Beweis erbringen, dass der Radius junger Pferde an seine mechanische Beanspruchung adaptiert. In Batsons Versuch wurden zweijährige Vollblüter einem viermonatigen Training unterzogen.

Der Radius hat eine leichte kraniale Krümmung. Somit gerät die kraniale Kortex bei Belastung unter Zugspannung und die kaudale Kortex wird komprimiert.

Histologische Untersuchungen stellen die strukturellen Unterschiede dar: die sekundären Osteonen (Haversschen Systeme) der kranialen Kortex haben weniger Umbauaktivität und das Kollagen ist longitudinal orientiert. Die Haversssysteme der kaudalen Kortex weisen beträchtliche Umbauaktivitäten auf und haben eine eher transversale Orientierung. Diese strukturellen Differenzierungen sind auf die Unterschiede in der mechanischen Beanspruchung zurückzuführen.

Entsprechend seiner Aufgabe hält der kraniale Knochen mehr Dehnungsspannung aus, während der kaudale Knochen die Kompression viel besser toleriert. Die

kraniale Kortex verhält sich beim Biegen wesentlich steifer und stärker (Batson et al., 2000).

Primär ergab die volumetrische Messung der Knochenproben aus dem Radius ein größeres mittleres Volumen für die Trainingsgruppe, verglichen mit der untrainierten Kontrollgruppe. Die kraniale Kortex erwies sich als um 30% steifer und um 20% stärker bei der quasi-statischen Biegung als die kaudale, sowie um 90% stärker beim AufFußen. Beim Auftreffen des Hufes auf den Boden absorbierten die kranialen Proben gerundet 90% mehr Energie als die kaudalen Proben, was statistisch hochsignifikant ist.

Im Vergleich zum Metakarpus absorbiert der Radius beim AufFußen mehr Energie (Batson et al., 2000). Das Training beeinflusste aber auch signifikant die mechanischen Eigenschaften des Metakarpus.

Kaudale Knochenteile, die an Kompression adaptiert sind, brechen bei geringeren Zugspannungen als kraniale Teile. Im Gegenzug brechen die kranialen Knochenteile, die an Dehnungsspannung adaptiert sind, bei niedrigerer Kompressionsbelastung.

Durch die mehr transversale Orientierung der strukturellen Elemente in der kaudalen Kortex ist diese also schwächer bei Zugspannung, im Gegensatz zur longitudinal orientierten kranialen Kortex (Batson et al., 2000).

Batson liefert eine mögliche Erklärung dafür, warum viele Knochen gebogen sind: die Funktion der Krümmung könnte bei Belastung in der Anregung der Umbauprozesse liegen, die so viele Vorteile für den Knochen bringen, dass die Nachteile, wie hohe Dehnungsspannungen, unterwiegen (Batson et al., 2000).

4.3 Biomechanik der Beckengliedmaße

Die Beckengliedmaße ist als Stemm- und Wurfhebelwerk konstruiert. Der Vorschub wird durch die starke Winkelung des Sprunggelenks erreicht und durch die feste Verbindung des Beckens mit der Wirbelsäule optimal übertragen (Nickel et al., 2001). Messbar ist der Antrieb durch die an den Hintergliedmaßen größeren horizontalen Impulse der Bodenreaktionskraft (Payne et al., 2005).

Die Winkelbewegungen der Gelenke oberhalb des Röhrlbeins sind bei Vorder- und Hintergliedmaßen genau gegensinnig. Dies verdeutlicht ihre Aufgaben: hinten als Motor, vorne als Stoßdämpfer (die Hinterbeine besitzen auch Stoßdämpferfunktion, jedoch in weitaus geringerem Maße) (Evrard, 2004).

4.3.1 Statik der Beckengliedmaße

Gerade in der heutigen Zeit, in der die Pferde oft 23 Stunden am Tag in der Box stehen müssen, benützen sie die passiven Haltemechanismen, um energiesparend zu stehen. An der Hinterhand ist das die Fixation der Patella über dem medialen Rollkamm des Os femoris. Die Vorrichtung, die von Bändern gebildet wird, verbraucht im Stand fast keine Energie (Hermanson und MacFadden, 1996).

Die Spannsägenkonstruktion ermöglicht es dem Pferd bei einseitiger Belastung, über Bänder und Sehnen alle Gelenke rein passiv in der notwendigen Streckstellung zu halten. Dazu wird die Patella über der Nase des medialen Rollkammes des Oberschenkelbeins fixiert. Das mediale und das mittlere gerade Kniescheibenband stellen zwischen Patella und Tuberositas tibiae je einen Schenkel einer Schlaufe dar, mit der das Kniegelenk in Streckstellung fixiert wird. Der fast rein sehnige M. flexor digitalis superficialis (Tendo plantaris) zieht von der Kaudalfläche des Os femoris auf das Tuber calcanei und hält somit ohne aktive Muskelarbeit auch das Sprunggelenk in Streckstellung. Nach seitlichem Abrollen der Patella kann das Kniegelenk wieder gebeugt werden. Dabei wird durch den rein sehnigen M. fibularis tertius, auch Tendo femorotarseus genannt, Zug vom lateralen Kondylus des Femurs über die Beugeseite des Tarsus auf den Metatarsus übertragen, und das Sprunggelenk wird im gleichen Maße mit der Beugung des Kniegelenks mit gebeugt. Knie und Sprunggelenk sind in ihren Bewegungen beim Pferd somit obligat kombiniert (Nickel et al., 2001).

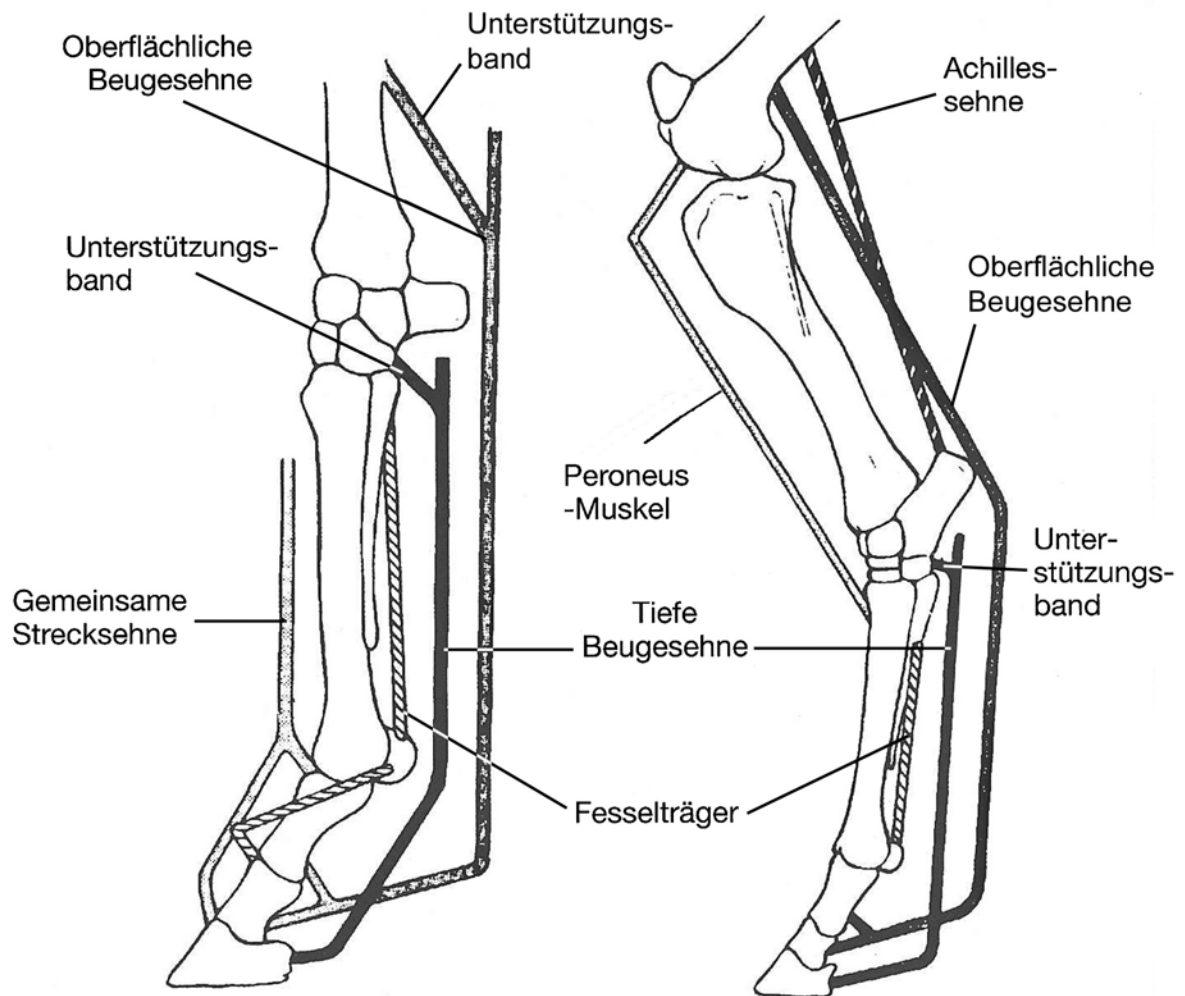


Abb. 37 Halteapparat am Vorderbein und am Hinterbein (aus Gray 1997)

Van Weeren untersuchte den Zusammenhang der Bewegungen von Knie und Sprunggelenk. Seine Messungen *in vivo* ergaben, dass die jeweiligen Winkelungen der beiden Gelenke im Schritt komplett und im Trab nahezu als gekoppelt anzusehen sind (van Weeren, 1990).

