

# „Nur im Werden erfaßt, wird das Gewordene verständlich“.\*)

(Dargelegt am Bewegungsapparat des Pferdes.)

Von Wilhelm Schauder.

Mit dem Leitsatz, „Nur im Werden erfaßt, wird das Gewordene verständlich“, hatte Robert Bonnet die Bedeutung entwicklungsgeschichtlicher Forschung und Lehre treffend gekennzeichnet. Wer war Bonnet? Nur wenige alte Gießener werden ihn noch persönlich kennen. Bonnet war nämlich Professor der Menschenanatomie an unserer lieben, ehrwürdigen Universität Gießen von 1891—95, war Vorgänger von Prof. Hans Strahl. — Es kann nicht schaden, wenn wir uns gerade jetzt in Gießen unserer in die Weltliteratur eingegangenen Gießener Universitätslehrer und -forscher erinnern. Bonnet war in den 70- und 80iger Jahren Dozent an der Universität München und zugleich Professor der Anatomie, Histologie und Entwicklungslehre an der dortigen damaligen Bayrischen Zentral-Tierarzneischule bis 1889. Er hat die ersten grundlegenden Untersuchungen über die Frühentwicklung der Schafe durchgeführt, wurde damit ein Begründer der Veterinär-Embryologie und das umso mehr, als sein damaliger Assistent und Mitarbeiter der spätere Professor Paul Martin war, der dann von 1901—28 als Professor der Veterinär-Anatomie an der Universität Gießen wirkte. So ist Bonnets geistiges Erbe gerade in Gießen durch seinen zweiten Nachfolger Professor Hans Strahl, als den während der ersten Jahrzehnte dieses Jahrhunderts führenden vergleichenden Placentar-Anatomen und durch Martin in der Anatomie und Entwicklungslehre

---

\*) Nach einem Festvortrag bei der Semesterfeier der Justus-Liebig-Hochschule am 10. Dezember 1949.

der Haustiere weitergepflegt worden, der als erster die vergleichende Anatomie der Haustiere auf embryologischer Basis aufbaute.

Bonnet hat mit der Wertung der Entwicklungslehre „nur im Werden erfaßt, wird das Gewordene verständlich“ in anderer Form, — hauptsächlich bezogen auf die Ontogenese, — zum Ausdruck gebracht, was Goethe umfassender mit der Definition aussprach: „Gestaltenlehre ist Verwandlungslehre“.

Über Goethe als Morphologen ist an anderer Stelle gesprochen worden. Aber es sei gestattet, kurz einzuflechten, — weil wenig bekannt, — daß Goethe eben als Morphologe auch für die Entwicklung der Veterinärmedizin rege Anteilnahme getätigt hat. Denn auf sein energisches Betreiben war 1816 die Gründung des Veterinär-Institutes in Jena unter Leitung von Prof. Renner erfolgt. Goethe selbst stellte für eine erste veterinär-anatomische Unterrichtssammlung in Jena selbstpräparierte Schädel, Skelette usw. aus seiner Sammlung zur Verfügung. (Anfang April 1945 habe ich in Jena noch Reste dieser veterinär-anatomischen Sammlung gesehen.)

Diese einleitenden geschichtlichen Bemerkungen sollen begründen, weshalb ich gerade ein morphologisches und morphogenetisches Thema für einen Vortrag an unserer Gießener Hochschule wählte, und zugleich die Stellung der Entwicklungslehre in der Morphologie kennzeichnen, die längst über eine beschreibende Gestaltenlehre hinausgewachsen ist und zu einer mit verschiedensten Methoden, Theorien und Hypothesen arbeitenden Forschung und Lehre von funktionellen Texturen, Strukturen und Systemen geworden ist. So kommt man schließlich auf morphogenetischem Wege im weitesten Sinne zu einer Erkenntnis der Leistungen, der Leistungsänderungen, -minderungen und -steigerungen des lebenden Organismus. Das ist ja letzten Endes das Ziel der Morphologie.

Die kausalanalytische Morphologie, als Entwicklungsmechanik von Wilhelm Roux begründet, fortgeschritten zur Entwicklungsdynamik, hat nach dem klassischen Vorbild Roux' sich außer

der Erforschung der Frühstadien der Ontogenese auch mit wachsendem Erfolge der Erforschung der Entstehung funktioneller Strukturen während der embryonalen und postnatalen Entwicklung und besonders auch in der Zeit der vollen Leistungsfähigkeit zugewandt. Das Studium der die Arbeitsleistungen vollbringenden funktionellen Systeme hat dabei besonderen biologischen, medizinischen und praktischen Wert. Wohl werden für deren Untersuchungen, um die abändernden Wirkungen der Beanspruchung bzw. Leistung in extremen Fällen und in kürzerer Zeit deutlicher zu erkennen, gelegentlich auch experimentelle Eingriffe, wie Verlagerungen, Amputationen, Transplantationen, Sehnenkonjugationen usw. vorgenommen und die beobachteten Abänderungen formativer und funktioneller Art festgestellt und ausgewertet. Solche Experimente und ihre Ergebnisse haben ihren besonderen Wert für Pathologie, Chirurgie und Orthopädie. Doch für die Erkenntnis des normalen biologischen Geschehens und der Leistungsfähigkeit eines Gewebes, Organs oder funktionellen Systems und für die physische Leistung des ganzen Tieres oder Menschen ist wichtiger die Kenntnis der durch die normalen, also üblichen Funktionen bedingten Texturen und Strukturen als typische funktionelle Entwicklungs- und Dauerformen. Bei solchen Untersuchungen sind also die im Organismus selbst liegenden Kräfte die Bildungspotenzen, ferner Umweltfaktoren, Lebensweise, Arbeitsleistung, also die Beanspruchungen selbst die natürlichen kausalen Gestaltungsfaktoren.

