

**Aus dem Institut für Pathologie
der Tierärztlichen Hochschule Hannover**

**Trainingsabhängige morphologische Befunde
an der Skelettmuskulatur
beim Pferd**

**INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung des Grades eines
DOCTOR MEDICINAE VETERINARIAE
durch die Tierärztliche Hochschule Hannover**

**Vorgelegt von
Serpil Dag
aus Cemisgezdek / Türkei**

Hannover 1998

**Angefertigt im Rahmen des Aufbaustudiums
an der Tierärztlichen Hochschule Hannover**

Ailem'e ve Ülviye'e

INHALTSVERZEICHNIS

1 EINLEITUNG.....	8
2 LITERATURÜBERSICHT.....	10
2.1 NORMALSTRUKTUR.....	10
2.1.1 Lichtmikroskopie der quergestreiften Muskelfasern.....	10
2.1.2 Elektronenmikroskopie der quergestreiften Muskelfasern.....	12
2.1.3 Differenzierung der Muskelfasertypen mit histochemischen Methoden.....	15
2.1.4 Die Untersuchungen zur Bestimmung der prozentualen Verteilung der Muskelfasertypen und deren Beeinflussung durch verschiedene Faktoren.....	18
2.1.4.1 Allgemeiner Fasertypenanteil im M. gluteus medius beim Pferd.....	18
2.1.4.2 Effekt des Wachstums auf die Muskelfasertypenverteilung.....	19
2.1.4.3 Effekt der Rassezugehörigkeit auf die Muskelfasertypenverteilung.....	21
2.1.4.4 Effekt des Trainings auf den kontraktilem Apparat der Muskulatur und auf die prozentuale Verteilung der Muskelfasertypen.....	21
2.2 Energiebereitstellung in der Muskelzelle als Grundlage für eine Leistungsfähigkeit.....	26
2.3 Beurteilungsmöglichkeiten der oxydativen Kapazität in der Muskelzelle.....	31
2.3.1 Mitochondrien als Beurteilungskriterium der oxidativen Kapazität der Muskelzelle.....	31
- Mitochondriale Enzyme und die Anordnung und der Volumenanteil der Mitochondrien in der Muskelzelle bezogen auf die Muskelfasertyp.....	31
- Untersuchungen an den Mitochondrien zur Bestimmung der oxidativen Kapazität der Muskelzelle.....	34
2.3.2 Beurteilung der oxidativen Kapazität der Muskelzelle mit Hilfe der biochemischen Parameter.....	38
2.3.3 Beurteilung der Versorgungssituation einer Muskelzelle durch die Untersuchungen an den Kapillaren.....	40

2.4 Entnahmemethoden der Muskelbiopsie.....	42
2.4.1 Prinzip der Wundheilung.....	44
3. EIGENE UNTERSUCHUNGEN.....	47
3.1. Material.....	47
3.1.1 Materialentnahme für die Muskeluntersuchungen bei sechs Haflingern..	47
3.1.2 Materialentnahme für die Muskeluntersuchungen bei englischen Vollblutpferden mit wiederholter Biopsieentnahme in der gleichen Muskellokalisation.....	49
3.2 Methode.....	49
3.2.1 Versuchsdurchführung.....	49
3.2.1.1 Testphase.....	50
3.2.1.2 Durchführung der Belastungstest.....	51
3.2.1.3 Durchführung des Trainings.....	52
3.2.2 Entnahme und Präparation der Muskelbiopsien für die licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen.....	53
3.2.3 Durchführung der morphometrischen Untersuchungen und Auswertung der Meßergebnisse.....	55
3.2.4 Untersuchungen über die wiederholte Biopsieentnahme an gleicher Lokalisation.....	58
3.3 Untersuchungsergebnisse	61
3.3.1 Beschreibung der Ergebnisse für jedes Pferd.....	61
3.3.1 Effekt der Trainingsarten und der Zeit auf die Muskelvariablen.....	103
3.3.2.1 Effekt der verschiedenen Trainingsarten auf die Mitochondrien.....	103
3.3.2.2 Effekt der Zeit auf die Mitochondrien.....	112
3.3.2.3 Effekt der verschiedenen Trainingsarten auf die Kapillaren.....	116
3.3.2.4 Effekt der Zeit auf die Kapillaren.....	124

3.3.2.5 Einfluß der untersuchten Trainingsarten auf die Myofibrillen	127
3.3.2.6 Einfluß der Zeit auf die Myofibrillen.....	134
3.3.3 Effekt der Ruhephasen auf die Muskelvariablen.....	136
3.3.3.1 Einflüsse der Ruhephasen auf die Mitochondrien, differenziert nach Trainingsarten.....	136
3.3.3.2. Einflüsse der Ruhephasen auf die Mitochondrien, differenziert nach Zeit.....	141
3.3.3.3 Einflüsse der Ruhephasen auf die Kapillaren, differenziert nach Trainingsarten.....	145
3.3.3.4 Einflüsse der Ruhephasen auf die Kapillaren, differenziert nach Zeit.....	148
3.3.3.5 Einflüsse der Ruhephasen auf die Myofibrillen, differenziert nach Trainingsarten.....	151
3.3.3.5 Einflüsse der Ruhephasen auf die Myofibrillen, differenziert nach Zeit.....	154
3.3.4 Ausgangswerte der gemessenen Parameter und Effekt des neunmonatigen Trainingsprogramms auf die Muskelvariablen.....	156
3.4 Untersuchungsergebnisse der wiederholten Biopsieentnahme an gleicher Lokalisation.....	165
4 DISKUSSION.....	185
5 ZUSAMMENFASSUNG.....	194
6 SUMMARY.....	198
7 ÖZET (türkische Zusammenfassung).....	201
8 LITERATURVERZEICHNIS.....	205
9 ANHANG.....	230

Verzeichnis der Abkürzungen im Text

Abb. : Abbildung

ADP : Adenosin-Di-Phosphat

ATP : Adenosin-Tri-Phosphat

CK: Creatinkinase

CS : Citratsynthase

3HA- CoA- Dehydrogenase : 3Hydroxyacyl-CoA- Dehydrogenase

GA-3PO₄ -DH : Glyseraldehyd-3PO₄ -Dehydrogenase

HAD: Hydroxyacyldehydrogenase

Kr : Kreatin

LDH : Laktatdehydrogenase

m / s : Meter / Sekunde

m / min: Meter / Minute

NADH- Dehydrogenase : Nicotinamid- adenin- dinucleotid- Dehydrogenase

PDH : Pyruvatdehydrogenase

SDH : Succinatdehydrogenase

s. : siehe

Pfd: Pferd

Rp : Ruheperiode

Tab. : Tabelle

Tp : Trainingsperiode

Vergr.: Vergrößerung

V_{O₂} max. : maximaler Sauerstoffverbrauch

V_{La1,5} - V_{La2,5} - V_{La4,0}: die Geschwindigkeit, die eine Blutlaktatkonzentration von 1,5-2,5 bzw. 4,0 mmol/l hervorruft.

Durch Training veränderte Stoffwechselleistungen, die ebenfalls in engem Zusammenhang mit Art, Dauer und Intensität der Belastung stehen, führen zu einer morphologisch und morphometrisch nachweisbaren Veränderung der muskulären Zellstruktur (SALOMON et al., 1983).

Das Ziel dieser Studie besteht darin, mit Hilfe von morphologischen und morphometrischen, insbesondere an transmissionselektronenmikroskopischen Abbildungen, trainingsbedingte Veränderungen in Abhängigkeit von den verschiedenen Belastungsarten, an Mitochondrien, Kapillaren und Myofibrillen festzustellen. Auf diese Weise soll ein Beitrag zur Optimierung des Trainings von Pferden geleistet werden.

In einem zweiten Teil soll geprüft werden, ob die wiederholte Entnahme der Muskelbiopsieproben an der gleichen Lokalisation in Abständen von mehreren Wochen zu Veränderungen in der Muskulatur führt, so daß die Proben nicht auswertbar sind.

Mit der hier vorliegenden Arbeit wurde beabsichtigt herauszufinden, welche Trainingsmethode für das Pferd am optimalsten ist.

An den Blutproben der selben Pferde der Rasse Haflinger werden von der Arbeitsgruppe Dr. Lindner in Bonn ebenfalls Alanin-, freie Fettsäurenstoffwechsel und oxydativer Streß bestimmt. Zusätzlich wird der Kennwert der Laktat- Laufgeschwindigkeitbeziehung von Dr. Lindner, die Glycogenutilisationsrate bei definierter Belastung und Glycogenkonzentration in der Muskulatur vor Belastung von Prof. Dr. Sallman, Institut für Biochemie in Hannover, die Muskelfaserverteilung und die Kapillardichte von Prof. Dr. Rivero, Cordoba-Spanien, untersucht.