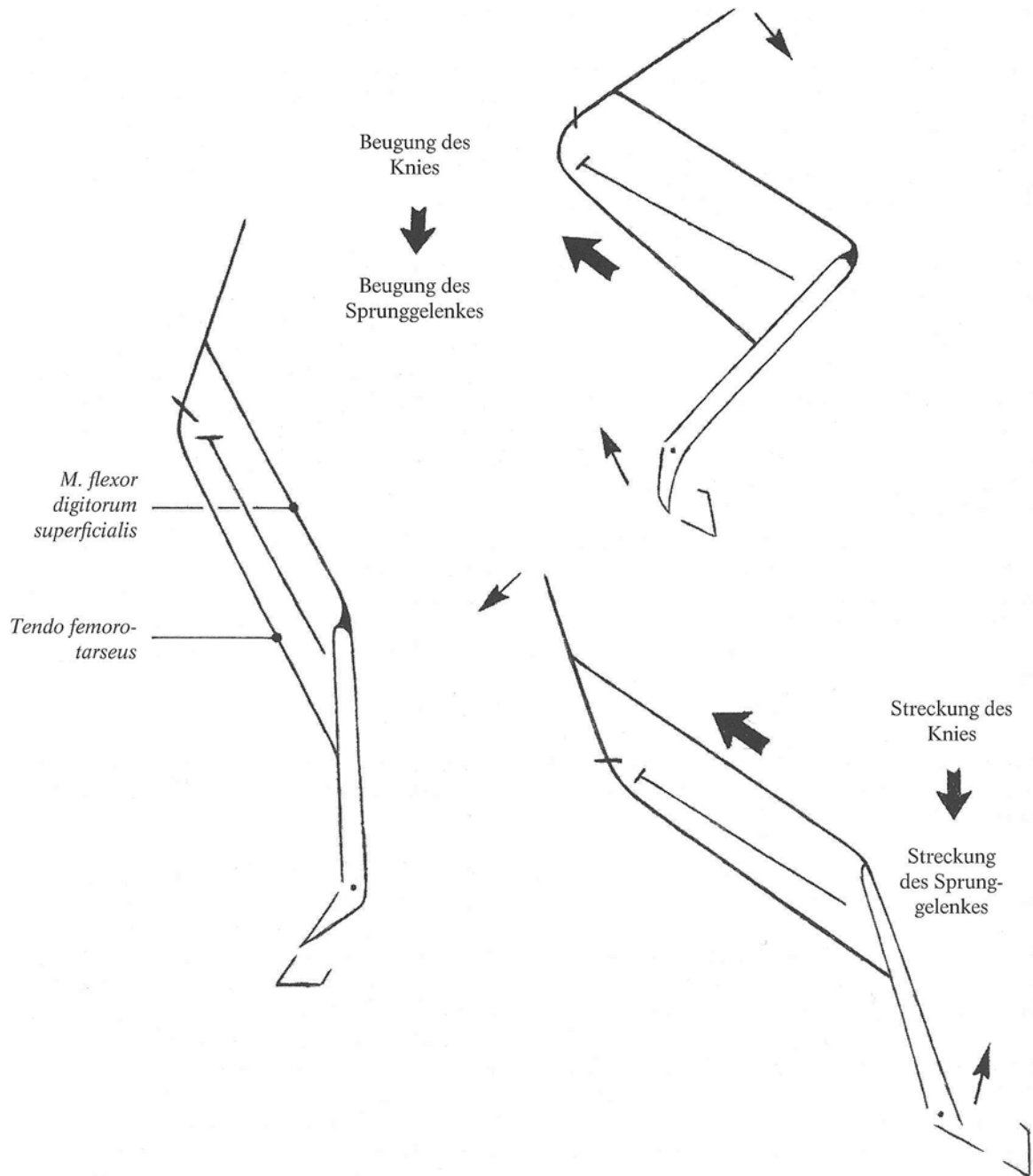


Abb. 38 System der Stabilisierung und Gleichschaltung von Knie- und Sprunggelenk (aus Denoix 2000)

Der Pferdeosteopath Giniaux (2002) schreibt, dass das Pferd im Stehen alle Muskeln entspannen kann, da bei der Spannsägenkonstruktion Sehnen die Haltefunktion übernehmen. Voraussetzung dafür ist jedoch ein senkrecht stehendes Röhrlbein, weil sonst die Kniescheibe nicht eingehakt werden kann. Bei zu niedrigen Trachten tritt das Pferd mit den Hinterbeinen vermehrt unter den Körper, um die Huf-Fesselbein-Achse zu korrigieren. Das nicht mehr senkrecht stehende Röhrlbein verhindert nun

ein Einhaken der Kniescheibe und das Pferd kann nicht mehr energiesparend stehen (Giniaux, 2002).

Wentink (1978) untersuchte folgende Muskeln, um die Rolle des Spannsägenapparats zu bestimmen: M. peroneus tertius, M. tibialis cranialis und den M. flexor digitalis superficialis. Die Ergebnisse sind folgende: Die Muskeln und Sehnen über der kranialen Seite der Tibia spielen eine wichtige Rolle in der Belastungsphase. Die Bewegungen der Hintergliedmaßen wären auch ohne die Beteiligung des kranialen Tibiamuskels und des Gastroknemius möglich. Sie zentrieren die Kraft der Belastung aber durch die Längsachse der Tibia (Wentink, 1978).

Etwas Muskelarbeit muss allerdings aufgebracht werden, um die Patella auf dem medialen Rollkamm zu halten. Der M. vastus medialis zeigt leichte Aktivität im Elektromyogramm, das im Stehen durchgeführt wird. Er übt einen leichten Zug auf die Patella aus, der ausreicht, das Knie zu stabilisieren. Die benötigte Spannung wird von weniger als 2% der Kraft aufgebracht, die nötig wäre, wenn es keinen Patellafixations-Mechanismus gäbe (Schuurman et al., 2003).

4.3.2 Dynamik der Beckengliedmaße

Die proximale Muskulatur der Beckengliedmaße ist auf Verrichtung von Arbeit spezialisiert, während die distale gut für die ökonomische Entwicklung von Kraft ausgebildet ist (Payne et al., 2005).

In einem Versuch von Hjertén et al. (1994) wurde mittels Hochfrequenzfilmaufnahmen an trabenden Pferden nachgewiesen, dass sich die Hintergliedmaße in den Standphasen der Bewegungseinheiten deutlich verkürzt.

Während die Verkürzung der Vordergliedmaße der Funktion der Stoßdämpfung zugeordnet wird (Hjertén und Drevemo, 1993), soll die Beugung von Sprunggelenk und Knie, sowie des Fesselgelenkes der Schlüssel für die Schubkraft aus der Hinterhand sein. Die Rolle der Stoßdämpfung ist hier eher untergeordnet, jedoch nicht gänzlich zu vernachlässigen.

Die Verkürzung des Hinterbeins tritt nur zwischen Huf und Knie auf und beträgt im Maximum 110 mm. Zwischen Knie und Tuber coxae findet dagegen eine Verlängerung statt, weshalb die maximale Gesamtverkürzung zwischen Huf und Hüfthöcker nur 67 mm beträgt. Die obengenannte Verlängerung kann zwischen der Vollbelastung und dem Abrollen bis zu 60 mm betragen.

5 Millisekunden nach der vollen Belastung beginnt das Sprunggelenk, seinen Winkel rapide zu vergrößern, weil die Tibia ihre longitudinale Richtung ändert. Dadurch, dass Tibia und Metatarsus natürliche Unterschiede in ihrer Längsrichtung haben, wird offenbar die Kräfteübertragung erleichtert (Hjertén et al., 1994).

Es konnte gezeigt werden, dass die Gewichtsaufnahme von den distalen zu den proximalen Gliedmaßenabschnitten zeitlich nacheinander stattfindet, da sich die Gelenke kurz aufeinanderfolgend stärker beugen. In dem Versuch wurden die veränderten Distanzen zwischen Huf und Fesselgelenk, proximalem Metakarpus, distaler und proximaler Tibia, dem Kniegelenk und dem Tuber coxae während der Belastungsphase gemessen und mit einem „steifen“ Bein verglichen. Im Gegensatz zu diesem zeichnete sich das Pferdebein durch eine längere Bodenkontaktzeit und verringerte Aufprallkräfte aus.

Im Galopp entsteht der Vorwärtsimpuls vorwiegend aus der Hinterhand durch die Winkelung und Streckung von Sprunggelenk und Knie. Das Sprunggelenk ist bei der Vorwärtsbewegung eines der wichtigsten Gelenke und spielt auch beim Auffangen von Aufprallkräften eine große Rolle (Gray, 1997).

Der M. flexor digitalis profundus der Hintergliedmaße bringt viermal soviel Kraft hervor wie der der Vordergliedmaße. Dies lässt auf eine funktionelle Spezialisierung zwischen den Vorder- und Hintergliedmaßen schließen (Payne et al., 2005).

4.4 Biomechanik des Hufes

Die Elastizität des Hufhorns wird von verschiedenen Einzelfaktoren bestimmt. Das Horn besitzt eine gewisse Eigenelastizität, die vor allem in der Röhrenstruktur begründet ist und besonders bei schrägstehenden Hornwänden in Erscheinung tritt. Ein weiteres stoßbrechendes Moment ist in dem Wechsel von Hart- und Weichhorn zu sehen, indem die zwischen die Harthornabschnitte eingeschalteten Weichhornteile bei groben Erschütterungen federnd wirken. Hier ist vor allem das extrem elastische Strahlpolster zu nennen (Ruthe et al., 1997).

Lanovaz et al. schreiben der distalen Hufwand in der Ballenregion eine größere stoßdämpfende Eigenschaft zu als der lateralen Hufwand. Sie führen dies auf veränderte Eigenschaften durch einen stärkeren Wassergehalt zurück, die eine größere Verformbarkeit gewährleisten und somit den Hufmechanismus ermöglichen (Lanovaz et al., 1998).

Laut Lanovaz schöpft aber die Hufwand in der Position der größten Belastung (mittlere Standposition) lediglich 10-15% ihrer Energieabsorptionskapazität aus. Beim Auftreffen des Hufs auf den Boden genügt die Kraft noch nicht einmal für eine ausreichende Verformung der lateralen Hufwand, um eine erwähnenswerte Energieabsorption zu ermöglichen (Lanovaz et al., 1998).

Unter Hufmechanismus versteht man die Bewegungen der einzelnen Teile der Hornkapsel während Be- und Entlastung (Ruthe et al., 1997). Das Körpergewicht wird im Fesselgelenk in zwei Komponenten zerlegt: einerseits Druckwirkung über das Fessel- und Kronbein auf das Hufbein, andererseits über die Gleichbeine auf den Fesseltrageapparat und auf die tiefe Beugesehne, die wiederum Zug auf die Palmarfläche des Hufbeins ausübt.

Die erstere Druckwirkung wird durch den Aufhängeapparat des Hufes in einen Zug der Dorsalfläche des Hufbeins auf die Hufblättchen der Zehenwand der Hornkapsel umgewandelt. Hufbein und Dorsalwand werden dabei um die Hufbeinspitze als Drehpunkt nach hinten-unten gedrückt, während die tiefe Beugesehne eine Zugwirkung auf das Hufbein nach hinten ausübt. Dies führt zu einer Verengung des Kronrandes in der vorderen Hufhälfte (Ruthe et al., 1997).

Der Huf erfährt aber nicht nur den Druck des Körpergewichtes von oben, sondern auch den Bodendruck von unten. Dieser wirkt auf den Tragrand, die Hornsohle, die Eckstreben und den Strahl. Dadurch sind die in der Hornkapsel eingeschlossenen Weichteile des Hufs dem gleichzeitigen Druck von oben und von unten ausgesetzt. Die Folge davon sind komplizierte Bewegungsvorgänge und Formveränderungen der Hornkapsel und der eingeschlossenen Weichteile, sowie der Hufknorpel.