Die Erforschung funktioneller Anpassungsvorgänge und fertiger „Angepaßtheiten“ im Sinne von Driesch und Benninghoff hat auf die anatomische Forschung und Lehre sowie auf die Entwicklungsgeschichte und Histologie belebend gewirkt. Sie hat inzwischen Anwendung in der Physiologie und in der praktischen Medizin und Tiermedizin gefunden. Denn durch das zusammenschauende Studium funktioneller Gestaltungen und ihrer Genese an solchen vorbildlichen Experimenten der Natur selbst, eben durch die Ausübung der normalen Funktionen als physiologische, gestaltende Faktoren, gelingt es weitgehend ohne störende experimentelle Eingriffe, die genetischen und funktio-

nellen Zusammenhänge von Form und Funktion zu klären. Störende, unphysiologische Einwirkungen, wie sie bei operativen Eingriffen eintreten müssen, entfallen.

Versuchen wir an einem Teilgebiet der vergleichenden Anatomie durch Zusammenschau morphologischer und morphogener Untersuchungsbeobachtungen an durch besondere Leistungen entstehenden funktionellen Systemen uns ein Bild zu machen von dann also mit Wechselbeziehungen progressiver funktioneller Strukturen am Bewegungsapparat des Pferdes.

Mechanische und dynamische Reize wirken zusammen oder auch entgegengesetzt am Bewegungsapparat der Tiere, am ausgeprägtesten am Lokomotionsapparat. Dabei werden die vermehrt passiv beanspruchten und die erhöht aktiv tätigen Teile eine gesteigerte Ausbildung erfahren, andere schwächer beanspruchte oder wenig arbeitende eine verminderte. Wir haben es dann also mit Wechselbeziehungen progressiver und regressiver Mechanomorphosen des passiven und aktiven Bewegungsapparates, also des Skelettsystems und des Muskelsystems zu tun. Solche korrelative fort- und rückschreitende Umgestaltungen treten schon sehr deutlich in der Embryonalentwicklung auf. Deskriptive ontogenetische Befunde können die objektive entwicklungsgeschichtliche Grundlage abgeben für die kausalanalytische Klärung der Formgestaltung und ihrer Leistungen. Näher kommt man ihr schon durch biologische und phylogenetische Deutung und besonders durch das Studium der in der Zeit des eigentlichen funktionellen Reizlebens sich differenzierenden funktionellen Strukturen und der „Angepaßtheiten“ (im Sinne von Benninghoff), welche durch bestimmte, sich wiederholende Beanspruchung oder Arbeitsleistung zu höchster Differenzierung und zu einem harmonischen Arbeitsgefüge gelangt sind. Außer der Ernährungsweise übt die durch die Umweltfaktoren bedingte unterschiedliche Lokomotion einen starken gestaltenden Einfluß auf Form und Konstruktion des ganzen Körpers aus. Das hat Böker in seiner „Vergleichenden biologischen Anatomie der Wirbeltiere“ (1935/37) sehr an-

schaulich dargelegt. In den besonderen Bewegungsorganen, den Gliedmaßen, lassen sich aber über die bloße Beobachtung ihrer Bewegung und Verwendung hinaus die hauptsächlichsten Wechselbeziehungen funktioneller Formgestaltungen weitgehend klären und zwar durch morphologische, phylogenetische, ontogenetische und physiologische Untersuchungen.

Mit der Aufrichtung des Vorder- und Hinterfußes von dem Sohlgängertum (Plantigradie) über das Zehengängertum (Digitigradie) zum Zehenspitzengängertum (Unguligradie), verbunden mit Beschleunigung und größerer Ausdauer im Laufen, treten Umkonstruktionen an den Gliedmaßen auf im Sinne von Anpassungen an die besonderen Leistungen: und zwar an die mehr oder weniger vorwiegende Verwendung der Beckengliedmaßen als dem Vortrieb dienende, kraftvolle Wurfhebelwerke und der Schulterextremitäten als Stützhebelwerke, die das von den vortreibenden Kräften der Beckengliedmaßen nach vorn verlagerte Rumpfgewicht aufzufangen und stützhebelnd weiter zu tragen haben.

Die in der Phylogenese sich vollziehenden Umgestaltungen, die Rückbildung der Seitenstrahlen und die Fortentwicklung der Mittelstrahlen des Fußes sind durch palaeontologische Funde belegt. Bei der Aufrichtung des ursprünglich fünfzehigen Fußes sind in der Entwicklung der Huf- bzw. Klauentiere — der Ungulaten — zwei Entwicklungsrichtungen, die *Mesaxonie* und die *Paraxonie* eingeschlagen worden. Sie führen beide zu Skelettkonstruktionen, die mit korrelativer Anpassung des Muskelsystems höchste und langandauernde Lauf- und Sprungleistung gestatten. Bei der mesaxonen Entwicklungstendenz verläuft die Hauptdrucklinie durch den Mittelstrahl, also den dritten, — bei der paraxonen durch den dritten und vierten Strahl. Die Seitenstrahlen werden vermindert beansprucht und bilden sich mehr oder weniger zurück, können der Reduktion sogar gänzlich verfallen. Die in der Hauptdruckrichtung gelegenen Zehen- und Mittelfußstrahlen erfahren gleichzeitig *progre-diente, kompensatorische* funktionelle Gestaltung. Sie äußert sich in Längen- und Dickenwachstum und Konsolidierung des Knochengewebes

der Hauptstrahlen. Schon frühzeitig macht sich in der Stammesentwicklung der mesaxonen Formen gegenüber den paraxonen dieser Unterschied geltend, ebenso in der Embryonalentwicklung. Die sich steigernde Druckbeanspruchung des dritten Strahles bei den Unpaarzehern ist ein stammesgeschichtlich alt verankertes Merkmal. Sie ist der physiologisch gestaltende Faktor für das stete Festhalten der in der Anlage gelegenen Entwicklungsrichtung von der ursprünglichen Fünfzehigkeit bis schließlich zur Einzehigkeit, zur Monodaktylie des Mittelstrahls, als typischer Lauffuß höchstspezialisierter Entwicklung unter den rezenten Säugetierformen.