Somit ist Hauptziel dieses Versuches die Evaluierung geeigneter und objektiver Parameter einer optimalen Ausnutzung der individuellen Leistungsfähigkeit eines Pferdes.

In einem zweiten Teil der Arbeit wird darauf eingegangen, ob man an einer Muskellokalisierung mehrfach Biopsien in Abstand von Wochen entnehmen kann. Hier soll festgestellt werden, inwieweit sich auf Grund der Biopsien ein Granulations-, Narbengewebe ausbildet, das die umgebende Muskulatur derartig schädigt, daß spezielle Aussagen morphologischer Natur und auch biochemischer Untersuchungen nur bedingt zu verwenden sind. Für diese Untersuchungen sind ebenfalls licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen durchgeführt worden.

2. LITERATURÜBERSICHT

2. 1. NORMALSTRUKTUR

2. 1. 1 Lichtmikroskopie der quergestreiften Muskelfasern

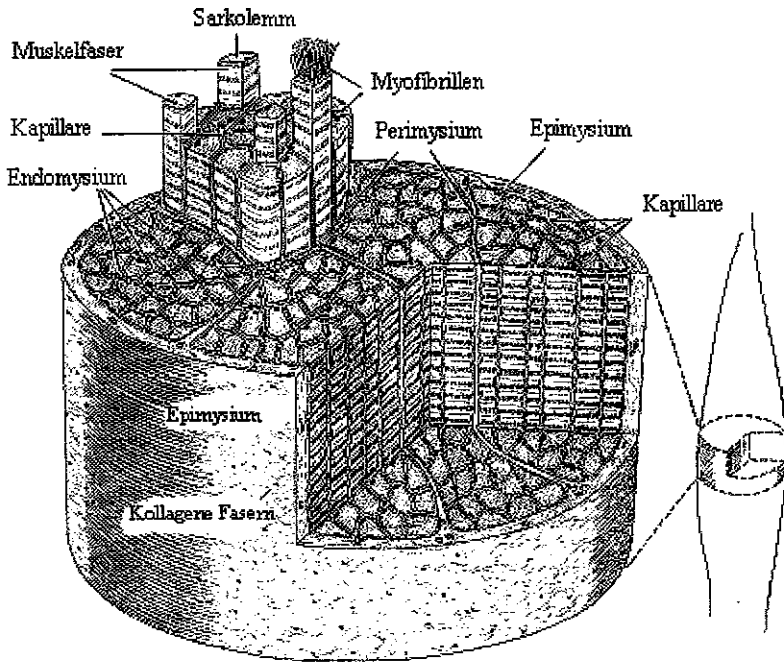
Ein quergestreifter Skelettmuskel besteht aus Skelettmuskelfaserbündeln bis zu 30 cm langer, zylindrischer, mehrkerniger Zellen, den Muskelfasern, mit einem Durchmesser von 10-200 μm . Die Muskelzellen enthalten zahlreiche randständige und längsorientierte Kerne und werden vom Sarkolemm umschlossen, das aus der Plasmamembran der Zelloberfläche und der Basalmembran besteht (HORN, 1976).

(s. Schema 1)

Mehrere Primärbündel werden dann durch Gefäße und nervenführendes lockeres Bindegewebe (Perimysium externum) zu Sekundärbündeln vereinigt (KRSTIC, 1977).

Mehrere Sekundärbündel bilden einen Muskel. Das lockere Epimysium verbindet ihn mit aus Bindegewebe bestehender Faszie. Das interstitielle Bindegewebe gewährleistet die Verschieblichkeit der Muskelfasern gegeneinander und begrenzt die Dehnungsfähigkeit der Muskeln.

Die Arterien und Venen dringen über das Epimysium in den Muskel ein und verzweigen sich unter Anastomosenbildung im Perimysium. Das dichte Kapillarnetz liegt im Endomysium um die Muskelfasern. Die längsorientierten Kapillaren sind durch Querverbindungen vernetzt, die die Fasern umschließen. Zahlreiche Kapillaren sind im Ruhezustand des Muskels gesperrt. Muskelfasern mit aeroben Stoffwechsel werden dichter von Kapillaren umschlossen als solche mit anaerobem Stoffwechsel.



Schema 1 Schematische Darstellung eines quergestreiften Skelettmuskels. Die Zeichnung rechts zeigt, aus welchem Teil des Muskels der vergrößert dargestellte Ausschnitt stammt (JUNQUEIRA und CARNEIRO, 1986).

Epimysium ist äußere Hülle des Muskels. Von hier dringen dünne Bindegewebssepten (Perimysium) in das Muskelinnere ein und grenzen Muskelfaserbündel gegeneinander ab. Das Perimysium externum umschließt Sekundärbündel, die aus mehreren Gruppen von Primärbündeln zusammengesetzt sind. Das Perimysium internum umhüllt Primärbündel. Das Endomysium umgibt jede einzelne Muskelfaser.

2.1.2 Elektronenmikroskopie der quergestreiften Muskelfasern

Längsgeschnittene, quergestreifte Muskelfasern zeigen Querstreifen. Bei starker lichtmikroskopischer Vergrößerung und elektronenmikroskopisch zeigt sich, daß die Querstreifung durch einen inhomogenen Aufbau von Myofibrillen zustande kommt.

Die Querstreifung bestehen aus abwechselnd hellen und dunklen Banden. Die dunklen Streifen werden **A-Streifen** (anisotrop, d.h. im polarisierten Licht doppelbrechend), die helleren **I-Streifen** (isotrop, d.h. im polarisierten Licht einfach lichtbrechend) genannt. Jeder dieser Streifen ist durch Querlinien unterteilt: der I-Streifen durch eine dunkle Querlinie, den **Z-Streifen**, der A-Streifen durch einen helleren **H-Streifen**, der in der Mitte einen feinen dunkleren **M-Streifen** besitzt.

Die kleinste Untereinheit, die sich in einer quergestreiften Myofibrille regelmäßig wiederholt, reicht von einem Z-Streifen zum nächsten und wird als **Sarkomer** bezeichnet. Die Streifenfolge in einem Sarkomer ist Z-I-A-H-M-H-A-I-Z (s. Schema 2-1).

Elektronenmikroskopisch zeigt sich, daß Myofibrillen aus dicken (Myosin) und dünnen (Actin) Myofilamenten bestehen. Dicke Filamente befinden sich im A-Streifen, der den mittleren Anteil des Sarkomers einnimmt. Dünne Filamente, die die gleiche Verlaufsrichtung wie die dicken Filamenten haben, liegen mit einem Ende im I-Streifen, das andere Ende ragt zwischen die dicken Filamente des A-Streifens (JUNQUEIRA u. CARNEIRO, 1986).

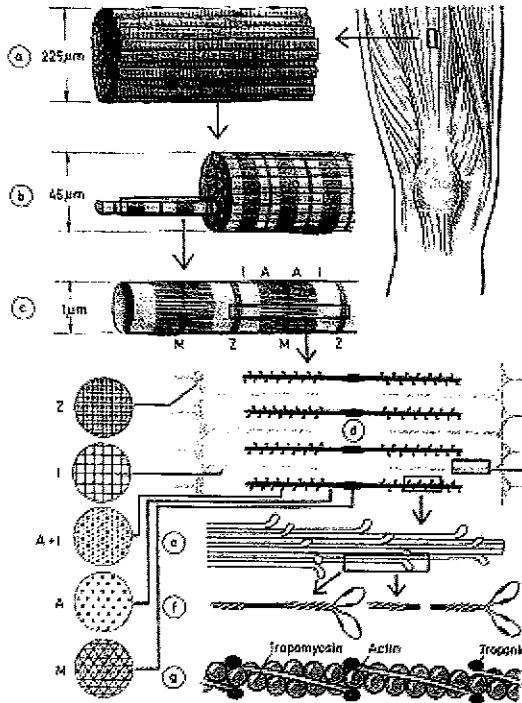
Die Fibrillen werden in Höhe der A-I Grenzen von transversal verlaufenden T-Tubuli umgeben, so daß eine Invagination des Plasmalemmas entsteht, dessen Lumen zum Extrazellulärraum hin offen ist. Zytologisch besteht das sarkoplasmatische Retikulum aus einem Netzwerk sich verzweigender Zisternen des glatten endoplasmatischen Retikulum, das die Myofibrillen umgibt und sie in abgegrenzte Myofibrillen Bündeln unterteilt. Das sarkoplasmatische Retikulum gliedert sich in terminale Zisternen, longitudinale Tubuli und ein gefenstertes System. In Höhe der A-I Grenzen finden sich Triaden, die aus dem T-Tubulus und den zwei lateral anliegenden terminalen Zisternen des Retikulums bestehen (s. Schema 2-2).