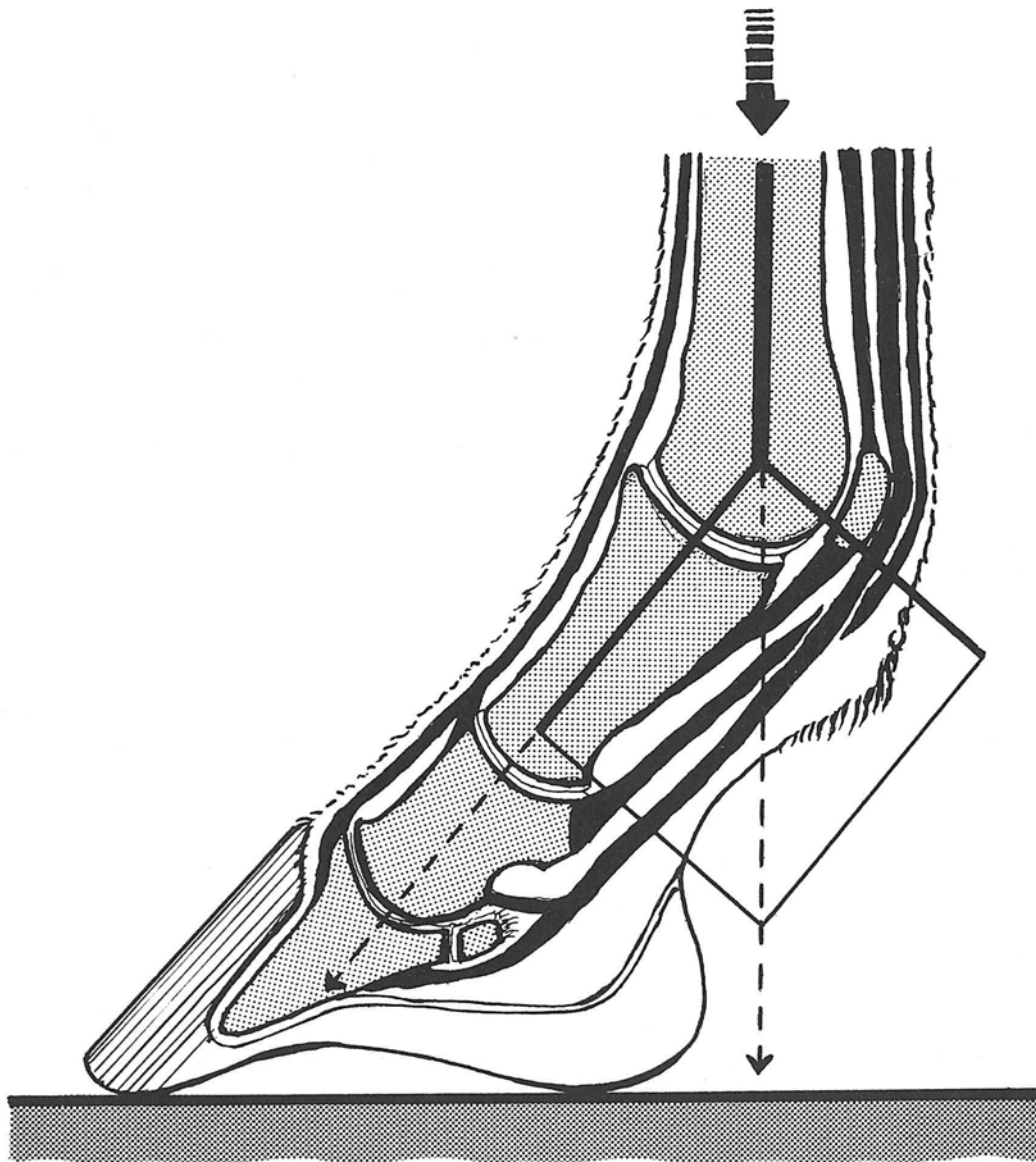


Abb. 39 Einwirkung des Körpergewichts auf den Huf (aus Ruthe 1997)

Bei Belastung verengt sich die Zehenwand im Bereich der Krone, denn die obere Hälfte der Zehenwand des Hufes sinkt geringgradig in Richtung auf die Hufmitte ein. Dabei bleibt die untere vordere Hälfte praktisch bewegungslos, am Tragrand der Zehenwand des Hufes lassen sich keine Bewegungen feststellen.

Im Bereich der sogenannten „toten Zone“, unter der man die Verbindungslinie zwischen der weitesten Stelle des Kronrandes mit der des Tragrandes versteht, ist kaum eine Formveränderung zu beobachten.

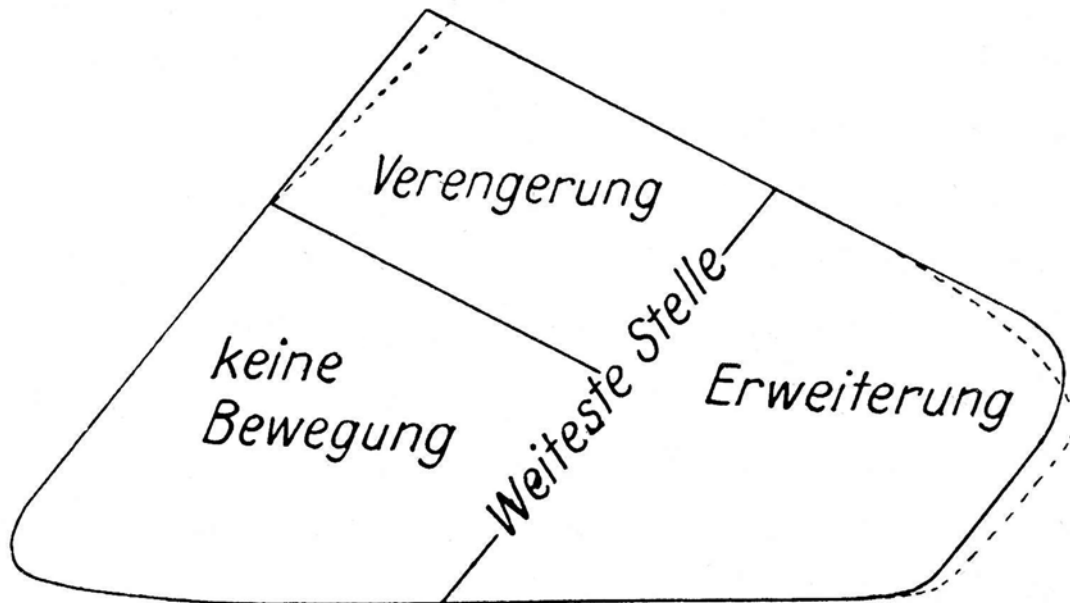


Abb. 40 Formveränderungen der Hornkapsel beim Hufmechanismus (aus Ruthe 1997)

Die Trachtenwände palmar / plantar davon erweitern sich bei Belastung, und zwar am Kronrand mehr als am Tragrand. Ballen und Strahl senken sich in Richtung Erdboden ab, wobei sich die Sohle etwas in ihrem Wölbungsgrad abflacht, und zwar mehr in der Nähe des Strahls, mit Abnahme der Abflachung in Richtung des Tragrandes. Beim Entlasten kehren alle Teile federnd in ihre Ausgangslage zurück (Ruthe et al., 1997).

Mit Hilfe von Videoaufnahmen und Dehnungsmessstreifen auf dorsaler und lateraler Hufwand konnten Burn und Brockington (2001) nachweisen, dass die dorsale Hufwand sich in der Belastungsphase einwärts in Richtung der Hufachse bewegt. Dabei ist die Deformation proximal größer als distal. Die laterale Hufwand bewegt sich dagegen nach auswärts.

Die Mittelwerte der Deformation lagen zwischen 0,17 und 0,92 mm an der dorsalen Hufwand und 0,18 und 0,76 mm an der lateralen Hufwand.

Die Verformung der dorsalen Hufwand kommt durch eine Kombination von Einwärtskrümmung und axialer Kompression zustande, wobei letztere durch Druck von innen die erstere teilweise aufhebt und dadurch die Oberflächenspannung der dorsalen Hufwand herabsetzt (Burn und Brockington, 2001).

Während über die außerordentlich günstige elastische stoßbrechende Wirkung dieser Vorgänge völlige Übereinstimmung herrscht, bestehen bezüglich ihrer Entstehung sehr unterschiedliche Anschauungen.

So schrieb zum Beispiel Coleman Anfang des 19. Jahrhunderts, dass die Gewichtsaufnahme des Hufes lediglich von Hufwand und Eckstreben bewältigt werden (Coleman, 1805).

Die Untersuchungen von Dyhre-Poulsen et al. (1994) unterstützen diese Theorie. Druckmessungen innerhalb des Weichteilgewebes des Hufs ergaben eine Druckabnahme, während der Huf im Trab den Boden berührt. Das Gewebe kann sich also offenbar ausdehnen. Dies ist auf die Erweiterung der Hufwand bei Bodenkontakt zurückzuführen. Weder beschlagene noch unbeschlagene Hufe berührten auf Asphalt mit dem Strahl den Boden. Ein in das Fesselbein implantiertes Akzelerometer gab zusätzlich noch die Auskunft, dass der Huf eine stark dämpfende Wirkung bezüglich der Vibrationen hat, die beim Aufprall entstehen. Beim beschlagenen Huf ist die dämpfende Wirkung noch verstärkt zu beobachten, da die Vibrationen und Beschleunigungswerte am Huf erhöht sind, am Fesselbein jedoch fast die gleichen Werte wie beim unbeschlagenen Huf erreicht werden. Vollständig ausgleichen kann das Hufkissen die größere Belastung aber nicht. Neben diesen Erkenntnissen betonen Dyhre-Poulsen et al. auch die besonders für die Energieabsorption wichtige viskoelastische Beschaffenheit der Hornwand (Dyhre-Poulsen et al., 1994).

Evrard (2004) vergleicht Eckstreben und Strahl im Querschnitt mit der Form eines Ws, das beim Einwirken vertikaler Kraft auseinanderweicht und sich in exzentrischen Druck umwandelt. Dadurch wird eine Stoßdämpfung erreicht.

Auch Gray (1997) schreibt, dass der Strahl zur Absorption von Erschütterungen dient. Er überragt die Sohlenfläche deutlich und hat beim normalen Aufußeln leichten Bodenkontakt. Weiter schreibt er, dass das bindegewebige, elastische Hufkissen beim Aufußeln als Stoßdämpfer wirkt, genauso wie die Sohle mit ihrer Aufwölbung gegenüber dem Boden und die Hufknorpel (Gray, 1997).

Was die Übertragung der Kraft vom Boden auf die Gliedmaße betrifft, vertreten Bartel et al. (1978) die Auffassung, dass ein beschlagenes Pferd auf hartem Boden mit dem Strahl den Boden nur für einen kurzen Augenblick berührt, wenn die Belastung noch sehr gering ist. Also wird seiner Meinung nach die gesamte Kraft über den Tragrand auf die Hufwand und somit auf die Lederhautblättchen und das Hufbein übertragen.

5 Ökonomie der Gangarten und Gangartenwechsel

Schon in der Vergangenheit wurden Erklärungen für den Gangartenwechsel Trab - Galopp gesucht. 1981 versuchten Hoyt und Taylor (1981) den Nachweis auf Basis der metabolischen Energie. Sie fanden heraus, dass der Metabolismus für Trab und Galopp mit der Geschwindigkeit linear ansteigt, beim Gangartenwechsel jedoch die lineare Kurve unterbrochen wird. Die Geschwindigkeit, in der der Gangartenwechsel stattfindet, interpretierten sie als „energetically optimal transition speed“ (EOTS), energetisch optimale Geschwindigkeit für den Gangartenwechsel (die EOTS ist die Geschwindigkeit, bei der der Metabolismus im Trab gleich groß ist wie im Galopp). Ihre Beobachtungen hatten nämlich auch gezeigt, dass ihre Ponies mehr Energie verbrauchten, wenn sie über die EOTS hinaus bei höherer Geschwindigkeit in der gleichen Gangart blieben und keinen Gangartenwechsel vollzogen. Hoyt und Taylor schlussfolgerten daraus, dass die Ponies die Gangarten wechseln, um Energie zu sparen (Hoyt und Taylor, 1981).

1991 folgte dann eine Untersuchung von Farley und Taylor (1991), in der der Gangartenwechsel bezüglich der Kräfte, die bei verschiedenen Geschwindigkeiten auf den Bewegungsapparat wirken, beleuchtet wurde. Diese sogenannte Kraft-Trigger-Hypothese wurde von der Beobachtung gestützt, dass Ponies den Gangartenwechsel von Trab zu Galopp schon bei niedrigerer Geschwindigkeit durchführten, wenn sie ein zusätzliches Gewicht trugen. Die Ergebnisse ließen den Schluss zu, dass der Gangartenwechsel von der Kraft getriggert wird, die auf den Bewegungsapparat einwirkt. Sauerstoffverbrauchsmessungen zeigten nämlich, dass der Galopp in dieser Geschwindigkeit mehr Energie verbraucht als der Trab. Auf diese Weise wird die kritische Grenze der einwirkenden Kraft vermieden (Farley und Taylor, 1991).