Während die Hinter- und Vorderfußwurzel bei Verminderung der Zehenzahl nur geringe Rückbildungen aufweisen, werden am Unterschenkel und Unterarm mit Verlust der Längsrotation Wadenbein und Elle stark zurückgebildet, während Schienbein und Speiche sich entsprechend verstärken. Erstere Knochen werden aus der Stützfunktion m. o. w. ausgeschaltet, letztere übernehmen fast allein die Stützung. Mit der Verlängerung der freien Gliedmaßen durch Aufrichtung und Längenwachstum des Fußes geht beim Pferd eine Verkürzung des Oberschenkel- und Oberarmbeins einher. Die Vereinfachung am knöchernen Becken- und Schultergürtel ist im wesentlichen durch schlankere Formen typisch im Sinne der Ausbildung längerer Hebelarme für sehr kräftig wirkende Becken- und Schultergürtelmuskeln.

Auch im Bereiche des Stammskeletts sind Gestaltungen bei den Ungulaten, — am deutlichsten beim Pferd, — in Abhängigkeit von Reduktion und einseitiger Laufbeschleunigung entstanden. Ohne hier auf Einzelheiten eingehen zu wollen, sei nur kurz hingewiesen auf die Verkürzung der Lendenwirbelkette zur Festigung der Brücke im statischen Bau und zur Festigung des Schlagbaumes bei m. o. w. weitgehender Aufrichtung während der dynamischen Beanspruchung in den Gangarten, besonders im Galopp und Sprung (Slijper).

Ferner ist zu beachten die seitliche Abflachung des halsseitigen Teiles des Brustkorbes, also im Bereiche der Stützrippen, als funktionelle Angepaßtheit an die sagittale Verschiebung von

Schulter und Oberarm des Pferdes bei seiner schnellen, aber auf die sagittale Richtung eingeschränkten Bewegungsweise. Auch die Entwicklung der langen Dornfortsätze der vorderen Brustwirbel, der knöchernen Grundlage des hohen, langen Widerristes ist in diesem Sinne funktionell zu deuten. Die Kielform des Brustbeins des Pferdes steht in funktioneller Wechselbeziehung zur mächtigen Entwicklung der Brustmuskulatur. Von der Länge der Halswirbelkette und ihrer rassenmäßigen und individuellen Form ist die Länge des Kopf-Hals-Arm-Muskels abhängig und somit dessen Verkürzungsfähigkeit, also weitgehend die Schrittlänge des Pferdes.

Auch der Kopf wirkt allein schon durch sein großes Gewicht, das als Funktionsanpassung an das Gebiß und das anstrengende Kauen entstanden ist, auf die Vorverlagerung des Schwerpunktes, besonders in schnelleren Gangarten.

Von den Veränderungen an den Gliedmaßenenden werden aber auch z. T. Formen und Funktionen von sogar in Brust- und Bauchhöhle gelegenen Organen, die nur indirekt zum Bewegungsapparat in Beziehung stehen, beherrscht, besonders Lunge und Herz sowie die Leber.

Ließ sich aus palaeontologischen Befunden, aus der vergleichenden Morphologie der Ungulaten und aus anatomisch-physiologischen Forschungen eine Deutung der formativen und funktionellen Korrelation der rück- und fortschreitenden Vorgänge am Skelett geben, so wird aus den ontogenetischen Befunden diese Deutung weiter gestützt und die fertige Form verständlich. Ohne auf Einzelheiten einzugehen sei kurz ausgeführt: Für einige Paraxonier ist die 5-Strahligkeit der Fußanlage im Blastem-Stadium nachzuweisen gelungen. Ein solcher Befund konnte für die Entwicklung des Vorder- und Hinterfußes bei sehr jungen Pferdeembryonen noch nicht erbracht werden. Aber das Bildungsgewebe für die Zehenglieder, Phalangenblastem, der beiden Nebenstrahlen II und IV ist noch nachweisbar angelegt, kommt aber nicht zur Weiterentwicklung. Die vorknorpeligen und knorpeligen Anlagen der späteren Mittelfußknochen II und IV sind nicht mehr gleichwertig mit der entsprechenden Anlage des

Mittelfußknochens III, sie sind schwächer, kürzer und bleiben in der Entwicklung zurück. Die ererbte Reduktion macht sich also auch am Mittelfuß schon frühzeitig an den Seitenstrahlen geltend; die *progrediente* Histo- und Morphogenese des Hauptstrahls III tritt dagegen schon frühzeitig im Knorpelstadium und im Verknöcherungsprozeß ein (Saarni, Drahn, Carlens, Küpfer, Krölling u. A.)

Die Längenentwicklung und Konsolidierung des Mittelfußknochens III, die im wesentlichen die langen, stelzenartigen Gliedmaßen des Fohlens bedingen, kommt ihm zugute, wenn im Freileben das Fohlen bei Flucht, Nahrungssuche oder Wanderung der Stute schnell folgen muß.

Im Unterschenkel und Unterarm haben in der Frühentwicklung je deren beide Knochen noch ursprünglichen Formentyp. Das Wadenbein aber bleibt bald in der Entwicklung zurück, während das Schienbein als spätere Hauptstütze sich *progredient* entwickelt. Im Unterarm wird die Ellenanlage ebenfalls bald schwächer, ossifiziert langsamer, die Speiche aber erfährt eine gesteigerte Entwicklung und Beschleunigung der Ossifikation.

Die Skelettumbildung an den mesaxonen Gliedmaßen vollzieht sich also gleichläufig während Phylo- und Ontogenese durch Reduktion der schwächer belasteten Seitenstrahlen des Vorder- und Hintermittelfußes, des Wadenbeins und der Elle und durch funktionell korrelative fortschreitende Entwicklung des mehr und mehr, schließlich allein belasteten Hauptstrahls III des Hinter- und Vorderfußes sowie des Schienbeins und der Speiche. Das entspricht der Skelettbeanspruchung und funktionellen Bauweise der Gliedmaßen beim erwachsenen rezenten Pferde, also während seines postnatalen funktionellen Reizlebens, besonders bei seiner biologischen Arbeitsleistung.