Durch Vermittlung der Triaden werden aus dem sarkoplasmatischen Reticulum Ca-Ionen freigesetzt, die die ATP-ase vom Myosin aktivieren und die Sarkomerverkürzung einleiten.

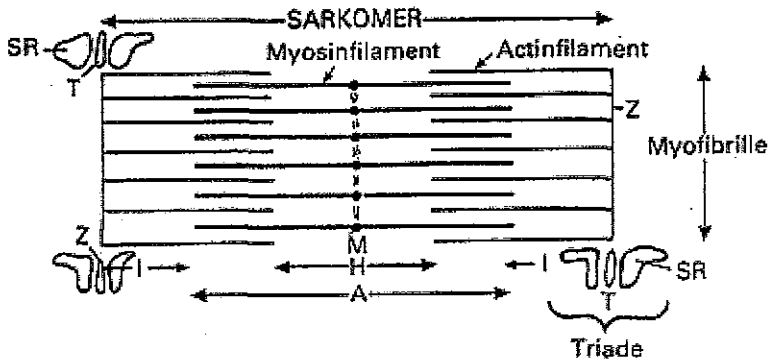
Das für die Kontraktion erforderliche ATP stammt aus der im Grundplasma ablaufenden anaeroben Glykolyse sowie aus dem oxydativen Stoffwechsel der Mitochondrien (SCHMALBRUCH, 1970).

Unter Glykolyse versteht man den Abbau von Glucose zu Pyruvat bzw. anaerob zu Laktat. Schlüsselenzym dieses Stoffwechselabschnittes ist die Glyceraldehyd-3PO₄-Dehydrogenase (GROSS, 1989).

Die als die Orte der aeroben Energiebereitstellung bezeichneten Mitochondrien befinden sich unter dem Sarkolemm und zwischen den Myofibrillen in der Muskelzelle.



Schema 2-1: 2-1a- g Schematischer Bau der Muskelfasern. Dargestellt sind der M. quadriceps femoris mit dem Ort der Biopsie, **a-** ein Muskelfaserbündel, wie es im Lichtmikroskop sichtbar ist, **b-** eine Muskelfaser, wie sie in elektronenmikroskopischer Vergrößerung erscheint, **c-** eine Myofibrille mit Z-, I-, A- und M- Bändern, **d-** das ineinandergreifen der Myosin- (dunkel) und Actinfilamente (hell) in einem Sarkomer, **e-** der molekulare Aufbau des Myosins mit **f** schwerem Meromyosin (Kopfteil) und leichtem Meromyosin (Schwanzteil) und **g** dem Actin mit angelagertem Tropomyosin und Troponin. Links unten seitlich finden sich die elektronenmikroskopischen Querschnittsbilder durch die Z-, I-, und A+ I Bänder sowie durch die A- und M- Bänder. JERUSALEM u. ZIERZ, 1991



Schema 2-2 Schematische Darstellung eines Sarkomers (von Z- zu Z- Streifen)

Die Sarkomere stellen die funktionellen Einheiten der Kontraktion dar.

SR: sarkoplasmatisches Retikulum, T: T- Tubulus, Z: terminale Zisterne

2.1.3 Differenzierung der Muskelfasertypen mit histochemischen Methoden

Die histochemischen Methoden für die Differenzierung der Typ 1 und Typ 2- Fasern wurden von PADYKULA und HERMAN (1955) beschrieben. Bei den Untersuchungen von BROOKE und KAISER (1970) konnten mit Hilfe der ATP- ase - Färbung nach der Säure -Vorinkubation die Typ 2- Fasern in drei Gruppen, Typ 2A, Typ 2B, Typ 2C, unterteilt werden.

Mit Hilfe histochemischer Untersuchungen wurden drei verschiedene Fasertypen in der Muskulatur festgestellt (LINDHOLM und PIEHL 1974; SNOW et al., 1976).

Sowohl mit der SDH-ase Färbung, der ATP-ase- Färbung (GUNN, 1978) als auch mit der LDH-ase - Färbung sind drei verschiedene Fasertypen zu differenzieren. STRAUB (1981) stellte im M. semitendinosus und DAVID et al. (1987) im M. glutaeus medius einen weiteren Fasertyp, den sogenannten Typ 2C, beim Pferd fest. JANSSON et al. (1978) vermutete, daß es sich bei den Typ 2C- Fasern um eine Übergangsform zwischen Typ 1- und Typ 2A-Fasern handelt.

Bei jüngeren sowie bei älteren Pferden sind die schnell kontrahierenden Fasertypen (Typ 2) als prädominante Fasertypen im M. gluteus medius darstellbar.

Die Querschnittsfläche der einzelnen Fasertypen konnten von STRAUB (1981) folgendermaßen eingeordnet werden: Typ 2B- glykolytisch > Typ 2B- oxidativ > Typ 2A > Typ 1 > Typ 2C. LINDHOLM u. PIEHL (1974) untersuchten die Faserquerschnittsflächen des M. gluteus medius beim Pferd. Sie betrugen für den Typ 1 bei untrainierten 1 bis 2- jährigen Travern durchschnittlich $2391 \mu\text{m}^2$, für Typ 2A $2664 \mu\text{m}^2$ und für den Typ 2B $5272 \mu\text{m}^2$. Sowohl in den Untersuchungen von LINDHOLM u. PIEHL (1974) als auch bei STRAUB (1981) hatten die Typ 1 Fasern gegenüber den Typ 2- Fasern eine kleinere Querschnittsfläche. STRAUB (1981) beobachtete, daß die Typ 2- Fasern, vor allem die glykolytischen Typ 2B- Fasern, beim Pferd den größten Querschnitt aufweisen. THORNTON u. TAYLOR (1983) beim Fohlen und RIVERO et al. (1990) bei Arabern bestätigten die oben erwähnten Feststellungen in ihren Untersuchungen am M. gluteus medius.

Beim Vergleich zwischen den langsam (Typ 1) und schnell (Typ 2) kontrahierenden Fasertypen konnten folgende Feststellungen gemacht werden (STRAUB 1981, HOPPELER et al. 1983, HODGSON 1987).

- Typ 1- Fasern besitzen eine hohe Konzentration der Enzyme des Krebs- Zyklus und des Elektronentransportsystems in den Mitochondrien.
- Typ 1- Fasern sind reich an Mitochondrien
- Typ 1- Fasern weisen eine geringere Konzentration der glykolytischen Enzyme auf.
- Schnell kontrahierende- hoch oxidative Fasern (Typ 2A) weisen einen hohen Sauerstoffverbrauch auf und sind reich an Mitochondrien. Im Gegensatz dazu besitzen die Typ 2B- Fasern eine geringere Anzahl der Mitochondrien.
- Es besteht eine negative Korrelation zwischen der Querschnittsfläche und dem Mitochondriengehalt einer Muskelzelle.
- Alle Fasertypen reagieren auf das Training mit einer Erhöhung des mitochondrialen Proteingehalts.

Einige Merkmale der Muskelfasertypen wurden in Tabelle A zusammengefaßt.

Tabelle A

Einige Merkmale der Muskelfasertypen

Fasertyp (Bezeichnungen)	Typ 1	Typ 2A	Typ 2B
	STO	FTO	FTG
	rot	intermediär	weiß
Größe	klein	mittel	groß
Sarkoplasma	viel		wenig
Mitochondrien	zahlreich	zahlreich	wenig
sarkoplasmatisches Retikulum	wenig	wenig	viel
Z-Linie	dick		dünn
Fetteinlagerungen	viel	mittel	wenig
Glykogen	variabel		viel
Cytochrome	viel	mittel od. wenig	wenig
Myoglobin	viel		wenig
Laktat	wenig		viel
oxidative Enzymaktivität	hoch	mäßig	niedrig
glykolytische Enzymaktivität	niedrig	variabel	hoch
myofibrilläre ATP-ase Aktivität (abhängig von der Tierart)	niedrig	variabel	hoch
Glykogensynthetaseaktivität	hoch	mäßig	niedrig
Blutversorgung (Kapillar / Faser- Verhältnis)	hoch		niedrig
Kontraktionsgeschwindigkeit (abhängig von der ATP-ase-Aktivität)	niedrig	variabel	hoch

nach: BRENDA et al. 1976, EISENBERG u. KUDA 1976, SNOW u. GUY 1976, PRINCE et al. 1981, HODGSON, 1987

2.1.4 Die Untersuchungen zur Bestimmung der prozentualen Verteilung der Muskelfasertypen und deren Beeinflussung durch verschiedene Faktoren

Die Einflüsse von der Rassezugehörigkeit, dem Wachstum (STRAUB et al. 1982, HENCKEL 1983a, RIVERO et al. 1989), Geschlecht (RIVERO et al. 1993b), der Entnahmestelle am Muskel und des Trainings auf die Muskelfaserkomposition wurden bisher im Rahmen verschiedener Studien untersucht.