Bei Untersuchungen auf dem Laufband ohne und mit Steigung (10%) (Wickler et al., 2000) wurde herausgefunden, dass Pferde früher vom Trab in den Galopp wechselten, wenn sie eine Steigung absolvieren mussten. Da sich die Kräfte auf der Geraden und auf der Steigung physikalisch gesehen aber nicht unterscheiden, wurde hier die Hypothese aufgestellt, dass die Pferde die Gangart bei der energetisch optimalen Geschwindigkeit wechseln, und nicht, wenn die Kräfte, die auf den Bewegungsapparat einwirken, zu groß werden.

Bei weiteren Versuchen (Wickler et al., 2003) wurden auf dem Laufband zusätzlich die Schrittfrequenz und die Bodenkontaktdauer auf der Ebene wie auf der Steigung bestimmt.

In der Ebene stieg die Schrittfrequenz im Trab linear mit der Geschwindigkeit an, jedoch nur bis zu der Geschwindigkeit, in der normalerweise in den Galopp gewechselt wird. Darüber hinaus trat keine weitere Erhöhung der Schrittfrequenz mehr ein, sondern eine Verlängerung der Schritte.

Beim Wechsel zum Galopp bei 5,1 m/s erhöhte sich dann die Schrittfrequenz um 7% und blieb konstant bis zur untersuchten Höchstgeschwindigkeit von 6,35 m/s.

Da auf der Steigung der Gangartenwechsel schon bei niedrigerer Geschwindigkeit vollzogen wird als in der Ebene, erhöhte sich die Schrittfrequenz im Galopp um 14%, bezogen auf die Frequenz im Trab.

Die Bodenkontaktdauer verringerte sich mit steigender Geschwindigkeit, woraus man den Schluss ziehen kann, dass die Bodenkontaktdauer indirekt proportional zur metabolischen Rate ist (die metabolische Rate steigt mit kürzer werdender Bodenkontaktzeit an). Die Dauer des Bodenkontakts veränderte sich auch nicht bei der Steigung, ebensowenig die Schrittfrequenz. Impulse und Kräfte sind also die gleichen wie auf der Ebene (Wickler et al., 2003).

In den zahlreichen Versuchen zeigte sich, dass es keine bestimmte Geschwindigkeit gibt, bei der ein Gangartenwechsel stattfindet. Vielmehr gibt es für jedes Pferd einen Geschwindigkeitsbereich, in dem es zwischen den Gangarten hin und her wechselt. Die EOTS lag in diesem Bereich. Es konnten zwei Geschwindigkeiten für Gangartenwechsel Trab-Galopp ausgemacht werden: (1) Geschwindigkeit, bei der vom Trab in den Galopp gewechselt wird, (2) Geschwindigkeit, bei der vom Galopp in den Trab zurückgewechselt wird.

Nachgewiesen wurde auch, dass sich in der Steigung die metabolische Rate deutlich erhöht und dass die EOTS sinkt. Außerdem wurde immer die metabolisch ökonomischste Gangart gewählt (Wickler et al., 2003).

Wickler (2002) untersuchte auch auf Trabrennen trainierte Hackneys und Araber im starken Trab. Die Schrittfrequenz stieg bei einer Geschwindigkeit von mehr als 5 m/s (in der normalerweise in den Galopp gewechselt wird) auf 102/min an und blieb dann gleich, auch bei steigender Geschwindigkeit. Die Schrittlänge erhöhte sich linear. Wickler konnte feststellen, dass Verstärkungen des Trabs viel Energie verbrauchen und zu verstärkt erschütterndem Auftreffen der Beine führen (Wickler, 2002).

Eine kinematische Studie von Sloet van Oldruitenburg-Oosterbaan et al. (1997) zeigte, dass, im Gegensatz zur Ebene, die Fesselgelenke der Hintergliedmaßen bei Steigung mehr Hyperextension aufweisen als die der Vordergliedmaßen. Dies ist bedingt durch die Verlagerung des Körperschwerpunktes in Richtung auf die Beckengliedmaßen.

Der Trigger für den Gangartenwechsel auf Steigungen könnten also erhöhte Kräfte, die auf die Hintergliedmaßen einwirken, sein.

Da dies in der Ebene nicht zutrifft, sondern vielmehr die Vordergliedmaßen höhere Kräfte erfahren, könnten in der Ebene die Kräfte auf die Vordergliedmaßen der Trigger sein (Sloet van Oldruitenburg-Oosterbaan et al., 1997).

Eine Erklärung für den wiederholten Wechsel zwischen Trab und Galopp im Bereich der EOTS ist, dass das Pferd widersprüchliche Signale verwertet, in denen einerseits der Trab, andererseits der Galopp als bevorzugte Gangart angezeigt erscheinen.

Da im Galopp in einer Geschwindigkeit von 6,7 m/s sowohl der Metabolismus als auch die einwirkende Kraft niedriger sind als im Trab, muss nach einem Grund für das wiederholte Zurückfallen in den Trab gesucht werden. Dieser könnte in der Dauer der Schwingphase zu finden sein, die im Galopp 10% kürzer ist als im Trab in derselben Geschwindigkeit. Die um 10% erhöhte Schwingphase der Beine im Trab resultiert aus einer niedrigeren Schrittfrequenz (108/min) im Trab als im Galopp (118/min), jeweils bezogen auf die gleiche Geschwindigkeit (Sloet van Oldruitenburg-Oosterbaan et al., 1997). Die angestrebte erhöhte Schwingphase des Trabes könnte mit den Pendelmechanismen zu erklären sein (siehe 3.3 Schwingungs- und Pendelmechanismen).

Griffin et al. (2004) untersuchten den Schritt-Trab-Übergang an Pferden verschiedener Größe und Gewichts (90 kg – 720 kg) auf dem Laufband. Sie gebrauchten dazu für den Schritt das Modell des inversen Pendels, in dem die Schwerkraft die zentripetale Kraft darstellt, um den Bodenkontakt herzustellen. Griffin et al. konnten so absolute Schrittgeschwindigkeiten festlegen, in denen das Verhältnis von Schwerkraft zu zentripetaler Kraft gleich ist. Hierbei entsteht die dimensionslose „Froude number“ ($v^2/(g \times l)$), wobei v die Geschwindigkeit, l die Beinlänge und g die Erdbeschleunigung ist.

Die absolute Schritt-Trab-Übergangsgeschwindigkeit steigt mit der Größe der Tiere von 1,6 m/s auf 2,3 m/s an, tritt aber immer bei der gleichen „Froude number“ von 0,35 auf.

Sie konnten ebenfalls verzeichnen, dass die Pferde innerhalb enger Geschwindigkeitsbereiche spontan die Gangarten wechselten, wenn sie in der energetisch optimalen Übergangsgeschwindigkeit lagen.

Der Schritt-Trab-Übergang wird ihrer Meinung nach von der Dynamik eines inversen Pendels getriggert und liegt immer in dem Geschwindigkeitsbereich, der die Ökonomie der metabolischen Kosten maximiert (Griffin et al., 2004).

Eine weitere Überlegung kommt der Bodenkontaktzeit zu: Bei Geschwindigkeiten, die unter der EOTS lagen, war sie im Galopp kürzer als im Trab. Die erhöhte metabolische Rate in diesem langsamen Galopp ist also mit den schon erwähnten höheren metabolischen Kosten kürzerer Kontaktzeiten zu erklären. Im Bereich der EOTS sind die Bodenkontaktzeiten dagegen genau gleich lang für Trab und Galopp (Wickler et al., 2003).

Eine weitere Erklärung dafür, dass bei niedrigen Geschwindigkeiten das Galoppieren für das Pferd unökonomisch ist, ist dass die Rückenbewegungen die kinetischen Energieschwankungen zu wenig erhöhen. Nur bei hohen Geschwindigkeiten sind die kinetischen Energieschwankungen so groß, dass die Einsparungen die zusätzlichen Energiekosten übertreffen. So ergaben Messungen des Sauerstoffverbrauchs, dass es für Pferde ökonomischer ist, bei Geschwindigkeiten über 5 m/s zu galoppieren, darunter, zu traben.

Experimente an Eseln ergaben zudem, dass gerade bei hohen Geschwindigkeiten eine große Energiespeicherung durch Elastizität stattfindet, die einen Großteil der positiven und negativen Arbeit übernimmt (Alexander, 1988).

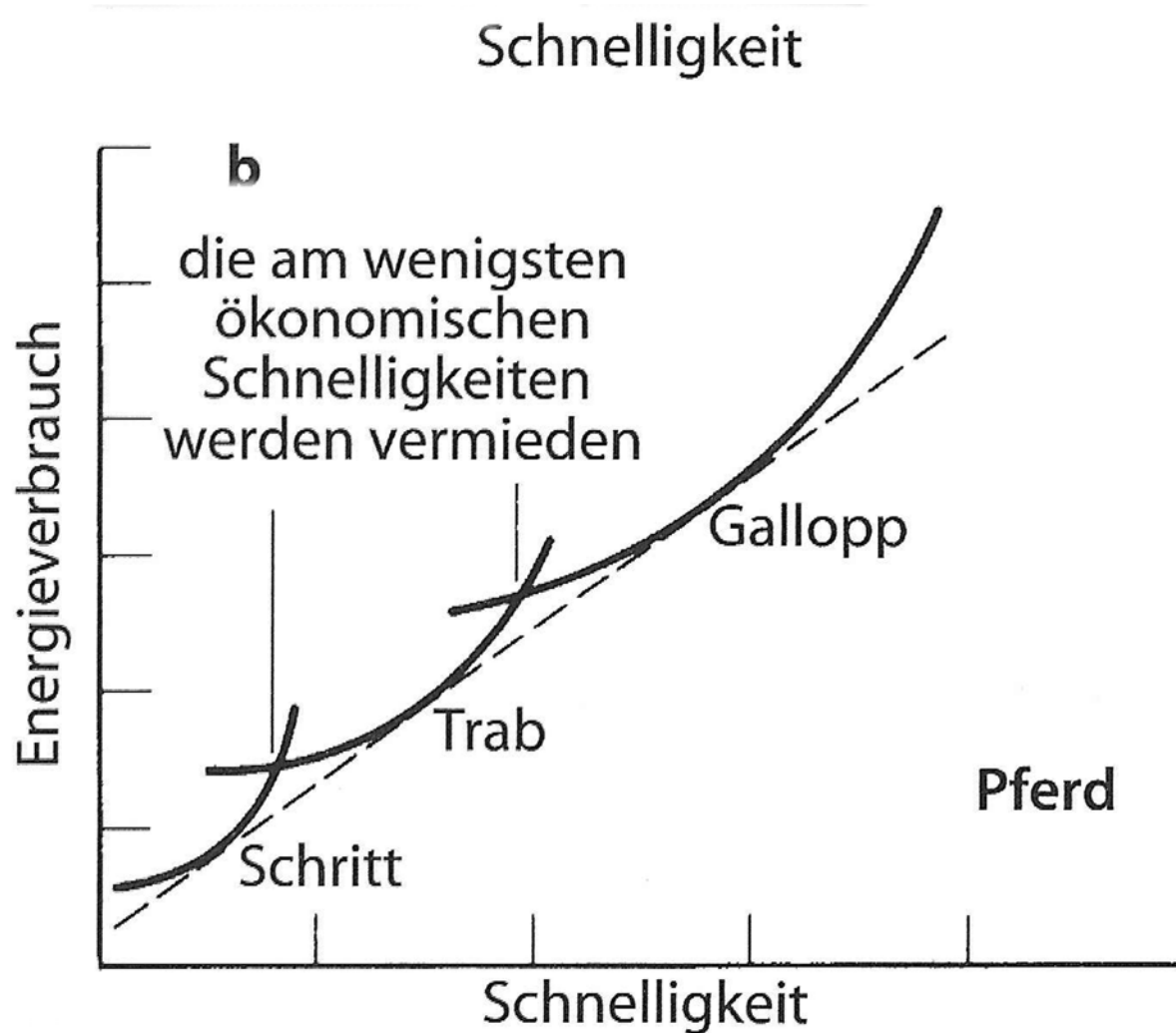


Abb. 41 Energetik der Fortbewegung in Schritt-Trab-Galopp (aus Hildebrand 2004)

Für das Pferd gibt es für jede Gangart eine anders gebogene Regressionslinie zwischen Geschwindigkeit und Energieverbrauch (Hildebrand und Goslow, 2004).