Die Umformungen des Rumpfskelettes sind im fetalen und Jugendleben weniger von den Lokomotionsfaktoren abhängig; Re- und Progression treten weniger deutlich hervor, sondern das Rumpfskelett ist während der pränatalen Entwicklung und in den ersten Fohlenwochen noch sehr kurz, gedrungen. Das steht in Beziehung zu dem noch wenig ausgedehnten Darm, der erst mit

dem Übergang zur reinen Pflanzennahrung sich erheblich verlängert und weitet, welcher Ausdehnung die Verlängerung des Rumpfskeletts folgen muß, bis sie schließlich die endgültige Körperform in ihren natürlichen, zweckdienlichen Proportionen durch die Funktion ausgebildet hat. Das aber gilt nicht nur für die makroskopischen Formen, sondern auch für die Feinstrukturen der Gewebe besonders in den durch die Übung intensiv funktionierenden, konstruktiv gebauten Systemen.

In funktioneller Korrelation zu der rück- und fortschreitenden Entwicklung des Gliedmaßenskeletts beim Pferd geht eine interessante Umgestaltung des aktiven Bewegungsapparates, also der Gliedmaßenmuskeln, einschließlich ihrer Transmissionsriemen, der Sehnen einher. Phylogenetische Reihen der Muskelumbildung lassen sich nach palaeontologischen Funden natürlich nicht aufstellen. Doch können den Nachweis solcher sich steigernder Umbildungen der Muskulatur auch die vergleichend-anatomischen Befunde an noch nicht so weit einseitig auf Schnellläufigkeit umgebildeten rezenten Unpaarzehern, Mesaxoniern, liefern, z. B. an Tapiren und Nashörnern. Aus solchen vergleichend-morphologischen Befunden folgt, daß die weitestgehenden funktionellen Differenzierungen sich am aktiven Bewegungsapparat des schnellläufig gewordenen Pferdes entwickelt haben, dessen Gliedmaßengangwerk fast maschinenmäßig exakt, zwangsläufig besonders in schnellen Gangarten arbeitet. Das beruht außer auf der Reduktion des Skeletts und der Einschränkung der Gelenkbewegungen auf den hochdifferenzierten Angepaßtheiten gewisser Gliedmaßenmuskeln und der Ausbildung einiger muskelarbeitsparender, rein sehniger Verspannungen und Verstärkungen von Muskelbinden. Auch die Befunde während der Embryonalentwicklung an solchen Muskeln bei Pferdeembryonen bestätigen diese Feststellung, wie wir noch hören werden.

Entsprechend dem Verlust der Seitenstrahlen des Fußskeletts kommt es nämlich zur Umbildung und weitgehenden Rückbildung von Muskeln, sogar z. T. zum völligen Verlust solcher am Hinter- und Vorderfuß, aber auch am osteologisch reduzierten Unterschenkel und Unterarm, denen die Drehbewegungen gänz-

lich fehlen, was also Rückbildung der Pro- und Supinatoren zur Folge hat. Doch folgt die Rückbildung der Muskeln der der Knochen im allgemeinen verzögert. Sie schreitet ebenso wie die Skelettrückbildung an den vortreibenden Hinterbeinen schneller fort als an den stützhebenden Vorderbeinen. Einige Muskeln, die auf Grund der vergleichend morphologischen Befunde und der Innervation zu bereits ganz rückgebildeten Skelettstücken gehören, bleiben schwach erhalten, weil sie durch Abwanderung der Endsehne an einen anderen Strahl einen Funktionswechsel vorgenommen haben.

Alle Muskeln sind nach Größe, Form, Lage und innerem Bau bis in den geweblichen Feinbau hinein ihrer Funktion angepaßt, ebenso die Sehnen. Die Proximalwanderung der Muskelbäuche, die Spindelform oder Abplattung der Muskeln sind als gestaltende Wechselwirkung der Nachbarschaft und der Entwicklung günstiger Lage von Muskelansatzstellen durch Vereinfachung und Steigerung der Funktionen an mehrgliedrigeren Gelenkketten zu deuten. All das gewährleistet eine vereinheitlichte, gesteigerte Leistung im Sinne schnellerer Voranbewegung auf weite Strecken.

Ein sehr wesentlicher funktioneller Faktor für Formgestaltung und inneren Bau der Muskeln ist die Leistung kraftvoller Arbeit in schnellem, lang anhaltendem Lauf, also die Arbeit von Muskeln mit großem physiologischen Querschnitt. Das sind die doppelt- und vielfachgefiederten Muskeln mit sehr vielen, kurzen Muskelfasern. Lange Sehnen Spiegel (auf den Muskeln) und Sehnenfalten (im Innern solcher) schaffen als Ergänzung des schlanken und z. T. reduzierten Gliedmaßenskeletts die genügend großen Ursprungs- und Ansatzflächen für die so zahlreichen, kurzen Muskelfasern solcher Kraftmuskeln. Wegen ihres großen physiologischen Querschnittes kontrahieren sie sich zwar sehr kraftvoll, haben aber wegen der Kürze der schräg gestellten Muskelbündel nur geringe Verkürzungsfähigkeit. Sie wirken an den Schultergliedmaßen bei der Beugung in der Hangbeinphase kräftig schleudernd. Andere Beuger mit kleinem physiologischem Querschnitt, das sind einfach gefiederte Muskeln mit langen Muskelfasern, setzen diese Schleuderbewegung mit geringer

Kraft aber großer Verkürzungsfähigkeit, also erheblicher Hubhöhe fort. Es ist mithin das leistungsteigernde Prinzip der Arbeitsteilung weitgehend durchgeführt. Der Funktionsausfall eines Muskels bei Erkrankung oder Lähmung des motorischen Nerven muß mithin auch in der Bewegung sich unterschiedlich kenntlich machen, je nach dem, ob ein Kraft- oder ein Hubmuskel in der Funktion ausfällt, was klinisch noch mehr auszuwerten ist.