2.1.4.1 Allgemeiner Fasertypenanteil im *M. gluteus medius* beim Pferd

Der unter Berücksichtigung seiner Repräsentanz für die aktive Muskelfunktion, seiner Fasertypenkomposition sowie aus Sicherheitsaspekten von uns für die nachfolgenden Muskeluntersuchungen ausgewählte *M. gluteus medius* ist der stärkste Strecker des Hüftgelenkes sowie Rückwärts- und Auswärtsführer der ganzen Gliedmaße, dessen Kraftentfaltung im Stützbein vor allem in einer Schubwirkung auf den Rumpf nach vorne zur Geltung kommt. Er läßt sich in eine oberflächliche und eine tiefe Portion aufteilen (NICKEL u. SCHUMMER 1992).

BRUCE u. SCHURG (1990) stellte fest, daß der *M. gluteus medius* des Pferdes ein komplexer Muskel mit dorsalem und ventralem Anteil ist. GUSTAVSSON et al. (1983) stellten fest, daß es kein Unterschied zwischen der linken und rechten Seite des *M. gluteus medius* bezüglich der Verteilung der Muskelfasertypen bestand. Jedoch befand sich ein geringerer prozentualer Anteil der Typ 2C- Fasern im *M. gluteus medius*.

Die Ergebnisse einer vorliegenden Studie von RIVERO et al. (1993c, d) wiesen in den dorsalen und ventralen Anteilen des *M. gluteus medius* ein ähnliches Verteilungsmuster von histochemisch determinierten Muskelfasertypen nach. Der Gehalt an bestimmten Muskelfasertypen variierte nicht in der gleichen Schicht des Muskels. Jedoch nahmen Typ-1 Muskelfasern in den tiefen Bereichen des Muskels signifikant zu. Die von RIVERO (1993c, d) gemachte Feststellung stimmt mit den Befunden von BRUCE und TUREK (1985), RAUB et al. (1985) überein.

Die Ergebnisse einer Untersuchung von ARMSTRONG et al. (1992) stellten die histochemische Muskelfaserzusammensetzung im *M. gluteus medius* beim Pferd dar. Diese Ergebnisse stützen den Schluß, daß die Verteilungsmuster der Muskelfasertypen in Abhängigkeit zur Muskeltiefe variieren.

Tab. B: Tabellarische Übersicht über die prozentuale Verteilung der Muskelfasertypen in Abhängigkeit zur Muskeltiefe im M. gluteus medius (nach ARMSTRONG et al., 1992)

	Typ 1 (%)	Typ 2A (%)	Typ 2B (%)	Typ 2C (%)
oberflächlich	13.00	48.67	38.33	0.00
tief	32.67	44.0	21.00	2.33

Tab. C: Tabellarische Darstellung der morphometrischen Daten des M. gluteus medius beim Pferd (nach HOPPELER et al., 1987)

M. gluteus medius	oberflächlich	tief
- Mitochondrienvolumenanteil (%)	6.64	8.97
- Kapillardichte (mm ²)	1102	1056
- Myofibrillenvolumenanteil (%)	72,29	73,90
- Muskelfaserquerschnittsfläche (µm ²)	1943	2443

2.1.4.2 Effekt des Wachstums auf die Muskelfasertypenverteilung

Ergebnisse der am M. gluteus medius beim Pferd durchgeführten Studien von HENCKEL (1983), CUTMORE et al. (1985) und von RIVERO et al. (1993b) brachten den Beweis, daß sich mit dem Alter des Pferdes der prozentuale Anteil der Typ 1 Fasern vermehrt und sich der prozentuale Anteil der Typ 2B Fasern vermindert.

THORNTON u. TAYLOR (1983) fanden einen prozentualen Anteil der langsam kontrahierenden Fasern bei zwei - fünf Wochen alten Fohlen in einer Größenordnung von 15 %. Diese war im Vergleich zu den bei den älteren Pferden erhaltenen Werten erniedrigt (LINDHOLM et al., 1974, 24 % Typ 1- Fasern; TAYLOR u. BRASSARD, 1981, 27 % Typ 1- Fasern) und nahezu gleich wie die im M. gluteus medius bei 2- monatigen Fohlen (ESSEN et al., 1980, 17 % Typ 1- Fasern), bei älteren Pferde der Rasse Araber (14,4 %) und bei Vollblutpferden (12,5 %) (SNOW u. GUY, 1980) gemessenen Werte.

GUSTAVSSON et al., (1983) führten ihre Studie zur Bestimmung der alters- und trainingsbedingten Skelettmuskelveränderungen, die bei der Beurteilung der Zunahme der oxidativen Kapazität der arbeitenden Muskulatur berücksichtigt werden müssen, mit Hilfe der histochemischen Parameter an einer aus trainierten und einer aus untrainierten Fohlen bestehenden Gruppen durch. Sie fanden eine durch das Alter und das Training bedingte Zunahme der Ratio der Typ 2A- Fasern zu den Typ 2B- Fasern, eine Vergrößerung der Faserquerschnittsfläche aller Fasertypen (um 30 - 70 %) sowie einen Aktivitätsanstieg des oxidativen Enzyms Citratsynthase (nur bei trainierten Pferden), das in die Ultrastrukturen der Mitochondrien integriert ist. Die von von ihnen am M. gluteus medius und M. semitendinosus in 5 und 10 monatigen Abständen durchgeführten Untersuchungen brachten außerdem den Beweis, daß sich die Aktivität des glykolytischen Enzyms Laktatdehydrogenase vermindert. Es wurde hier keine signifikante Veränderung der Relation der Typ 1- Fasern zu den Typ 2- Fasern festgestellt.

STRAUB (1981) fand keine durch das Alter bedingte Veränderung des Typ 1 - Typ 2- Quotienten im M. semitendinosus des Pferdes.

HENCKEL (1983) stellte fest, daß die Querschnittsfläche im Alter zunehmen kann. Bei den untersuchten untrainierten zweijährigen und dreijährigen Pferden wurde eine altersbedingte Erhöhung der durchschnittlichen Faserfläche im M. gluteus medius (31 %) beobachtet. Bei den zwei- und dreijährigen Probanden fand er keine Unterschiede zwischen der Verteilung der relativen Fasertypen und zwischen dem Verhältnis der Kapillaren pro Faser.

In einer anderen Studie stellte HENCKEL (1983a) an in siebenmonatigem Abstand aus dem M. gluteus medius entnommenen Proben eine Erhöhung des Typ 2A- Faseranteils von 19,00 % auf 34,30 %, eine Verminderung des Anteils der Typ 2B Fasern von 75,20 % auf 57,89 % und eine altersbedingte Kapillarproliferation in allen Fasertypen bei englischen Vollblutpferden fest.

Im Gegensatz zu den obengenannten Untersuchungen fanden BECHTEL u. KLINE (1987) geringfügige Veränderungen der prozentualen Anteile der Muskelfasertypen abhängig vom Alter des Pferdes im M. gluteus medius.

2.1.4.3 Effekt der Rassezugehörigkeit auf die Muskelfasertypenverteilung

SNOW u. GUY (1980) untersuchten den Einfluß der Rassenzugehörigkeit auf die prozentualen Anteile der Muskelfasertypen und die Muskelfaserzusammensetzung der Körpermuskulatur. Sie stellten fest, daß der Fasertypenanteil sowohl innerhalb des Skelettmuskels als auch innerhalb der Spezies von Rasse zu Rasse unterschiedlich ist. Sie fanden einen hohen Prozentsatz der Typ 2B- Fasern und Typ 2A- Fasern im M. gluteus medius bei dem Quarterhorse, gefolgt von den Vollblut- und Araberpferden, Shetland Ponys und Ponys.