Es bewegt sich in der Regel mit einer relativ ökonomischen Gangart und Geschwindigkeit. Die Gangart kann aber bei zunehmender Schnelligkeit auch geändert werden, um die Kräfte, die in den Muskeln und am Skelett wirken, innerhalb sicherer Grenzen zu halten. Eine insgesamt gerade Regressionslinie (in der Abbildung gestrichelt dargestellt) ist eine zufriedenstellende Annäherung, wenn sie durch die bevorzugten langsamen und mittleren Geschwindigkeiten gezeichnet wird. Wenn allerdings die maximale Geschwindigkeit miteinbezogen wird, würde man einen etwas gebogenen Kurvenverlauf erwarten.

Die gesamten Transportkosten entsprechen der Energie, die bei einer gegebenen Geschwindigkeit verbrannt wird, geteilt durch diese Geschwindigkeit. Die Beziehung ist ganz klar geschwindigkeitsabhängig: Innerhalb der Grenzen aerober

Energiegewinnung verringern sich die Kosten für den Transport einer Masseneinheit über eine Distanz mit der Geschwindigkeit der Fortbewegung. Wenn sich ein Tier schneller fortbewegt, entstehen die konstanten laufenden Kosten und die Kosten für die Körperhaltung über eine kürzere Zeit. Höhere Geschwindigkeit begünstigt auch den Energieerhalt (Hildebrand und Goslow, 2004; Kram und Taylor, 1990). Alexanders (1999) Versuche an Ponies ergaben ebenfalls, dass es für jede Geschwindigkeit eine energetisch ökonomische Gangart gibt. So ist der Schritt bis zu einer Geschwindigkeit von 1,7 m/s am ökonomischsten, der Trab von 1,7 m/s - 4,6 m/s, bei höheren Geschwindigkeiten der Galopp (dieser ist beim Pony bei 5-6 m/s ökonomisch). Alle Gangarten, die nicht innerhalb dieser Marken liegen, sind energetisch unökonomisch, sowohl höhere Gangart bei niedrigeren Geschwindigkeiten, als auch niedrigere Gangart bei höheren Geschwindigkeiten. Grenzgeschwindigkeiten, bei denen am besten in eine andere Gangart gewechselt wird, wurden beim Freilaufen vermieden (Alexander, 1999).

Ist die ökonomischste Gangart gewählt, so verbraucht ein Pony, egal in welcher Gangart, 3 J / (kg x m) metabolische Energie. Für die metabolischen „Transportkosten“ (zur Fortbewegung benötigte Energie) gilt daher:

$E_{\text{Transport}} \sim KM^{-0,32}$. Die mechanischen Transportkosten sind dagegen bei jedem Tier gleich (1 J / (kg x m)). Die daraus hergeleitete Effizienz (mechan. Transportkosten / metabol. Transportkosten) liegt bei kleinen Säugetieren, wie Mäusen, lediglich bei 0,03, bei großen Säugetieren bei ca. 0,25. Die Begründung dafür liegt im Springstock-Prinzip, wo beim Laufen Energie in Sehnen und im Rücken gespeichert und wieder freigegeben werden und somit nicht die gesamte Energie zum Laufen von den Muskeln aufgebracht werden muss (Alexander, 1999; Kram und Taylor, 1990).

Heglund und Taylor (1988) konkretisieren diese Beobachtungen mit Zahlenangaben: Der Energieverbrauch pro Kilogramm und Schritt ist unabhängig von der Körpergröße bei allen Tieren gleich. Er steigt aber mit der Geschwindigkeit an und beträgt

5,0 J/kg x Schritt in der bevorzugten Trabgeschwindigkeit,

5,3 J/kg x Schritt in der Trab-Galopp-Übergangsgeschwindigkeit,

7,5 J/kg x Schritt in der bevorzugten Galoppgeschwindigkeit und

9,4 J/kg x Schritt in der maximalen aufrechterhaltenen Galoppgeschwindigkeit.

Der Energieverbrauch steigt also im Trab und Galopp durch die Länge der Schritte an (Heglund und Taylor, 1988).

Die mechanischen Kosten im Trab steigen im Laufbandversuch von Preedy und Colborne (2001) von 3,3 J/m/kg bei 2,5 m/s linear auf 5,31 J/m/kg bei 6,2 m/s.

Der metabolische Energieverbrauch steigt dagegen nur von 2,41 J/m/kg auf 3,28 J/m/kg an, wobei die Rate bei einer Geschwindigkeit von 3,1 m/s und 3,8 m/s noch einmal abfällt. Die Effizienz ist also am höchsten bei 3,8 m/s.

Die Energie, die zwischen den einzelnen Gliedmaßensegmenten ausgetauscht wird, kann zu einem großen Teil erhalten werden, und zwar umso mehr, je höher die Geschwindigkeit ist.

Sie steigt linear von 1000 J / Bewegungseinheit (ein vollständiger Bewegungsablauf) bei 2,5 m/s auf 4500 J / Bewegungseinheit bei 6,2 m/s an.

Die Erklärung von Preedy et al. dafür ist, dass die Bewegung eines Segments die passive Bewegung eines anderen Segments automatisch nach sich zieht. Wenn zum Beispiel die Tibia angehoben wird, wird durch die Spannsägenkonstruktion passiv das Sprunggelenk mit angehoben und als Folge auch Metatarsus und die distalen Segmente (ohne zusätzliche Muskelarbeit) (s. Abb. 38 System der Stabilisierung und Gleichschaltung von Knie- und Sprunggelenk (aus Denoix 2000), S. 90). Preedy errechnet so eine Energieersparnis von mehr als 25% im Trab, bezogen auf die Gesamtarbeit (Preedy und Colborne, 2001).

Atemzyklus / Schrittzyklus

In der Literatur erscheint Specht (1965) als erster mit einer Beobachtung über die Synchronisierung von Atmung und Beinzyklus, gefolgt von Attenburrow (1971), der die zeitliche Beziehung zwischen Respiration und Lokomotion im Galopp demonstrierte. Hornicke et al. (1974) nahmen an, dass die Atemfrequenz beim galoppierenden Pferd im Verhältnis 1:1 oder 1:2 bezüglich des Beinrhythmus auftritt und im langsamen Galopp eine Frequenzverschiebung zwischen beiden auftritt (Attenburrow, 1982).

Im gleichen Jahr veröffentlichten Attenburrow und Flack (1974) ihre Ergebnisse, in denen eine Synchronisierung von Bein- und Atemzyklus 1:1 im Canter und Galopp besprochen wurde, für Schritt und Trab jedoch nicht beobachtet werden konnte. Canter und Galopp unterscheiden sich folgendermaßen in ihrer Fußfolge:

Die Fußfolge im Rechtsgalopp: Einbeinstütze hinten links, Dreibeinstütze hinten rechts und vorne beidseits, Einbeinstütze vorne rechts, Sprungphase.

Der Canter ist ein Galopp in langsamerem Tempo mit Zweibein-, aber ohne Dreibeinstütze. Fußfolge im Rechtscanter: Einbeinstütze hinten links, Zweibeinstütze hinten rechts und vorne links, Einbeinstütze vorne rechts, Sprungphase (Stashak, 1989).

Hornicke und Meixner kamen 1977 ebenfalls zu dem Schluss, dass Respiration und Schrittfrequenz im Galopp vollständig übereinstimmen.

1976 und 1978 unternommene Untersuchungen Attenburrows zeigten charakteristische Respirationsgeräusche für den Canter und Galopp, sehr große Variablen jedoch für Trab und Schritt. Er schlussfolgerte daraus, dass der Atemrhythmus und daher auch die Respirationsgeräusche von den Bewegungen der Gliedmaßen beeinflusst sein könnten.

1982 stellte Attenburrow die Ergebnisse von Messungen an elf Pferden vor, die mit einem Widerstandsgerät in den Hufen und einem Miniaturmikrofon an einer Nüster in allen Gangarten vorgestellt wurden (Attenburrow, 1982). Die Ergebnisse wurden später noch an mehreren hundert Pferden validiert.

Im Galopp befinden sich die Vorderbeine bei jedem Galoppsprung während der gesamten Inspirationsphase in Protraktion. Im Canter befinden sie sich nur in 82% der Zeit in Protraktionsstellung. Im Gegenzug hat in der ganzen Expirationsphase immer mindestens eine, nämlich die im jeweiligen Galopp führende Vordergliedmaße, Bodenkontakt und trägt Gewicht.

In Schritt und Trab ist immer zur gleichen Zeit jeweils eine Vordergliedmaße in der Protraktions- und die andere in Retraktionsstellung. Hier konnte keine Korrelation zwischen Atmungs- und Beinzyklus festgestellt werden.

Eine weitere interessante Erkenntnis der Messungen war, dass die Protraktionsphase bei allen Pferden unabhängig von der Gangart gleich lange dauerte und konstant $0,33 \pm 0,03$ Sek. betrug (die Messgenauigkeit des Gerätes beträgt 0,01 Sek.) (Attenburrow, 1982).

Die Korrelation zwischen Atem- und Beinzyklus ist unter Berücksichtigung einiger Aspekte der Mechanik der Lokomotion folgendermaßen zu erklären:

Beim Laufen rotieren die Vordergliedmaßen, relativ zum Brustkorb, vorwärts in der Protraktion und rückwärts in der Retraktion. In der letzteren wird die vom Bein aufgenommene Last als Kraft auf Teile des Brustkorbs übertragen.

Eine große Rolle spielt auch der M. serratus ventralis thoracis (s. Abb. S. 70), dessen kaudale Anteile bei der Protraktion der Vordergliedmaßen angespannt werden und durch den entstehenden Zug eine Aufwärts-, Vorwärts- und Auswärtsbewegung der ersten acht bis neun Rippen bewirken. Diese Bewegung verstärkt die Ausdehnung des Brustkorbes und so die Inspiration. Die Atemmuskulatur wird entlastet. Während der Retraktion erschlaffen diese Muskelanteile und erlauben somit eine Expiration durch Kollaps des Brustkorbes.

Dieser Effekt des M. serratus ventralis thoracis auf den Brustkorb ist natürlicherweise am größten, wenn die Muskeln beider Vorderbeine zur gleichen Zeit angespannt werden, bzw. erschlaffen. Dies geschieht im Galopp und im Canter. In Schritt und Trab wechseln sie sich dagegen ab.

Alles weist darauf hin, dass die Bewegungen der Vorderbeine im Galopp direkten Einfluss auf den Atemzyklus haben (Attenburrow, 1982).