Ganz anders ist die Funktion derselben Kraftmuskeln der Schultergliedmaße des Pferdes während der Stützbeinphase. Während sie in der Hangbeinphase als Gelenkbeuger in proximo-distaler Richtung wirken, kehrt sich in der Stützbeinphase ihre Funktion gleichsam um. Sie wirken nun in disto-proximaler Richtung als kraftvolle Strecker des Ellenbogengelenkes. Ihre Erkrankung oder Lähmung muß sich also auch in der Stützbeinphase durch Funktionsausfall oder Schwäche deutlich zeigen. Die den Muskeln in Übertragung aus der Anatomie des Menschen gegebenen Funktionsnamen als Beuger treffen also für ihre Wirkung in der Stützbeinphase beim Pferde nicht zu. In der Stützbeinphase aber leisten sie beim Pferd ihre Hauptarbeit, die also für sie zur gestaltenden Hauptfunktion wird, d. h. Ausbildung zu Kraftmuskeln (Schauder).

An der Beckengliedmaße, wo die kurzfasrigen vielfach gefiederten Kraftmuskeln nicht so ausgeprägt entwickelt sind, wirken sie nur als Streckmuskeln in der Stützbeinphase, während sie in der Hangbeinphase entspannt sind. Ihr Funktionsausfall zeigt sich also deutlich in der Stützbeinphase.

Die kurzfasrigen, stark sehnig durchsetzten Muskeln wirken, — beim Stehen und Stützen — als „statische“ Muskeln, d. h. passiv verspannend. Solche passive Stehvorrichtungen sind zur Sicherung des Stehens und des Stützens beim Schreiten in großer Zahl und in Verbindung mit rein sehnigen Verspannungen vorhanden.

Muskeln mit sehr reichlicher Durchsetzung mit Sehnengewebe werden zweckmäßig als „Sehnemuskeln“ bezeichnet. Sie kommen in höchster sehniger Umbildung beim erwachsenen Pferde vor. Wie die vergleichende Morphologie und Morpho-

genese zeigen, sind sie rückgebildete Muskeln mit funktionslos gewordenem restlichem Muskelgewebe, das nur noch von wenigen, sehr kurzen, unter fast 45gradigem Fiederungswinkel gestellten, histologisch nur noch wenig differenzierten Bündeln gebildet wird. Während die Muskelfasern sich also sehr regressiv verhalten, laufen in solchen echten „Sehnenmuskeln“ die Ursprungs- und Endsehnenfalten und -spiegel stark entwickelt vom Ursprung zum Ansatz und umgekehrt durch. Dadurch werden jene restlichen Muskelbündel außer Funktion gesetzt. — Es gehören dazu die Zwischen-Knochen-Muskeln des Hinter- und Vorderfußes (Interosseus III) und der Bauch des oberflächlichen Zehenbeugers (Flexor dig. superficialis) der Hintergliedmaßen. Dabei zeigt letzterer Muskel einen außerordentlich hohen Fiederungsgrad. In ersteren Muskeln dagegen haben sich die sehnigen Anteile bei niedrigem Fiederungsgrad sehr erheblich verdickt. Das gleiche Funktionsprinzip einer Spannbandbildung wird also in diesen beiden Muskelgruppen auf zwei verschiedenen Umbau- und Entwicklungswegen gelöst. Sie wirken nur noch rein passiv als Spannbänder an den Fessel- und Krongelenken bzw. am Hinterfußwurzelgelenk (Schauder). Schmerzhaft-entzündliche Erkrankungen zeigen sich klinisch deutlich, nämlich in der Stützbeinphase, Lähmungen ihrer spärlichen motorischen Nervenfasern sind bedeutungslos.

Diese „Sehnen-Muskeln“ stellen funktionell in zwei verschiedenen morphologischen und morphogenetischen Bautypen Übergänge zu rein sehnigen Strängen und zu Fascienverspannungen des Pferdes dar, die ebenfalls nur passiv wirken. Solche Stränge werden embryonal von vornherein als Sehnenstränge bzw. Fascien angelegt und kommen auch wieder beim Pferd in höchster Ausbildung vor und zwar als passive Stehvorrichtungen d. h. als Verspannungen für das fast rein passive Stehen des Pferdes. Bei der Lokomotion machen sie ohne Muskularbeit die Bewegungen gewisser Gelenke synchron voneinander maschinenmäßig abhängig. Das sind Einrichtungen, die, wie auch die „Sehnenmuskeln“, zugleich gewicht- und raumsparend, aber auch muskularbeitsparend wirken und in Ergänzung der

proximal liegenden mächtigen Muskelbäuche als sehnige Verspannungen die schlanken Formen der unteren und mittleren Gliedmaßen-Abschnitte entstehen lassen. Auch das wirkt sich für die Schnellläufigkeit des Pferdes vorteilhaft aus.

Kurz erwähnt seien als solche reinen Sehnenstränge ohne Muskeleinlagerungen: der durchlaufende Sehnenstrang des M. biceps und seine Fascienverstärkungen, wodurch Schulterblatt und Speiche verspannt werden, — ferner die Sehnenköpfe des oberflächlichen und tiefen Zehenbeugers der Schultergliedmaße und der Sehnenstrang vom Oberschenkelbein zum Hintermittelfuß, — der Tendo femoro-metatarsicus, der fälschlich mit dem Musculus peronaeus III. oder fibularis III. homologisiert worden ist. Dieser letztere Sehnenstrang verspannt, an der Vorderseite des Unterschenkels gelegen, weitgehend zusammen mit dem an seiner Hinterseite gelegenen, fast sehnig gewordenen oberflächlichen Zehenbeuger das Oberschenkelbein und den Hintermittelfuß des Pferdes. Beide Stränge bedingen die gleichzeitigen und gleichsinnigen Bewegungen des Knie- und Sprunggelenkes. Durch solche Verspannungen entsteht der Eindruck des maschinenmäßigen Ablaufes der Gliedmaßenbewegungen des Pferdes, was z. T. noch durch die Ausbildung von Schnappgelenken an den Gliedmaßen unterstützt wird. Solche passive Verspannungseinrichtungen der Gliedmaßen des Pferdes sind biologische Vorbilder für Konstruktionen von Beinprothesen der Menschen geworden.