BECHTEL u. KLINE (1987) bestätigten den Einfluß der Rassenzugehörigkeit auf die prozentuale Verteilung der Muskelfasertypen bei Pferden. Hiermit übereinstimmend fanden BECHTEL u. KLINE (1987) einen höheren prozentualen Anteil der Typ 2B-, einen niedrigeren Anteil der Typ 2A- und Typ 1- Fasern bei Quarterhorse als bei anderen. STRAUB (1981) bestätigt diese Feststellungen nach seinen Untersuchungen am M. semitendinosus des Pferdes. Er beschrieb (1981), daß die Skelettmuskeln ihrer Funktion entsprechend, verschiedene Fasertypen zu bilden vermögen und diese in einem Mosaik zusammenstellen, welches ihre Funktion optimal und energiesparend gewährleistet. Diese Feststellung stimmt mit den von BROWN et al., (1976) an Ratten festgestellten Ergebnissen überein.

Die Resultate der von RIVERO (1993 b) bei Andalusiern, Anglo- Normannen und Arabern am M. gluteus medius durchgeführten Studie zeigten, daß die prozentualen Anteilen der Muskelfasertypen von der Rasse abhängig sind. Die Anglo- Normannen wiesen einen höheren Anteil der Typ 2A-Fasern im Vergleich zu den anderen Rassen auf. Es wurden signifikante Unterschiede zwischen den Anteilen der Typ 1- und Typ 2- Fasern festgestellt. Im Gegensatz dazu waren die Unterschiede der Typ 2B- Fasernanteile bei den untersuchten Rassen statistisch nicht signifikant.

2.1.4.4 Effekt des Trainings auf den kontraktilem Apparat der Muskulatur und auf die prozentuale Verteilung der Muskelfasertypen

Die morphologisch nachweisbaren Adaptationvorgänge der Muskelfasern hängen von der Art, der Dauer und der Intensität der Belastung ab (GOLLNICK et al. 1986; SNOW u. VOGEL 1987).

Laut Literaturangaben kann das Training die prozentuale Verteilung der Fasertypen je nach Trainingsart beeinflussen (STRAUB, 1981; HENCKEL, 1983a).

Intensive Belastung wirkt sich besonders auf die schnell kontrahierenden glykolytischen Typ 2B- Fasern durch Erhöhung der mitochondrialen und myofibrillären Proteine und der verbesserten Abgabe bzw. Aufnahme der für die Muskelkontraktion bedeutsamen Ca-Ionen (SALTIN, 1973; PIEPER et al., 1977) aus.

Bei einer kurz dauernden Anstrengung und wachsender Belastungsintensität wird die Energie vorwiegend aus den Kreatinphosphatspeichern der Muskelzellen und aus der anaeroben Glykolyse bezogen. Die dabei eingegangene O₂-Schuld kann im Anschluß an die erbrachte Leistung kompensiert werden (GYSIN et al., 1987).

Bei lang andauernden, geringeren Belastungsintensitäten wird die benötigte Energie überwiegend aus dem oxydativen Stoffwechsel der Mitochondrien gewonnen.

Beim Training mit Belastungsphasen von 1-3 Minuten Dauer und hoher Intensität nehmen sowohl die glykolytischen als auch die oxydativen Enzyme zu, wobei je nach Intensität und Dauer die eine oder andere Anpassung überwiegt; die Glykolyse vermag bei diesen Belastungen bis zu 80 % der notwendigen Energie bereitzustellen (KEUL et al., 1969). Die Zunahme der Glykogenspeicher und der glykolytischen Enzyme wird zur verbesserten Bewältigung dieser Belastungsformen erforderlich sein. Im Gefolge eines Intervalltrainings wurde eine Zunahme der Faserquerschnittsfläche und des Mitochondrienvolumenanteils ermittelt. Nach Aussagen von JAKOWLEW (1978) wurde infolge intensiven Trainings ein Zusammenhang zwischen der vergrößerten Faserquerschnittsfläche und einer erhöhten Kontraktionsgeschwindigkeit festgestellt.

Im Gegensatz dazu erfolgen Faserdickenveränderungen nach extensiver Belastung in geringerem Maße.

Alle Anpassungen für eine Erhöhung des Energieumsatzes können nur dann genutzt werden, wenn auch der kontraktile Apparat die vermehrt bereitgestellte Energie in mechanische Arbeit umsetzen kann. GOLDSPINK (1964) fand eine erhöhte Myofibrillenanzahl pro Muskelfaser im M. biceps brachii der Maus nach dynamischem

Training. DENNY- BROWN (1964) stellten eine Zunahme der Myofibrillen im trainierten M. soleus bei der Katze fest. Zusätzlich zu einer Aktin- und Myosinvermehrung wurde eine Zunahme des Sarkoplasmas gefunden. GORDON et al. (1967) untersuchten den Einfluß verschiedener Belastungsformen auf den kontraktile Apparat des Skelettmuskels und stellten fest, daß die kurzfristige Kraftarbeit eine Zunahme des Aktin-myosins und einen entsprechenden Kraftzuwachs bewirkten. Dabei kann es zu einer Abnahme des sarkoplasmatischen Proteinanteils kommen. JAKOWLEW (1978) fand einen Zusammenhang zwischen vergrößerter Faserquerschnittfläche und erhöhter Kontraktionsgeschwindigkeit als Folge des intensiven Trainings. Bei langdauernder Muskularbeit wird kein Zuwachs oder gar eine Verminderung des Myofibrillenproteins beobachtet, hingegen eine Zunahme des Sarkoplasmaproteins. Es gibt andererseits auch Befunde von BARNARD et al. (1970), JAMES (1979), die für eine Vergrößerung der langsam kontrahierenden Faserfraktion nach sehr langen Phasen extensiver Arbeit sprechen. TRENDAFILOV u. TANUSCHEV. (1981) zeigten eine lineare Beziehung zwischen der Mitochondriendichte und dem Anteil der oxidativ arbeitenden Muskelfasern.

Die Abhängigkeit der relativen Anteile der Muskelfasertypen vom Training wurde im Rahmen von verschiedenen Studien untersucht.

GUSTAVSSON et al. (1989) untersuchten die Effekte des Trainings und der dazugehörigen Ruhephase auf die Muskulatur. Bei der von ihnen am M. gluteus medius des Pferdes durchgeführten Studie konnte nach intensivem Training ein Anstieg des prozentualen Anteils der Typ 2A -Fasern (von 49 % auf 55 %), der Kapillardichte (von 610 auf 713 cap. / mm²), die Zunahme der Aktivität des Enzyms Citratsynthase und eine Verminderung des prozentualen Anteils der Typ 2B -Fasern (von 30 % auf 23 %) festgestellt werden. Sie bestätigten die durch das Training bedingte Erhöhung der oxidativen Kapazität und der Kapillardichte der Muskelzelle, die in der folgenden Ruheperiode beibehalten wird.

Beim Menschen, die einem Ausdauertraining unterworfen sind, fanden BRODAL u. INGJER (1977) keine signifikante Veränderung der durchschnittlichen Faserfläche im M. quadriceps femoris.

ANDERSEN u. HENRIKSSON (1977a); GREEN et al. (1979); SALTIN, (1977); FOREMANM et al. (1990) stellten fest, daß sich das Verhältnis der Typ 1- Fasern zu den Typ 2- Fasern durch das Ausdauertraining nicht änderte. Dabei beobachteten sie eine durch das Ausdauertraining bedingte Erhöhung der Ratio der Typ 2A- Fasern zu den Typ 2B- Fasern, die sich in der folgenden Ruhephase verminderte.

Beim Pferd fanden LINDHOLM u. PIEHL (1974) eine trainingsabhängige Veränderung des prozentualen Flächenanteils der Fasern im M. gluteus medius. Sie fanden beim trainierten Traber eine Flächenzunahme der Typ 2A- Fasern um 4 %.

Die durch das Intervalltraining bedingte Erhöhung der Faserquerschnittsfläche wurde von TAYLOR u. BRASSARD (1981) bei Halbblutpferden festgestellt. Die Reaktion der Typ 2B- Fasern auf das Intervalltraining war stärker als die der anderen Fasertypen.

Nach achtwöchigem Intervalltrainingsprogramm fanden WILSON et al., (1987) bei Vollblutpferden einen erhöhten prozentualen Anteil der Typ 2A- Fasern.