Alexanders (1988) Überlegungen beziehen sich auf die Eingeweide. Sie werden beim Einatmen nach hinten verdrängt, wenn sich die Lungen erweitern und das Zwerchfell sich abflacht. Beim Ausatmen gleiten die Eingeweide wieder nach vorn. Beim Laufen bewegen sie sich durch die Trägheit auch vor und zurück. Sie unterstützen so die Atmung. Im Trab konnte ebenfalls eine Übereinstimmung festgestellt werden (Alexander, 1988).

6 Diskussion

Die ersten wissenschaftlichen Bemerkungen über den Gang des Pferdes wurden in der Antike gemacht. Nachdem dann für lange Zeit das Interesse daran erloschen war, flammte es in der Renaissance wieder auf, und im 18. Jahrhundert wurde an den neu entstandenen tiermedizinischen Universitäten Forschung im Bereich Lokomotion betrieben.

Mit Beginn des 2. Weltkrieges trat ein Forschungsstopp ein, und da das Pferd durch die Mechanisierung unwichtig wurde, wurde auch nach Kriegsende die Forschung nicht wieder aufgenommen.

Erst in den 60er / 70er Jahren des letzten Jahrhunderts nahm das Interesse am Pferd wieder zu, da der Pferdesport an Bedeutung gewann. Der Zuwachs ist bis heute ungebrochen. Damit erwachte auch das Interesse an der Bewegungsforschung wieder (van Weeren, 2001).

Als erste maßgebliche Untersuchungen veröffentlichten Goiffon und Vincent 1779 aus der Veterinärschule in Paris das erste Gangarten-Diagramm, wie es auch heute noch verwendet wird.

Nach verschiedenen Arbeiten über die Anatomie des Pferdes unter Einbeziehung der Lokomotion wurden hundert Jahre später die ersten Überlegungen zum Hufmechanismus veröffentlicht (Bayer, 1882 und Peters, 1879).

Auch entbrannte 1870 im „Journal of Anatomy and Physiology“ eine Diskussion über die Fußfolge im Galopp, die zu dieser Zeit jedoch niemand beweisen konnte.

1872 revolutionierten der amerikanische Fotograf Eadweard Muybridge und der französische Physiologe Etienne Jules Marey dann die Ganganalyse:

Sie stellten 24 Kameras in einer Reihe auf. Auslöser waren dünne Fäden, die über den Pfad gespannt waren und bei Zug auslösten. Muybridge erreichte durch besondere Technik eine für damalige Zeiten ungeheuer kurze Belichtungszeit von 1/6000 Sekunde und damit eine sehr gute Bildqualität.

1887 veröffentlichte Muybridge das berühmte Buch „Animal Locomotion“, dessen Fotografien noch in viele andere Bücher Einzug hielten.

Marey entwickelte zu dieser Zeit den „Explosiven Hufschuh“, er erarbeitete damit die exakte Fußfolge und demonstrierte die Schwebephase im Trab. Außerdem deckte er die propulsive Rolle der Hinterbeine und die stützende Rolle der Vordergliedmaßen auf.

Wilhelm Krüger sorgte vor dem 2. Weltkrieg noch für großen Fortschritt im Bereich Biomechanik: 1937 und 1938 führte er Studien über die Kinematik der Vorder- und Hintergliedmaßen durch. Um die Artefakte auf den Filmaufnahmen zu vermeiden, die entstehen, wenn die Hautmarker sich bei Bewegung über den Gelenken verschieben, ölte er die Haut ein und sorgte für schräge Beleuchtung, um diese Knochenpunkte ohne Markierung zu erkennen (van Weeren, 2001).

Erst in den 60er Jahren nahm das Interesse wieder zu und in den letzten 20 Jahren wurde schließlich intensiv über die Biomechanik des Pferdes geforscht.

Wo man sich früher auf sein Auge verlassen musste, werden heute die Bewegungen der einzelnen Körpersegmente detailgenau mit Kameras erfasst und zusammen mit Elektromyografie-Daten und Bodenreaktionskräften in Computerprogrammen zusammengeführt und verarbeitet.

Computer, die immer schneller immer größere Datenmengen verarbeiten können, machen den Weg frei für ein wachsendes Verständnis für die Biomechanik des Pferdes.

Kabellose Übertragungssysteme ermöglichen seit kurzer Zeit die uneingeschränkte Bewegung des Pferdes auf einer Bahn und konnten die Versuche auf Laufbändern teilweise ablösen.

Mit Hilfe der sich immer weiterentwickelnden Technik ist es nun möglich, die Pferde optimal zu trainieren und dabei das gewonnene Wissen um die gesundheitlichen Aspekte, zu denen die Stoßdämpfung und die Energiesparmechanismen gehören, vermehrt mit einzubeziehen.

Hier ist zum einen der Hufmechanismus zu nennen, der durch den Hufbeschlag behindert wird und nicht mehr seine stoßdämpfenden Eigenschaften entfalten kann.

Zum anderen kann die Information darüber, dass Pferde, wenn sie können, immer die ökonomischste Gangart für bestimmte Geschwindigkeiten wählen, Einfluss auf das Training zum Beispiel von Distanzpferden haben.

Mit dem Wissen, in welcher Gangart welche Gliedmaßen wie stark belastet werden, kann ein verändertes Aufbautraining nach Verletzungen aufgenommen werden. So war man früher der Meinung, dass das führende Vorderbein im Galopp der größten Belastung ausgesetzt sei, da es in der Einbeinstütze allein die Last trage. Kinetische Untersuchungen ergaben jedoch, dass das andere (nicht führende) Vorderbein deutlich mehr belastet wird, da es mit dem diagonalen Hinterbein zusammen für den Abstoß vom Boden sorgt und dadurch eine viel größere Last aufnimmt. Zum Beispiel

sollten also Pferde, die an der rechten Vordergliedmaße verletzt waren, bei der Wiederaufnahme der Galopparbeit mit dem Rechtsgalopp beginnen, um das Bein zu schonen. Genauso verhält es sich mit dem Springtraining: Die nichtführende Vordergliedmaße ist, entgegen der allgemeinen Auffassung, der größeren Belastung beim Landen nach dem Sprung ausgesetzt, als die führende. Daraus ergibt sich die gleiche Konsequenz wie beim Beginn des Galopptrainings nach Verletzung.

Ein wichtiges Thema ist sicherlich das Training von Reitpferden. Chronische Muskelverspannungen, „Kissing spines“ und andere krankhafte Veränderungen am Rücken zeigen uns, dass die Biomechanik des Rückens von den Reitern noch nicht ausreichend verstanden wird. Das Pferd muss durch reiterliches Einwirken dazu gebracht werden, das „Einsinken“ des Rückens, hervorgerufen durch das Reitergewicht, zu kompensieren. Dazu müssen bestimmte Muskelgruppen aktiviert und trainiert werden, die ein Aufwölben des Rückens bewirken. Das Pferd muss mit tiefem Genick und deutlich unter den Schwerpunkt tretenden Hinterbeinen geritten werden, um dieses zu erreichen. Das wird von vielen Reitern vernachlässigt und kann zu den oben genannten Schäden beim Pferd führen.

In der Vergangenheit wurden aus Unwissenheit viele Fehler beim Training, in der Haltung und im Beschlag begangen. Die neuen Erkenntnisse sollten nun auch in der Praxis umgesetzt werden, um die Gesundheit und die Leistung unserer Pferde zu erhalten und zu verbessern.

7 Zusammenfassung

Als ursprüngliches Steppentier musste das Pferd oft weite Strecken zwischen Futterplätzen und Wasserstelle zurücklegen. Dabei stand nur begrenzt metabolische Energie zur Verfügung. Dies bedingte die Ausbildung von energiesparenden Strukturen am Bewegungsapparat des Pferdes. Damit eng verbunden ist eine effektive Dämpfung des Aufprallstoßes während der Fortbewegung als Schutz der Gliedmaßen vor Schäden.

Hierzu zählen einerseits der Hufmechanismus, die Zusammensetzung des Hufes aus Weich- und Harthorn, die mehrfache, teils starke Winkelung der distalen Extremitäten, wobei hier vor allem die Hyperextension des Fesselgelenks zu nennen ist, und die langen elastischen Sehnen, die sich beim Aufprall dehnen und so die Weiterleitung des Stoßes auf den Rumpf dämpfen. Des weiteren ist die bindegewebig-muskuläre Verbindung (Synsarkose) der Schultergliedmaße mit dem Thorax zu nennen.

Nicht zuletzt tragen auch einige Gelenke ihren Teil dazu bei: Sowohl die kleinen Sprunggelenke als auch das Karpalgelenk bestehen aus vielen kleinen Einzelknochen und sind dadurch in der Lage, Stöße durch Auseinanderfedern der durch Bänder verbundenen Knochen abzufangen.

Eine große Rolle spielt auch der Fesseltrageapparat, der mit seiner Verspannung von Bändern um das Fesselgelenk herum dessen Hyperextension federnd bremst.

Andererseits ist es dem Pferd mit Hilfe bestimmter Energiesparmechanismen möglich, sich mit relativ geringem metabolischen Energieaufwand zu bewegen und zu stehen.

Dazu gehören die passiven Haltemechanismen, die für das Stehen nur minimalen Energieaufwand erfordern. An der Schultergliedmaße zählen dazu der M. biceps brachii mit dem Lacertus fibrosus, der M. extensor carpi radialis, die beiden Zehenbeuger und der M. interosseus medius. Diese stabilisieren weitgehend passiv die Schultergliedmaße. Lediglich das Ellbogengelenk wird durch das Caput mediale des M. triceps brachii im normalen Standwinkel gehalten.

Die Spannsägenkonstruktion der Hintergliedmaßen bewirkt eine gegenseitige Abhängigkeit der Bewegungen in Knie- und Sprunggelenk. Über das Einhängen der

Kniescheibe am medialen Rollkamm des Oberschenkelbeins ist eine passive Fixation der Gliedmaße in gestreckter Position möglich.

In der Bewegung bewirkt die Aneinanderreihung und Parallelschaltung von stark gefiederten, kurzfasrigen Muskeln, langen Sehnen und Bändern ein Höchstmaß an Energiespeicherung. Vor allem die Beugesehnen und der M. interosseus medius speichern auf diese Weise Energie, die sie fast verlustfrei wieder abgeben, wenn die Spannung nachlässt. Sie fungieren damit als elastische Federn und können als „Springstock-Modell“ die aktive Muskelarbeit erheblich reduzieren.

Ganganalysen haben gezeigt, dass sich Pferde immer in der für die Geschwindigkeit ökonomischsten Gangart bewegen. Im Schritt benutzen die Pferde ihre Beine als Pendel, wobei sie lediglich mit geringem Aufwand für die Anregung der Pendelbewegung sorgen müssen. In den schnelleren Gangarten können die Gliedmaßen als Federn aufgefasst werden, die ihre Federhärte und damit Resonanzfrequenz an die Geschwindigkeit anpassen können.

Auch im Rücken und im Nackenband wird bei Bewegung Energie gespeichert.

Das Nackenband kann beim Fressen vom Boden den Kopf fast ohne Muskelanstrengung in Position halten.

Da das Pferd größtenteils zum Reiten verwendet wird, ist eine Beachtung der Biomechanik des Rückens essentiell, um es vor Schäden zu bewahren.

Diese verlangt, dass das zusätzliche Gewicht des Reiters von einem aufgewölbten Rücken getragen werden muss. Um diese Haltung zu erreichen, muss das Pferd vermehrt untertreten und den Hals absenken. Es ist die Aufgabe des Reiters, dieses Ergebnis zu erzielen.