Das ruhige Stehen ist für das Pferd durch alle diese statischen Verspannungen, durch besondere Gelenkeinrichtungen (Ausbildung von Ruhegelenkflächen und Verankerung der Knie-scheibe) beim Pferd so hoch entwickelt, daß es im Stehen schlafen und überhaupt sehr lange, notfalls jahrelang dauernd stehen kann. Solche Stehvorrichtungen sind an der Schultergliedmaße noch vollkommener als an der Beckengliedmaße ausgebildet, denn die letzteren müssen links- und rechtsseitig für Stützung und Ausruhen abwechseln.

Weitestgehende Korrelationen der Form, des inneren Baues, der Lagerung usw., besonders hohe einseitige Leistungen erzie-

lend, sind also am aktiven und passiven Bewegungsapparat der Gliedmaßen des Pferdes nachweisbar. Sie ließen sich noch durch viele Befunde im Feinbau der Gewebe dieser funktionellen Systeme einer Gliedmaße aufzeigen. Erwähnt sei nur die graduell unterschiedliche Differenzierung des Sehngewebes.

Am Rumpfe des Pferdes sind ähnlich wie am Skelett, auch die Rumpfmuskeln und Bandapparate den besonderen Leistungen angepaßt und zwar an das lange Stehen und schnelle Laufen wie aber auch an die Ernährung als Pflanzenfresser. Kurz sei nur hingewiesen auf die Ausbildung einer sehr starken elastischen gelben Bauchhaut (die nur den Pflanzenfressern eigen ist,) als passive elastische ventrale Verspannung und als passiver Träger der schweren Baueingeweide, wodurch die Bauchmuskeln als dynamische ventrale Verspannung der Rumpfkonstruktion für die Bewegung und Arbeitsleistung frei werden. Als dorsale elastische passive Verspannung im Bereiche des Rückens und des Halses bis zum Hinterhaupt wirkt das muskularbeitsparende, sehr starke elastische Nackenrückenband. — Einige für die dynamische Verspannung des Rumpfes besonders wichtige Muskeln, ventral wie dorsal, sind als Kraftmuskeln hochentwickelt, letztere besonders am Widerrist, im Lenden- und Beckengebiet für die schlagbaumartigen Aufrichtungen des Rumpfes bei der Vorwärtsbewegung, besonders bei schnellen Gangarten und im Sprung. Aber auch Rückbildung, sogar sehnige Umwandlung von Muskeln kommt an einigen Rumpfmuskeln des Pferdes als passive Verspannung vor.

Kann nun die Untersuchung der embryonalen Entwicklung der Muskeln ihre der Funktion angepaßte Bauweise verständlich machen, was umso wichtiger ist, da ja palaeontologische Funde über stammesgeschichtliche Entwicklung der Muskeln nichts aussagen können und die vergleichende Myologie nur teilweise Aufschluß geben kann? Für die Genese der Rumpfmuskulatur fehlen zwar noch derartige systematische Untersuchungen. Aber für die Entwicklung der so spezialisiert gebauten Gliedmaßenmuskeln ist der Vorgang der m. o. w. sehnigen Umbildungen von Muskeln und die Entwicklung reiner Sehnenstränge

untersucht (Schauder). Auch die Korrelation zwischen der progressiven und regressiven Entwicklung des Skeletts einerseits und der Muskulatur andererseits konnte erwiesen werden.

In den einfach gebauten Muskel-Individuen, also den schwachgefiederten Muskeln ist der typische Bau nach Anordnung von Muskel- und Sehngewebe schon bei wenigen Wochen alten Embryonen der gleiche wie beim erwachsenen Pferd. Ganz anders verhalten sich die stärker gefiederten Muskeln, die Kraftmuskeln und die sogenannten „Sehnen-Muskeln“ während ihrer embryonalen Entwicklung. Diese Befunde geben Aufschluß über die Korrelation retrograder und progredienter Entwicklungsprozesse am aktiven Bewegungsapparat. Es werden nämlich bei jungen Pferdeembryonen alle stärker gefiederten Muskeln und alle Sehnenmuskeln nicht gleich als solche angelegt, sondern sie sind in den Frühstadien der Morphogenese noch kräftig muskulöse Anlagen. Nach einigen Wochen embryonaler Entwicklung erfahren die später vielfach-gefiederten Kraftmuskeln einen Umbau durch Verlängerung der Sehnenpiegel, durch Sprossung von neuen alternierend angeordneten, sich erheblich verlängernden primären, sekundären und später auch tertiären Sehnenfalten innerhalb des Muskelbauches. Die sehnige Progression zeigt sich bei diesen Muskeltypen vorwiegend in Verlängerung des sehnigen Gerüsts des wachsenden Muskels. Später folgt ihr in den hochgradig gefiederten Muskeln auch teilweise Verdickung der Sehnenplatten und anfangs relative, später absolute Abnahme der Muskelbündel, die sich zugleich verkürzen. Die Muskelfasern aber weisen in den werdenden Kraftmuskeln keine degenerativen Veränderungen auf, sie bleiben ja auch später voll funktionsfähig. — Aber im oberflächlichen Zehenbeuger der Beckengliedmaße, in jenem sich zu einem beim Pferde vorwiegend sehnigen Strange umbildenden Muskel, degenerieren die Muskelfasern unter Sarkolyse. Er wird zum echten Sehnenmuskel nach Bau und Funktion.