Tab. D Die von WILSON et al., (1987) gemessenen Daten im M. gluteus medius

Woche	Typ 1 (%)	Typ 2A (%)	Typ 2B (%)
0 vor dem Training	12,4	42,8	44,8
8 nach achtwöchigem Training	11,8	50	38,2
-8 nach achtwöchiger Ruhephase	12,6	46,7	40,7

WILSON et al. (1987)

RONEUS et al. (1992) führten ihre Untersuchungen an einer über 18 Monate systematisch trainierten und einer nicht trainierten Pferdegruppe durch und kamen zu den Ergebnissen, daß die trainierten Pferde im Vergleich zu den untrainierten Pferden einen niedrigeren prozentualen Anteil der Typ 2B- Fasern, einen größeren Anteil der Typ 2A- Fasern und eine höhere Citratsynthaseaktivität (72 mmol / kg / min bei den trainierten Probanden, 47 mmol / kg/ min bei den untrainierten), die für die Beurteilung der oxydativen Kapazität der Muskelzelle repräsentativ ist, aufwiesen.

Tab. E Die von RONEUS et al. (1992) gemessenen Daten

Faserkomposition (%) des M. glutaeus medius	Typ 1 (%)	Typ 2A (%)	Typ 2B (%)
Gruppe T (trainiert)	19	50	31
Gruppe UT (untrainiert)	17	44	39

RONEUS et al., 1992

ANDERSEN u. HENRIKSSON (1977a) bei Menschen und HENCKEL (1983) bei Intervall- und Ausdauertrainingsprogramm unterworfenen Pferden fanden eine trainingsbedingte Erhöhung des prozentualen Anteils der Typ 2A-Fasern, eine Verminderung der Typ 2B-Fasern, jedoch keine signifikante Veränderung der Typ 2C-Fasern. Dabei stellten sie nach achtwöchigem bzw. sechsmonatigem Training eine Vergrößerung der Querschnittsfläche bei allen Fasertypen fest.

Im Gegensatz zu den obengenannten Untersuchungen von HENCKEL (1983) und ANDERSEN u. HENRIKSSON (1977a) fanden LINDHOLM et al. (1983) keine Faserquerschnittsvergrößerung nach einjähriger Rennsaison, aber eine Tendenz zur Erhöhung der Faserfläche der Typ 1- und Typ 2A- Fasern und eine Tendenz zur Abnahme der Faserfläche von Typ 2B- Faser. Gleichzeitig fand er die Erhöhung der Aktivität von CS von 28 auf 60 $\mu\text{mol} / \text{g} / \text{min}$ und von HAD von 14 auf 23 $\mu\text{mol} / \text{g} / \text{min}$. Die Aktivität des glykolytischen Enzym LDH blieb unverändert.

Diese Befunde stimmen mit den Ergebnissen von BRODAL u. INGJER (1977) gut überein. Sie führten ihre Untersuchungen an ausdauertrainierten und untrainierten Personen am M. quadriceps femoris durch. Sie stellten keine signifikante durch das Ausdauertraining bedingte Vergrößerung des Muskelfaserquerschnittes bei den trainierten Probanden fest, jedoch eine Erhöhung der Ratio der Kapillaren pro Faser von 1,77 auf 2,49 sowie einen Anstieg der Anzahl der Kapillaren in jeder Faser von 4,43 auf 5,87.

Auch beim Pferd fanden LINDHOLM et al. (1983) und CUTMORE et al. (1985) eine trainings- und wachstumsabhängige Veränderung des prozentualen Anteils der Muskelfasertypen im M. glutaeus medius. LINDHOLM et al. (1983) fanden bei den

trainierten Trabrennpferden eine Zunahme des prozentualen Anteils der Typ 2A-Fasern von 31 % auf 38% und eine Verminderung des prozentualen Anteils der Typ 2B- Fasern von 56 % auf 49 %. Es konnten keine Unterschiede zwischen dem prozentualen Anteil der Typ 1- Fasern bei 1,5 und 2,5 jährigen Trabrennpferden festgestellt werden. Der prozentuale Anteil der Typ 1- Fasern lag in einer Größenordnung um 12 % in beiden Gruppen. Hiermit übereinstimmend stellte DAVID u. HODGSON (1987) eine durch das Training bedingte Erhöhung des prozentualen Anteils der Typ 2A- Fasern während der Trainingsperiode fest. Gleichzeitig wurde eine unveränderte Anzahl der Kapillaren gefunden.

2.2 Energiebereitstellung in der Muskelzelle als Grundlage für eine

Leistungsfähigkeit

Bei der Beurteilung der körperlichen Leistungsfähigkeit müssen die aeroben und anaeroben Energiebereitstellungswege in der Muskelzelle berücksichtigt werden (WITKE, 1991). Die Art der Energiebereitstellung ist direkt abhängig von der Dauer und der Intensität der Belastungen (GOLLNICK et al. 1986; HODGSON u. ROSE, 1987; SNOW, 1987). Bei den Belastungen, die länger als zwei Minuten dauern, steht die aerobe Energiebereitstellung in der Muskelzelle im Vordergrund (STRAUB et al., 1982).

Die Muskelzelle besitzt Einrichtungen, die sie befähigen, chemische Energie direkt in mechanische Arbeit umzuwandeln. Als direkte und sofort verfügbare Energie für die Muskelkontraktion dient das Adenosintri-phosphat (ATP), das unter Abgabe eines Moleküls Phosphorsäure und eines Teils der Energie in Adenosindiphosphat übergeht. Die dabei freiwerdende Energie wird bei der Muskelkontraktion in mechanische Arbeit und Wärme umgewandelt. Da die ATP-Reserve der Muskelzelle gering ist, muß eine ständige ATP-Restitution erfolgen. Die aeroben und anaeroben Stoffwechselwege ermöglichen die ATP- Wiederherstellung, bei der verschiedene Reaktionen beteiligt sind.

1- Mit Hilfe des Enzyms Kreatinkinase wird das energiereiche Phosphat des Phosphokreatins auf ADP übertragen (s. Schema 3). Es entsteht ein neues ATP. Die

Reaktion ist reversibel; im Muskel ist für die Rückreaktion ein zweites Enzym, ATP-Kreatin-Transphosphorylase, erforderlich (JERUSALEM u. ZIERZ 1991).

CK



←

Die Energie des Kreatinphosphats ist schnell bereitgestellt und sofort verfügbar, aber sie reicht nur 6 - 8 Sekunden bei maximaler Muskelarbeit (HOLLMANN u. HETTINGER, 1990).

2- Durch die anaerobe Glykolyse werden die Kohlenhydrate über Pyruvat zu Laktat abgebaut (s. Schema 3). Dabei wird ein geringerer Teil der Energie freigesetzt (pro mol Glucose 2 mol ATP). Schlüsselenzym dieses Stoffwechselabschnittes ist die Glyceraldehyd-3PO₄-Dehydrogenase.

Im Überschuß vorhandenes Laktat gelangt ins Blut und wird von der Leber zur Glykoneogenese aufgenommen (Cori-Zyklus).

Die Energiegewinnung bei kurz dauernden intensiven Belastungen verläuft in wachsendem Maße anaerob. Die Energie bei dieser Belastungsart wird aus den Kreatinphosphatspeichern (alactazid) und der anaeroben Glykolyse (lactazid) bereitgestellt. Dadurch wirkt sich diese Belastungsart insbesondere auf die schnell kontrahierenden Fasern (Typ 2B) aus. Sie reagieren auf Intervalltrainingsprogramme mit einem Anstieg der myofibrillären und mitochondrialen Proteine und einer Erhöhung der glykolytischen Enzymaktivität (SALOMON et. al., 1983).

Bei den Muskelfaseruntersuchungen wurde eine durch das Intervalltraining bedingte Faserquerschnittvergrößerung und gleichzeitig eine Zunahme des Mitochondrienvolumenanteils, die im nächsten Abschnitt beschrieben werden, festgestellt.

3- Die aerobe Energiebereitstellung, die durch die Rephosphorylierung im Rahmen der Atmungskette in den Mitochondrien erfolgt, führt zu einem Abbau der Brenztraubensäure bzw. Milchsäure bis zu CO₂ + H₂O und zur Freisetzung der gesamten Energie, mit deren Hilfe energiereiche Phosphate gebildet werden (GERLACH, 1967; HORN, 1976).