8 Summary

Energy-saving mechanisms and shock-absorbing functions within the locomotor apparatus of the horse – a literature investigation

Horses are equipped with extremely effective properties to reduce the bouncing shock when the hoof hits the ground. In particular these are the mechanism of the hoof, the combination of soft and hard horn parts of the hoof, the multiple and partially extreme angular motions of the distal extremities with a special view on the hyperextension of the pastern joint and the long elastic tendons that stretch in the case of an impingement and therefore reduce the shock transmission to the body.

Further to mention is the connective tissue like - muscular connection between the shoulder blade and the thorax which absorbs shocks.

Last but not least the joints contribute to the reducing of the shocks: the small hock joints as well as the carpal joint include many small single bones and therefore are able to absorb peak forces by stretching the ligaments between these single bones.

The holding apparatus of the fetlock joint plays a major role through the spanning of ligaments around the fetlock joint that elastically suppresses its hyperextension.

With the help of certain mechanisms for economizing energy, the horse is enabled to move or stand and thereby minimizing the expenditure of energy.

They are the passive holding mechanisms that are responsible for the minimal expenditure of energy while standing. They consist of the framesaw construction of the hind legs and a construction of tendons at the forelimbs. The framesaw construction enables a fixation of the hindleg in a stretched position through the hooking-in of the patella.

The in-series and parallel arrangements of muscles, tendons and ligaments cause a maximum of energy accumulation. In the case of the stretching of the tissues under loading, e. g. the flexor tendons and the m. interosseus, they accumulate potential energy which can be released almost free of losses when the tension decreases. By means of this “pogo-stick model” the muscle work can be reduced considerably. Energy accumulation also takes place in the back and in the nuchal ligament during motion. The nuchal ligament can hold the head in position while eating from the ground with minimal effort of the muscles.

The analysis of the types of gait proved that horses always move in that type of gait that is most economic for the given speed. Besides, horses use their legs while walking as a pendulum at which they only need low efforts for the stimulation of the pendulum movement.

Since the horse mostly is used for riding, it is essential to pay attention to the biomechanics of the back in order to protect it from injuries. One has to consider that the additional weight of the rider has to be carried by the convex curvature of the back. To achieve this posture, the horse has to move the legs further under the centre of gravity and to lower the neck. It is the duty of the rider to care for this result. This literature investigation not only deals with interesting findings concerning the biomechanics of the horse but also includes an instruction in basic training of a riding horse for coaches and horsemen.

9 Literaturverzeichnis

- Alexander, R. M. (1988): Elastic Mechanisms in Animal movement. 1, 1. Cambridge University Press, Cambridge.
- Alexander, R. M. (1999): Energy for Animal Life. 1, 1. Oxford University Press, Oxford.
- Alexander, R. M. (2002): Tendon elasticity and muscle function. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* 133, 1001-11.
- Attenburrow, D. P. (1971): Some observations on the sound vibrations produced by airflow in the respiratory tract of horses at exercise. *Vet. Ann.* 12.
- Attenburrow, D. P. und Flack, F. C. (1974): Horse sensors. *Physics Bull.* 25, 285.
- Attenburrow, D. P. (1982): Time relationship between the respiratory cycle and limb cycle in the horse. *Equine Vet. J.* 14, 69-72.
- Audigié, F., Pourcelot, P., Degueurce, C., Denoix, J. M. und Geiger, D. (1999): Kinematics of the equine back: flexion-extension movements in sound trotting horses. *Equine Vet. J. Suppl.* 30, 210-213.
- Back, W., Schamhardt, H. und Barneveld, A. (1996): Are kinematics of the walk related to the locomotion of a warmblood horse at the trot? *Vet. Quart.* 18, 71-76.
- Back, W., Schamhardt, H. und Barneveld, A. (1997): Kinematic comparison of the leading and trailing fore- and hindlimbs at the canter. *Equine Vet. J. Suppl.* 23, 80-83.
- Bartel, D. L., Schryver, H. F., Lowe, J. E. und Parker, R. A. (1978): Locomotion in the horse: a procedure for computing the internal forces of the digit. *Am. J. Vet. Res.* 39, 1721-1733.
- Batson, E. L., Reilly, G. C., Currey, J. D. und Balderson, D. S. (2000): Postexercise and positional variation in mechanical properties of the radius in young horses. *Equine Vet. J.* 32, 95-100.
- Batson, E. L., Paramour, R. J., Smith, T. J., Birch, H. L., Patterson-Kane, J. C. und Goodship, A. E. (2003): Are the material properties and matrix composition of equine flexor and extensor tendons determined by their functions? *Equine Vet. J.* 35, 314-318.

- Biewener, A. A. (1998): Muscle-tendon stresses and elastic energy storage during locomotion in the horse. *Comp. Biochem. Physiol. B. Biochem. Mol. Biol.* 120 (1), 73-87.
- Bünger, F., Gericke, A. und Salomon, F.-V. (2002): Histomorphometrische Befunde am M. gluteus medius von Pferden deutscher Warmblutrassen. *Tierärztl. Praxis*, 171 -176.
- Bürger, U. (1959): *Vollendete Reitkunst*. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.
- Burn, J. F. und Brockington, C. (2001): Quantification of hoof deformation using optical motion capture. *Equine Vet. J. Suppl.* 33, 50-53.
- Cavagna, G. A., Saibene, F. B. und Margaria, R. (1964): Mechanical work in running. *J. Applied Phys.* 19, 249-256.
- Clayton, H. M., Lanovaz, J. L., Schamhardt, H. C., Willemsen, M. A. und Colborne, G. R. (1998): Net joint moments and powers in the equine forelimb during the stance phase of the trot. *Equine Vet. J.* 30, 384-389.
- Clayton, H. M., Hodson, E. und Lanovaz, J. L. (2000): The forelimb in walking horses: 2. Net joint moments and joint powers. *Equine Vet. J.* 32, 295-300.
- Colborne, G. R., Lanovaz, J. L., Sprigings, E. J., Schamhardt, H. und Clayton, H. M. (1997): Joint moments and power in equine gait: a preliminary study. *Equine Vet. J. Suppl.* 23, 33-36.
- Coleman, E. (1805): *Grundsätze des Hufbeschlags*. Georg Friedrich Heyer, Darmstadt und Giessen.
- Danielson, K. G., Baribault, H., Holmes, D. F., Graham, H., Kadler, K. E. und Iozzo, R. V. (1997): Targeted disruption of decorin leads to abnormal collagen fibril morphology and skin fragility. *J. Cell Biol.* 136, 729-743.
- Denoix, J.-M. und Pailloux, J.-P. (2000): *Physiotherapie und Massage bei Pferden*. 1. Ulmer, Stuttgart.
- Dyhre-Poulsen, P., Smedegaard, H. H., Roed, J. und Korsgaard, E. (1994): Equine hoof function investigated by pressure transducers inside the hoof and accelerometers mounted on the first phalanx. *Equine Vet. J.* 26, 362-366.
- Engelhardt von, W. und Breves, G. (2005): *Physiologie der Haustiere*. 2. Enke Verlag, Stuttgart.
- Ersoy, S. (2005): Können Erkenntnisse über die mechanischen Eigenschaften der tiefen und oberflächlichen Beugesehnen des Pferdes durch Magnetresonanztomographie gewonnen werden? *Diss. med. vet.*, München.

- Evans, J. H. und Barnebel, J. C. (1975): Structural and mechanical properties of tendon related to function. *Equine Vet. J.* 7, 1-8.
- Evrard, P. (2004): Lehrbuch der Strukturellen Osteopathie beim Pferd. Enke Verlag, Stuttgart.
- Faber, M. J., Schamhardt, H., Weeren van, P. R., Johnston, C., Roepstorff, L. und Barneveld, A. (2000): Basic three-dimensional kinematics of the vertebral column of horses walking on a treadmill. *Am. J. Vet. Res.* 61, 399-406.
- Faber, M. J., Johnston, C., Schamhardt, H., Weeren van, P. R., Roepstorff, L. und Barneveld, A. (2001a): Basic three-dimensional kinematics of the vertebral column of horses trotting on a treadmill. *Am. J. Vet. Res.* 62, 757-764.
- Faber, M. J., Johnston, C., Schamhardt, H., Weeren van, P. R., Roepstorff, L. und Barneveld, A. (2001b): Three-dimensional kinematics of the equine spine during canter. *Equine Vet. J. Suppl.* 33, 145-149.
- Falaturi, P. H. (2001): Computerkinematographie (CKG) als geeignetes Verfahren zur objektiven Bewegungsanalyse - Beschreibung und Ergebnisse. *Pferdeheilkunde* 17, 30-41.
- Farley, C. T. und Taylor, C. R. (1991): A mechanical trigger for the trot-gallop transition in horses. *Science* 253, 306-308.
- Galisteo, A. M., Cano, M. R., Miro, F., Vivo, J., Morales, J. L. und Agüera, E. (1996): Angular joint parameters in the Andalusian horse at walk, obtained by normal videography. *J. Equine vet. Sci.* 16, 73-77.
- Giniaux, D. (2002): Osteopathie beim Pferd, 1. Enke, Stuttgart.
- Gray, P. (1997): Die Lahmheiten des Pferdes. Kosmos, Stuttgart.
- Griffin, T. M., Kram, R., Wickler, S. und Hoyt, D. (2004): Biomechanical and energetic determinants of the walk-trot transition in horses. *J. Exp. Biol.* 207, 4215-4223.
- Grönberg, P. (2002): ABC of the horse, Anatomy, Biomechanics, Conditioning. 1, 1. Otava Book Printing Ltd., Finland.
- Heglund, N. C. und Taylor, C. R. (1988): Speed, stride frequency and energy cost per stride: how do they change with body size and gait? *J. Exp. Biol.* 138, 301-18.
- Hermanson, J. N. (1997): Architecture and the division of labor in the extensor carpi radialis muscle of horses. *Acta Anat.* 159, 127-135.
- Hermanson, J. W. und Hurley, K. J. (1990): Architectural and histochemical analysis of the biceps brachii muscle of the horse. *Acta Anat.* 137, 146-156.

- Hermanson, J. W., Hegemann-Monachelli, M. T., Daaod, M. J. und LaFramboise, W. A. (1991): Correlation of the myosin isoforms with anatomical divisions in equine musculus biceps brachii. *Acta Anat.* 141, 369-376.
- Hermanson, J. W. und Cobb, M. A. (1992): Four forearm flexor muscles of the horse, *Equus caballus*: anatomy and histochemistry. *J. Morph.* 212, 269-280.
- Hermanson, J. W. und MacFadden, B. J. (1992): Evolutionary and functional morphology of the shoulder region and stay-apparatus in fossil and extant horses (equidae). *J. Vertebrate Palaeontology* 12, 377-386.
- Hermanson, J. W. und MacFadden, B. J. (1996): Evolutionary and functional morphology of the knee in fossil and extant horses (equidae). *J. Vertebrate Palaeontology* 16, 349-357.
- Hildebrand, M. und Goslow, G. E. (2004): Vergleichende und funktionelle Anatomie der Wirbeltiere. Springer Verlag.
- Hjertén, G. und Drevemo, S. (1993): Shortening of the forelimb in the horse during the stance phase. *Acta Anat.* 146, 193-195.
- Hjertén, G., Drevemo, S. und Eriksson, L.-E. (1994): Shortening of the hind limb in the horse during the stance phase. *Equine Vet. J. Suppl.* 17, 48-50.
- Hodson, E., Clayton, H. M. und Lanovaz, J. L. (2000): The forelimb in walking horses: 1. Kinematics and ground reaction forces. *Equine Vet. J.* 32, 287-294.
- Hornicke, H., Ehrein, H. J., Tokmitt, G., Husch, H., Nagel, M., Decker, D., Epple, E., Kimmich, H. P. und Kreuzer, F. (1974): Respiratory telemetry in exercising horses, 2nd Int. Symp., Davos.
- Hornicke, H. und Meixner, R. (1977): Depth and frequency of breathing in exercising horses, *Int. Union Physiol. Sci.*
- Hoyt, D. und Taylor, C. R. (1981): Gait and the energetics of locomotion in horses. *Nature* 292, 239-240.
- Jopp, I. P. (2001): Morphologische und biomechanische Untersuchungen am Tendo calcaneus communis des Hundes. Diss. med. vet., München.
- Kastelic, J., Galeski, A. und Baer, E. (1978): The multicomposite structure of tendon. *Connect. Tissue Res.* 6, 11-23.
- Kram, R. und Taylor, C. R. (1990): Energetics of running: a new perspective. *Nature* 346, 265-266.
- Lanovaz, J. L., Clayton, H. M. und Watson, J. C. (1998): In vitro attenuation of impact shock in equine digits. *Equine Vet. J.*, 96-102.