Auch die zwar geringgradig gefiederten, beim erwachsenen Pferde fast rein sehnigen Zwischenknochenmuskeln am Vorder- und Hinterfuß werden als kräftige paarige Muskel-

bäuche während der 5.—7. Embryonalwoche angelegt, aber schon während der 10.—18. Woche durch sehr erhebliche Verdickung der Sehnenpiegel und -falten zu typischen „Sehnen-Muskeln“ umgebaut, während die sich sehr verkürzenden Muskelfasern auf immer dünnere restliche Fiederungsfelder reduziert werden. Die zahlenmäßige und räumliche Rückbildung der Muskelbündel infolge Einengung durch das hyperplasierende Sehngewebe erfolgt ebenfalls unter sarkolytischen Erscheinungen. Restliche, degenerativ veränderte funktionslose Muskelfasern sind in den Zwischenknochenmuskeln noch beim Fohlen, ja sogar noch beim erwachsenen Pferd vorhanden. — Entwicklungshemmung während dieser fetalen sehnigen Umbildung kann die Grundlage einer Stellungsanomalie im Fesselgelenk sein, nämlich das zu starke Durchtreten gestatten und damit das Stehen, Stützen und Gehen erschweren.

Nach zwei verschiedenen Umbildungsweisen geht also die Entwicklung der Sehnen-Muskeln vor sich. Ihr Umbau ist bei allen Sehnen-Muskeln als vererbte Anlage schon bis spätestens zur Mitte des Fetallebens soweit vollzogen, daß ihr Aufbau jener beim erwachsenen Pferde schon sehr ähnelt. Im postnatalen Leben aber kommt es durch die Ausübung der typischen passiven Beanspruchung beim Stehen und Stützen zur weiteren qualitativen Regulation, schließlich auch ihrer Mikrostruktur. — Die hochgradig gefiederten Muskeln sowie die sehr sehnig umgebauten Muskeln brauchen zu ihrer Entwicklung also längere Zeit zum Umbau und Ausbau ihrer typischen funktionellen Struktur als gewöhnliche Muskeln.

Die synchronen Prozesse der muskulösen Regression und der sehnigen Progression in den eigentlichen Sehnenmuskeln stehen in Übereinstimmung mit dem postnatalen Funktionswechsel dieser Muskeln bei den Equiden: sie werden passiv als Spannbänder gebraucht und nicht mehr als aktive Beuger. Sie werden morphogenetisch, geweblich und funktionell zu kataplastischen Organen des aktiven und zu anaplastischen des passiven Bewegungsapparates, um sie in diese Organgruppierung im Sinne Bonnets einzureihen. Das

Sehnengewebe, während der frühen Ontogenese ursprünglich das Nebengewebe dieser Muskeln, wird entwicklungsmäßig, morphologisch und funktionell zum Hauptgewebe. — Bei der Geburt sind die Sehnen-Muskeln, auch die statischen Muskeln und Kraftmuskeln, bereits zur Übernahme und Sicherung der Stehfunktion und der Vorwärtsbewegung hinreichend ausgebildet, was für die sehr bald gelingenden Steh- und Gehversuche des neugeborenen Fohlens aus biologischen Gründen sehr wesentlich ist, besonders bei dem wildlebenden Pferde, wo das Fohlen auf seinen langen, stelzenartigen Beinen notfalls sehr bald der Mutterstute schnell folgen muß.

Die für das erwachsene Pferd erwähnten rein sehnigen Stränge werden als solche schon sehr frühzeitig bei den Embryonen angelegt, machen also keinen Umbauprozess vom Muskel zur Sehne durch. Sie sind mithin keine rückgebildeten Muskelanlagen, was auch für den *Tendo femoro-metatarsicus* gilt, der demnach fälschlich mit einem „*Musculus fibularis III*“ homologisiert worden ist (Schauder).

Es bleibt noch die Frage zu beantworten, ob bei dem erwachsenen Pferde völlig fehlende Muskeln während der frühen Embryonalentwicklung nicht doch als muskulöse Anlagen vorübergehend angelegt wurden. Diese Frage ist für einige Muskeln zu bejahen. Während der 5.—10. Embryonalwoche sind zwei kräftig muskulöse Anlagen dort vorhanden, wo später im prä- und postnatalen Leben sich rein sehniges Gewebe findet, nämlich die Sehne des oberflächlichen Zehenbeugers an der Schulter- und Beckengliedmaße. Diese Muskelanlagen entsprechen den kurzen oberflächlichen Hand- und Fußbeugern der vergleichenden und menschlichen Anatomie. Das so erheblich verkürzte Bestehen dieser beiden Muskelanlagen mit frühem, rein sehnigem Umbau und entsprechender Funktionsänderung weist auf eine in der Phylogenese alt vererbte Anpassung an die statische Beanspruchung der oberflächlichen Beugesehnen hin, in Korrelation stehend mit der Umgestaltung und Aufrichtung des Fußskeletts. — Ähnliches gilt von den Drehern des Unterarms, Pronatoren und Supinatoren des Pferdes, von denen nur der *M. pronator quadratus* noch in den

ersten Embryonalmonaten als schwache muskulöse Anlage sich nachweisen läßt (Schauder), und der M. pronator teres, der als schwacher, allobiotischer Muskel zuweilen noch beim erwachsenen Pferde vorkommt. Die Supinatoren fehlen schon in frühembryonaler Zeit.