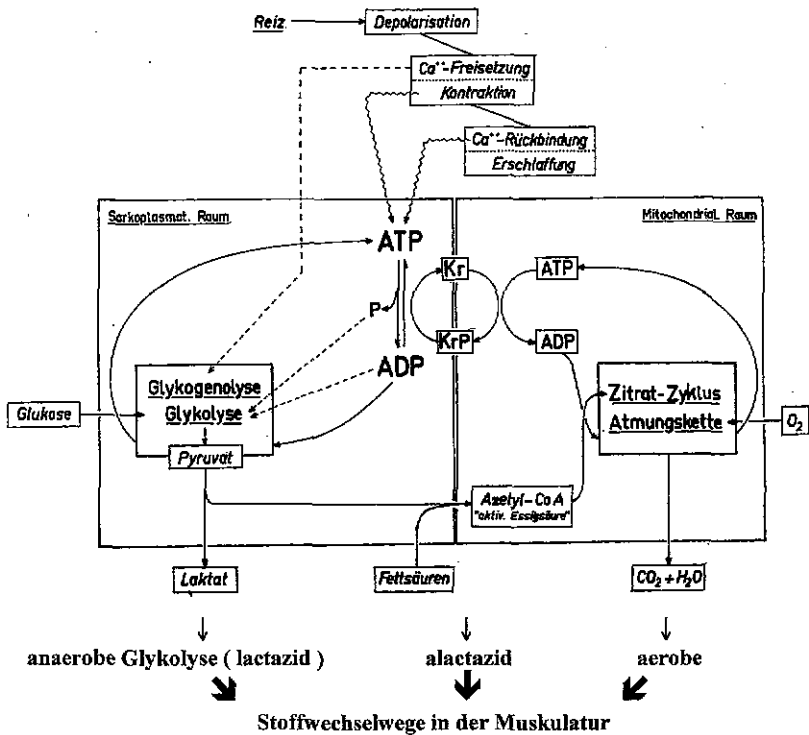
(s. Schema 3)

Diese Art der Energiebereitstellung erlaubt die Arbeit lange Zeit aufrechtzuhalten und ist auf die Sauerstoffaufnahme- und Oxidationskapazität der Muskelzelle angewiesen.

Bei lang dauernden und sinkenden Belastungsintensitäten und genügendem Sauerstoffangebot wird Energie aerob vorwiegend aus der Glykogenolyse, der Glykolyse und der beta-Oxidation freier Fettsäuren bereitgestellt, wobei das Pyruvat in den Citratzyklus eingeschleust wird.

Pyruvatdecarboxylase schleust Pyruvat in den Citratzyklus ein. Wenn das Sauerstoffangebot oder die Oxidationskapazität der Muskelzelle nicht ausreicht, um das Pyruvat in den Citratzyklus abzuführen, wird das Laktat, das das Endprodukt der anaeroben Glykolyse ist, im Körper akkumuliert (GYSIN et al., 1987).

Die Energiebereitstellung in der Muskelzelle wird in Schema 3 dargestellt.



Schema 3: Schematische Darstellung der aeroben und anaeroben Energiebereitstellung in der Muskelzelle nach LYNIS DOHM et al., (1972)

Kr: Kreatin, KrP: Phosphokreatin, ADP: Adenosindiphosphat, ATP: Adenosintriphosphat

Ausdauerleistungsfähigkeit wurde von EHRLEIN et al. (1970) als eine Fähigkeit dargestellt, eine körperliche Arbeit möglichst lange ohne Ermüdung auszuführen.

Ein Ausdauertraining erstrebt bei maximaler Sauerstoffaufnahme eine Steigerung der aeroben Kapazität des Organismus (MILL u. LEHMANN, 1969).

Die aerobe Energiegewinnung wird durch Ausdauertraining verbessert, so daß die anaerob-laktazide Energiegewinnung involviert ist.

Die durch das Ausdauertraining bedingte Erhöhung der oxidativen Kapazität der Skelettmuskulatur wurde im Rahmen verschiedener Untersuchungen sowohl beim Menschen, bei Labortieren als auch beim Pferd festgestellt (BOWERS et al. 1974, JANSSON u. KAISER 1977, SALTIN u. GOLLNICK 1983, HODGSON et al. 1986, NIMMO u. SNOW 1988, WOOD et al. 1988, RIVERO et al. 1993e und 1995).

Die Laktatkonzentrationen im Blut geben wichtige Hinweise auf den momentanen Stoffwechsel der Muskulatur.

Pferde mit geringer aeroben Kapazität haben bei gleicher Belastung eine wesentlich höhere Blutlaktatkonzentration als Pferde mit größerer aerober Kapazität (SNOW u. MACKENZIE 1977; WILSON et al. 1983)

Aus einem Ausdauertraining resultiert eine Erhöhung der Oxidation der Kohlenhydrate und der freien Fettsäuren bzw. der oxidativen Kapazität und eine Abnahme der glykolytischen Kapazität der Muskelzelle (VALBERG, 1987).

Der leistungssteigernde Effekt dieser Trainingsart beruht offenbar auf einer Anpassung des in den Mitochondrien stattfindenden oxidativen Stoffwechsels, wodurch vermehrt Energie bereitgestellt wird.

Zur Beurteilung der aeroben Kapazität der Muskelzelle wurde die Dauerleistungsgrenze von ENGELHART et al. (1973) vorgeschlagen. So stellte er nach seinen Untersuchungen bei Militarypferden fest, daß sich bis zu einer Laufgeschwindigkeit von durchschnittlich 330 m/min die Blutlaktatkonzentrationen gegenüber der Ruhewerten nicht änderten. Im Bereich von 400-700 m/min fand er einen linearen Zusammenhang zwischen dem Logarithmus der Blutlaktatkonzentrationen und der Laufgeschwindigkeit. Zwischen der Blutlaktatkonzentration und der Laufgeschwindigkeit gab es eine gesicherte Abhängigkeit. Aus diesen Beziehungen wurde eine mittlere Dauerleistungsgrenze der Pferde bei einer Laufgeschwindigkeit von 330 m/min oder bei einer Herzschlagfrequenz von 120 Schlägen pro Minuten berechnet.

Dieses bedeutet, daß die Leistungen, die unterhalb dieser Grenzwerte liegen, fast ausschließlich aerob zustande kommen. Diese Befunde wurden von anderen Untersuchern (GYSIN, 1983; STRAUB u. ISLER, 1984) bestätigt. In Bezug auf die Blutlaktatkonzentrationen wird der Grenzwert 4 mmol/l festgelegt.

Dieser Grenzwert bei Pferden stimmt im Vergleich mit dem Grenzwert beim Menschen überein (HOLLMANN, 1963) .

Die Leistungskapazität, die von der Muskelkraft und der für die Muskelkontraktion verfügbaren Energie abhängig ist, ist durch Training beeinflussbar.

Nach den Untersuchungen von HOWALD (1974), HOLLMANN u. HETTINGER (1990) ist beim Menschen bekannt, daß die Sauerstoffaufnahmekapazität für die Energiebereitstellung bei Muskularbeit von mehr als 2 Minuten Dauer in zunehmendem Maße eine Rolle spielt. Sie ist abhängig von Ventilation, Perfusion der Lunge, der Diffusion der Blutgase, der Hämoglobinkonzentration, den Herzminutenvolumen und der zellulären metabolischen Kapazität der Muskulatur.

2.3 Die Beurteilungsmöglichkeiten der oxidativen Kapazität in der Muskelzelle

2.3.1 Mitochondrien als Beurteilungskriterium der oxidativen Kapazität der Muskelzelle

- Mitochondriale Enzyme und die Anordnung und der Volumenanteil

der Mitochondrien in der Muskelzelle bezogen auf die Muskelfasertypen

Mitochondrien sind intrazelluläre Organellen, deren Hauptaufgabe die energieliefernde Oxidation von Metaboliten des Glucose- und Fettsäurestoffwechsels ist. Im Citratcyclus wird der Kohlenstoff der Essigsäure zu CO₂, in der Atmungskette der Wasserstoff unter Beteiligung des Luftsauerstoffs zu H₂O oxidiert. Die Atmungskette ist räumlich und funktionell mit der oxidativen Phosphorylierung, der Bildung von ATP, gekoppelt (GROSS et al., 1989).

Strukturell bestehen Mitochondrien aus zwei Membransystemen, einer äußeren und einer inneren Membran. Die einzelnen mitochondrialen Stoffwechselfunktionen sind in spezifischer Weise in den verschiedenen Kompartimenten lokalisiert. In den als Cristae

bezeichneten Einstülpungen der inneren Membran, die eine große Oberfläche aufweisen, sind verschiedene Enzymsysteme eingebettet, wie z.B. die ATP-Synthase, Succinat-Dehydrogenase und Cytochrom-Oxidase. In der Matrix der Mitochondrien finden sich verschiedene Enzyme, wie z. B. der Pyruvatdehydrogenasekomplex, Citratsynthase, Malatdehydrogenase, die Enzyme der beta- Oxidation (JERUSALEM u. ZIERS, 1991).