- Licka, T., Peham, C. und Zohmann, E. (2001): Range of back movement at trot in horses without back pain. *Equine Vet. J. Suppl. 33*, 150-153.
- Lindstedt, S. L., Reich, T. E., Keim, P. und LaStayo, P. C. (2002): Do muscles function as adaptable locomotor springs? *J. Exp. Biol.* 205, 2211-2216.
- McGuigan, M. P. und Wilson, A. M. (2003): The effect of gait and digital flexor muscle activation on limb compliance in the forelimb of the horse *Equus caballus*. *J. Exp. Biol.* 206, 1325-1336.
- Meershoek, L. S., Roepstorff, L., Schamhardt, H. C., Johnston, C. und Bobbert, M. F. (2001): Joint moments in the distal forelimbs of jumping horses during landing. *Equine Vet. J.* 33, 410-415.
- Müseler, W. (1963): *Reitlehre*, 36. Parey, Berlin.
- Nickel, R., Schummer, A., Wille, K.-H. und Wilkens, H. (2001): Passiver Bewegungsapparat, Skelettsystem. In: R. Nickel, A. Schummer und E. Seiferle, Eds., *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere*, 7, pp. 15-272. Parey, Berlin.
- Patterson-Kane, J. C., Wilson, A. M., Firth, E. C., Parry, D. A. D. und Goodship, A. E. (1998): Exercise induced alterations in crimp morphology in the central regions of superficial digital flexor tendons from young thoroughbreds: a controlled study. *Equine Vet. J.* 30, 61-64.
- Payne, R. C., Veenman, P. und Wilson, A. M. (2004): The role of the extrinsic thoracic limb muscles in equine locomotion. *J. Anat.* 205, 479-490.
- Payne, R. C., Hutchinson, J. R., Robilliard, J. J., Smith, N. C. und Wilson, A. M. (2005): Functional specialisation of pelvic limb anatomy in horses (*Equus caballus*). *J. Anat.* 206, 557-574.
- Penzlin, H. (2005): *Lehrbuch der Tierphysiologie*. 7. Elsevier GmbH, Spektrum Akademischer Verlag, München.
- Pollock, C. M. und Shadwick, R. E. (1994): Allometry of muscle, tendon, and elastic energy storage capacity in mammals. *Am. J. Physiol.* 266, 1022-31.
- Preedy, D. F. und Colborne, G. R. (2001): A method to determine mechanical energy conservation and efficiency in equine gait: a preliminary study. *Equine Vet. J. Suppl. 33*, 94-98.
- Radin, E. L. und Paul, I. L. (1970): Does cartilage compliance reduce skeletal impact loads? The relative force-attenuating properties of articular cartilage, synovial fluid, periarticular soft tissues and bone. *Arthr. Rheum.* 13, 139.

- Riemersma, D. J. und De Bruyn, P. (1986): Variations in cross-sectional area and composition of equine tendons with regard to their mechanical function. *Res. Vet. Sci.* 41, 7-13.
- Robert, C., Audigié, F., Valette, J. P., Pourcelot, P. und Denoix, J. M. (2001): Effect of treadmill speed on the mechanics of the back in the trotting saddlehorse. *Equine Vet. J. Suppl.* 33, 154-159.
- Roberts, T. J., Marsh, R. L., Weyand, P. G. und Taylor, C. R. (1997): Muscular force in running turkeys: the economy of minimizing work. *Science* 275, 1113-1115.
- Roberts, T. J. (2002): The integrated function of muscles and tendons during locomotion. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* 133, 1087-99.
- Rooney, J. R. (1969): *Biomechanics of Lameness in Horses*, 1. The Williams&Wilkins Company, Baltimore, Maryland.
- Ruthe, H., Müller, H. und Reinhard, F. (1997): *Der Huf*. Enke, Stuttgart.
- Ryan, J. M., Cobb, M. A. und Hermanson, J. W. (1992): Elbow extensor muscles of the horse: Postural and dynamic implications. *Acta Anat.* 144, 71-79.
- Scheunert, A. und Trautmann, A. (1987): *Lehrbuch der Veterinär-Physiologie*. 7. Paul Parey, Berlin und Hamburg.
- Schuurman, S. O., Kersten, W. und Weijs, W. A. (2003): The equine hind limb is actively stabilized during standing. *J. Anat.* 202, 355-362.
- Seiferle, E. und Frewein, J. (2001a): Aktiver Bewegungsapparat, Muskelsystem, Myologia. In: R. Nickel, A. Schummer und E. Seiferle, Eds., *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere*, 7., pp. 273 - 585. Parey, Berlin.
- Seiferle, E. und Frewein, J. (2001b): Statik und Dynamik des Bewegungsapparates. In: R. Nickel, A. Schummer und E. Seiferle, Eds., *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere*, 7, pp. 556-585. Parey, Berlin.
- Shadwick, R. E. (1990): Elastic energy storage in tendons: mechanical differences related to function and age. *J. Appl. Physiol.* 68 (3), 1033-1040.
- Silver, F. H., Freeman, J. W. und Seehra, G. P. (2003): Collagen self-assembly and the development of tendon mechanical properties. *J. Biomech.* 36 (10), 1529-53.
- Sloet van Oldruitenburg-Oosterbaan, M. M., Barneveld, A. und Schamhardt, H. (1997): Effects of treadmill inclination on kinematics of the trot in Dutch Warmblood horses. *Equine Vet. J. Suppl.* 23, 71-75.

- Specht, D. (1965): Telemetrische Untersuchungen der Atemfrequenzen von Reitpferden in allen Gangarten und beim Springen. Inaugural-Dissertation, Berlin.
- Stashak, T. S. (1989): Adam`s Lahmheit bei Pferden. In: 4, 4, pp. 447-479. Verlag M.&H. Schaper, Hannover.
- Stephens, P. R., Nunamaker, D. M. und Butterweck, D. M. (1989): Application of a Hall-effect transducer for measurement of tendon strains in horses. *Am. J. Vet. Res.* 50, 1089-1095.
- Thur, J., Rosenberg, K., Nitsche, D. P., Pihlajamaa, T., Ala-Kokko, L., Heinegard, D., Paulsson, M. und Maurer, P. (2001): Mutations in cartilage oligomeric matrix protein causing pseudoachondroplasia and multiple epiphyseal dysplasia affect binding of calcium and collagen I, II and IX. *J. Biol. Chem.* 276, 6083-6092.
- Tokuriki, M., Osamu, A., Niki, Y., Kurakawa, Y., Hataya, M. und Kita, T. (1989): Electromyographic activity of cubital joint muscles in horses during locomotion. *Am. J. Vet. Res.* 50, 950-957.
- Townsend, H. G., Leach, D. und Fretz, P. B. (1983): Kinematics of the equine thoracolumbar spine. *Equine Vet. J.* 15, 117-122.
- Townsend, H. G. und Leach, D. (1984): Relationship between intervertebral joint morphology and mobility in the equine thoracolumbar spine. *Equine Vet. J.* 16, 461-465.
- van Weeren, P. R. (2004): Struktur und biomechanisches Konzept des Pferderückens. *Pferdeheilkunde* 20, 341-348.
- Webbon, P. M. (1978): A histological study of macroscopically normal equine digital flexor tendons. *Equine Vet. J.* 10, 253-259.
- Wentink, G. H. (1978): An experimental study on the role of the reciprocal tendinous apparatus of the horse at walk. *Anat. Embryol.* 154 (2), 143-151.
- Wickler, S., Hoyt, D., Cogger, E. und Hirschbein, M. (2000): Preferred speed and cost transport: the effect of incline. *J. Exp. Biol.* 203, 2195-2200.
- Wickler, S. (2002): The cost of transport in an extended trot. *Equine Vet. J. Suppl.* 34, 126-130.
- Wickler, S., Hoyt, D., Cogger, E. und Myers, G. (2003): The energetics of the trot-gallop transition. *J. Exp. Biol.* 206, 1557-1564.

- Willemen, M. A., Jacobs, M. W. H. und Schamhardt, H. (1999): In vitro transmission and attenuation of impact vibrations in the distal forelimb. *Equine Vet. J. Suppl.* 30, 245-248.
- Wilson, A. M. und Goodship, A. E. (1990): The mechanical properties of the equine superficial digital flexor tendon. *J. Biomech.* 24, 474.
- Wilson, A. M., McGuigan, M. P., Fouracre, L. und MacMahon, L. (2001a): The force and contact stress on the navicular bone during trot locomotion in sound horses and horses with navicular disease. *Equine Vet. J.* 33, 159-165.
- Wilson, A. M., McGuigan, M. P., Su, A. und van den Bogert, A. J. (2001b): Horses damp the spring in their step. *Nature* 414, 895-899.
- Wilson, A. M., Watson, J. C. und Lichtwark, G. A. (2003): A catapult action for rapid limb protraction. *Nature* 421, 35-36.
- Wissdorf, H., Gerhards, H., Huskamp, B. und Deegen, E. (2002): Praxisorientierte Anatomie und Propädeutik des Pferdes. 2, 2. Verlag M.&H. Schaper, Alfeld, Hannover.
- Witte, H., Lesch, C., Preuschoft, H. und Loitsch, C. (1995a): Die Gangarten der Pferde: Sind Schwingungsmechanismen entscheidend? Teil I: Pendelschwingungen der Beine bestimmen den Schritt. *Pferdeheilkunde* 11, 199-206.
- Witte, H., Lesch, C., Preuschoft, H. und Loitsch, C. (1995b): Die Gangarten der Pferde: Sind Schwingungsmechanismen entscheidend? Teil II: Federschwingungen bestimmen den Trab und Galopp. *Pferdeheilkunde* 11, 265-272.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. Dr. h.c. mult. H.-G. Liebich möchte ich danken, die Dissertation am Institut für Tieranatomie angefertigt haben zu dürfen.

Herrn PD Dr. J. Maierl gilt mein größter Dank für die wunderbare Betreuung meiner Arbeit, für den Einsatz, die Geduld, die Denkanstöße und die engagierte Anleitung.

Besonders möchte ich aber meiner Familie danken, vor allem meinen Eltern, die mir die Möglichkeit gaben, meinen Lebens Traum zu verwirklichen, Tiermedizin zu studieren und mit der Promotion abzuschließen. Meinem Vater für die große Hilfe bei der Bildbearbeitung, meiner Mutter für die professionelle Durchsicht der Arbeit und meiner Schwester für die Anregung zur Fertigstellung.

Allen, die zum Gelingen dieser Dissertation beigetragen haben, auch wenn sie nicht ausdrücklich genannt sind, möchte ich ebenfalls meinen Dank aussprechen.