Fassen wir kurz zusammen, so ergibt sich in Übereinstimmung mit Phylo- und Ontogenese und vergleichender Anatomie eine weitgehende Korrelation re- und progressiver Entwicklungsvorgänge und fertiger funktioneller Gestaltungen am passiven wie ebensolcher am aktiven Bewegungsapparat des Pferdes in Abhängigkeit von der Beanspruchung bei ersterem und von der Leistung bei letzterem. Regression und Progression laufen in der prä- und postnatalen Entwicklung je für sich im passiven und aktiven Bewegungsapparat korrelativ ab, aber auch in Wechselwirkung beider Apparate. Rück- und fortschreitende Entwicklung sind ferner funktionsbedingt und haben zu einem höchsten Grad von Leistungsfähigkeit des Pferdes geführt und zwar als eine exakt arbeitende, schnell- und langläufige, z. T. sogar zwangläufige Bewegungsorganisation, als eine Art statisch-dynamischer Mechanismus, aber als ein lebender. Im Sinne solcher Leistungsfähigkeit sind alle regressiven Vereinfachungen am Bewegungsapparat als Weiterentwicklung zur funktionellen Vervollkommnung für die Lebensführung der wildlebenden Equiden zu deuten, aber auch des Hauspferdes, gesteigert als Züchtungsprodukt für bestimmte hohe und höchste Arbeitsleistungen im Dienste des Menschen. Das ist bis in die Feinstruktur der Knochen, Gelenke, Sehnen und Muskeln beim hochwertigen Rennpferd erreicht, dessen Knochengewebe dichter, fester, dessen Gelenke gefestigter, dessen Sehnen den höchsten Grad der Differenzierung des Sehngewebes bei größter Zugfestigkeit erreichen und dessen Muskeln diesen Sonderleistungen auch im mikroskopischen Bau der Muskelfasern angepaßt sind, als Folge der Arbeitsleistung selbst und unter Wirkung einer entsprechenden Zuchtwahl.

Ist der Lokomotionsapparat eines Pferdes aber ein so feinabgestimmtes funktionell-anatomisches System, so sollte doch eigent-

lich jeder, der mit Pferden zu arbeiten hat, wenigstens die Grundkenntnisse von Bau und Leistung des Pferdes — nicht nur des Bewegungsapparates — erworben haben und nachweisen müssen. So wie es ja seit vielen Jahren als eine Selbstverständlichkeit angesehen wird, daß ein Traktor- oder Autofahrer einen Fahrschulkurs besucht und eine Prüfung abgelegt haben muß, bevor er als selbständiger Fahrer eine solche tote Maschine bedienen oder fahren darf. Allein schon die Achtung vor dem lebenden Organismus und seinen Wundern, vor dem Tier, das wir lieben sollen als unseren Bruder, sollte solche Rücksichtnahme gegenüber dem zu schützenden Tier fordern. Solche Maßnahme wäre zugleich der Schonung, richtigen Pflege und besseren Nutzung des Pferdes dienlich. Die Erfüllung solcher Forderung wäre auch im Sinne des Tierschutzes, der Vermeidung von Erkrankungen und einer vernünftigen Leistungssteigerung des Pferdes.

Ist doch der entwicklungsbedingte statisch-dynamische Bau eines lebenden, so hoch differenzierten Organismus viel feiner in seinen Einzelheiten und im Gesamtbau, in der Einzelleistung wie im Zusammenwirken der funktionellen Systeme abgestimmt als eine tote Maschine! Es ist aber noch zu beachten, daß das Tier vielseitigere Leistungen zu vollbringen vermag. Und dazu kommt noch die individuelle Leistungssteigerung des Pferdes. Das längst überholte physikalische Maß: 1 Pferdestärke =  $75 \text{ mkg. sec}^{-1}$  als ältere technische Leistungseinheit ist nur noch wenig im Gebrauch, hat nachteilig und falsch über die Leistungsfähigkeit des Pferdes orientiert. Sie ist mit 75 mkg als Sekundenarbeit der gesamten Muskulatur des Pferdes mit dieser Größe früher nur angenommen worden. Die Arbeitsleistung des Pferdes ist bei den neueren Züchtungsprodukten mit durch Leistungsübungen erworbener Aktivitätshypertrophie der Muskulatur weit größer, wie Zugleistungsprüfungen zeigen. Und — und das ist der besondere Vorteil des lebenden Organismus, — seine Leistung kann das Pferd im vom Menschen geforderten Fall oder von sich selbst aus unter Erhöhen des Zellstoffwechsels um ein Vielfaches

erstaunlich steigern, eben weil es ein von seinem Willen beherrscher und durch diesen angetriebener lebender Motor, ein hochentwickelter Organismus ist.

### Literatur:

Benninghoff, A.: Anatomie funktion. Systeme. Morph. Jb. 65, 1930. Derselbe: Entstehung funktion. Strukturen. Verh. Anat. Ges. 1930. Derselbe: Lehrbuch d. Anatomie d. Menschen, 1949. — Bonnet, R.: Lehrbuch d. Entwicklungsgeschichte, 1907. Derselbe: Über kataplast. u. anaplast. Organe., Ergeb. Anat. u. Entwickl. 21, 1913. — Carlens, O.: Embryon. Entwickl. d. Extremitätenskeletts v. Pferd u. Rind. Morph. Jb. 58 u. 60, 1927/28. — Drahn, F.: Extremitätenentwickl. u. Polydaktylie b. Pferd. Zool. Bausteine. 1927. — Driesch, H.: Der Begriff der organ. Form. Abh. z. theor. Biol. 1919. — Krölling, O.: Frühentwickl. d. Extremitäten b. Pferd. Zeitschr. Anat. u. Entwickl., 111, 1942. — Küpfer, M.: Modus d. Ossifikationsvorgänge 2. d. Anlage d. Extremitätenskel. b. Equiden. Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges. 67, 1931. — Roux, W.: Ges. Abhandl. über Entwicklungsmechanik, 1895. — Saarni, I.: Intrauterine Entwickl. d. Extremitäten d. Pferdes. Diss. Gießen, 1919. — Schauder, W.: Anatom. u. metr. Unters. ü. d. Muskeln d. Schultergliedm. d. Pferdes. Zeitschr. Anat. u. Entwickl. 71, 1924. Derselbe: Die fetale Entwicklung der „Sehnenmuskeln“ des Pferdes. Arch. mikrosk. Anat. u. Entwickl. mechanik., 102, 1924. Derselbe: Entwickl. u. Rückbildg. d. M. pronator quadratus d. Pferdes Anat. Anz. 61, 1926. Derselbe: Korrelative funktionelle Gestaltungen a. d. Gliedmaßen v. Ungulaten. Münch. Tierärztl. Wschrft 83, 1932. — Slijper, E. J.: Comp. biol.-anatom. Investig. on the vertebral. Column. Verh. Koninkl. Nederland. Akad. II. Sekt. XLII, 1946.