Mit Hilfe des Transmissionselektronenmikroskopes wurde die topographische Verteilung der Mitochondrien relativ zu den Kapillaren visualisiert.

Die von HOPPELER et al. (1981) und KAYAR et al. (1988a) am M. masseter, M. cutaneus, M. vastus medialis und M. semitendineus beim Pferd durchgeführten Untersuchungen brachten den Beweis, daß sich die höchste Mitochondrienvolumendichte subsarkolemmal, am Rande der Muskelfasern in der unmittelbaren Nähe der Kapillaren befindet. Zum Zentrum der Fasern hin nahm die Dichte kontinuierlich ab. KAYAR et al. (1988a) beobachteten außerdem, daß dieses charakteristische Verteilungsmuster der Mitochondrien unabhängig vom Muskelfasertyp, der Myoglobinkonzentration einer Muskelzelle und der Aktivität der Enzyme Citratsynthase, 3- OH- acyl- CoA Dehydrogenase und Laktatdehydrogenase ist. HOPPELER et al. (1981) stellten einen höheren Glykogengehalt in den Typ 2B- und Typ 2A- Fasern im Vergleich zu Typ 1- Fasern fest, sowie den höchsten prozentualen Anteil an Mitochondrien in diesem Muskelfasertypen (5-15 %). Diese sind größer im Vergleich zu den sich in den glykolytischen Fasern befindenden Mitochondrien und sie zeigen subsarkolemmale Anhäufungen. Die glykolytischen Fasern, in denen sich meist keine Anhäufung der subsarkolemmalen Mitochondrien befinden, enthalten einen niedrigeren prozentualen (ca. 1%) Anteil des Mitochondrienvolumens.

Die von KAYAR et al. (1988b) am M. semitendinosus am Pferd durchgeführten Untersuchungen stimmen mit den von BRENDA et al. (1976) und HOPPELER et al.

(1981,1983) gemachten Feststellungen überein. Sie stellten dar, daß die Formkomplexität und der Volumenanteil der Mitochondrien in den betreffenden Muskelfasern zunahmen.

In den langsam kontrahierenden oxidativen Fasern (Typ 1) und schnell kontrahierenden oxidativ- glykolytischen Fasern (Typ 2A) mit mehr als 7 % Mitochondrienvolumenanteil formen sich die Mitochondrien zylindrisch an A-Banden und Z- Scheiben mit Ausstülpungen und Querverbindungen auf der Höhe des I-Bandes.

In den Typ 2B Fasern lag der mitochondriale Anteil unter 4 % des Muskelfaservolumens. Die Mitochondrien stellten sich als parallel zu den Myofibrillen angeordnete, einfache, zylindrische Sphaeroide dar.

Zur Bestimmung des Mitochondrienvolumenanteils bezogen auf die Fasertypen führten HOPPELER et al. (1983) ihre Untersuchungen im *M. semitendinosus* beim Pferd durch. Sie fanden den höchsten Mitochondrienvolumenanteil in den Typ 2A- Fasern (6,7 %), gefolgt von Typ 2C- Fasern (6,5 %), Typ 1 (5,6 %), Typ 2B oxidativ- glykolytisch (3,25 %) und Typ 2B- glykolytisch (0,7 %).

Die Diffusion der Substanzen in die und aus den Mitochondrien ist nicht nur von der Mitochondriendichte, sondern auch von der Verteilung der Mitochondrien innerhalb einer Muskelzelle und vom Verhältnis der Kapillaren zu den Muskelfasern abhängig (MAINWOOD u. RAKUSAN 1982, KAYAR et al. 1986). Muskelfasern mit hoher oxidativer Aktivität weisen höhere Kapillarisation im Vergleich zu den glykolytischen Fasern auf.

Zur Bestimmung der mitochondrialen Anordnung und der Kapazität des Transportes und des Verbrauches von Sauerstoff der Muskelzelle führten HOPPELER et al. (1981) ihre Untersuchungen an den Mitochondrien und den Kapillaren der verschiedenen Skelettmuskeln bei *Connochaetes taurinus* und *Madoqua kirkii* durch. Sie fanden einen regionalen Unterschied der Mitochondrien- und Kapillardichte im *M. semitendinosus*, aber nicht im *M. longissimus dorsi* und im *M. diaphragmaticus*. Sie fanden die höchste Dichte der Mitochondrien (10-12 %) und höchste Kapillarisation im *M. diaphragmaticus*. Dies deutete darauf hin, daß ein Zusammenhang zwischen der Aktivität eines Muskels, seinem Mitochondrienvolumenanteil und seinem oxidativen Enzymgehalt besteht. Weiterhin zeigt sich eine positive Korrelation zwischen dem Mitochondriengehalt einer Muskelfaser und

der Kapillaranzahl. PAUL beobachtete im Jahre 1952 im Brustmuskel des nichtfliegenden Küken einen geringen Mitochondriengehalt. Dagegen ist der Brustmuskel von Tauben mitochondrienreich.

- Untersuchungen an den Mitochondrien zur Bestimmung der oxidativen

Kapazität der Muskelzelle:

Der Mitochondrienvolumenanteil in der Muskelzelle stellt tatsächlich ein Maß der oxidativen Kapazität dar. Sowohl beim Training (HOPPELER et al., 1973; BYLUND et al., 1977) als auch beim Vergleich zwischen Probanden (MATHIEU et al., 1981; WEISHAUPT, 1992) mit unterschiedlichen Körpermaßen, stellt die Morphometrie der Mitochondrien ein Maß für die Bewertung der oxidativen Kapazität der Muskelzelle dar. Die durch körperliches Training induzierten Anpassungserscheinungen der für die aerobe Stoffwechselleistung der Muskelzelle verantwortlichen Mitochondrien können quantitativ analysiert werden.

Die Auswirkungen des Trainings auf die Stoffwechselleistungen der Zelle lassen sich auch morphologisch nachweisen. Neben einer Hypertrophie der Muskelzelle tritt eine Zunahme der Mitochondriengröße ein (HOLLOSZY, 1967; GOLLNICK u. KING, 1969), so daß die oxidative Leistung der Zellen pro Einheit Muskelgewebe erhöht wird. Dadurch wird der Diffusionsweg für die energieliefernden Substrate, insbesondere für den Sauerstoff, verkürzt. Dadurch kann in höherem Ausmaß Energie oxydativ bereitgestellt werden.

KRAUS u. KIRSTEN (1969) beobachteten eine deutliche Vermehrung von Zahl und Cristaagehalt der Mitochondrien bei trainierten Ratten. GOLLNICK u. KING (1969) fand eine Erhöhung der Anzahl der Mitochondrien pro Fläche und der Dichte der Cristastrukturen der Mitochondrien bei den einem Schwimm- und Renntraining unterworfenen Ratten. HOLLOSZY (1967) berichtet über eine durch das Renntraining bedingte Erhöhung des maximalen Sauerstoffverbrauchs, der Aktivität der mitochondrialen Enzyme und der totalen Proteine der Mitochondrien in der Skelettmuskulatur bei Ratten. Die von HOLLOSZY (1967) gemachten Feststellungen

bestätigten KRAUS u. KIRSTEN (1969) nach ihren Untersuchungen an der Ratte. Sie konnten nach mehrwöchigem intensiven Schwimm- bzw. Lauftraining eine Zunahme des Mitochondrienproteingehaltes, des Cytochromgehalts, der Aktivitätsgehalte der strukturgebundenen mitochondrialen Enzyme (Glyzerin-1- phosphat-Oxydase, Succinatdehydrogenase) und eine erhöhte Oxydationskapazität für Pyruvat (um das Doppelte) in der Hinterbeinmuskulatur bei trainierten Ratten im Vergleich zu untrainierten Kontrolltieren finden.

Diese Befunde wurden so interpretiert, daß der Aktivitätsanstieg der Atmungsenzyme auf eine de-novo Synthese von Enzymprotein zurückzuführen ist. Aus der Zunahme der oxidativen Aktivität resultiert somit für den trainierten Muskel eine vermehrte Kapazität zur Bildung von energiereichen Phosphaten. Außerdem beobachteten sie in elektronenmikroskopisch untersuchten Schnitten von trainierten Muskeln eine deutliche Vermehrung der Anzahl und Cristaegehalt der Mitochondrien.

Untersuchungen am Menschen zeigten, daß gut trainierte Probanden im Vergleich zu untrainierten Probanden signifikant mehr interfibrilläre und subsarkolemmale Mitochondrien aufweisen. Außerdem sind eine Vergrößerung der Mitochondrienoberfläche und der Cristae festzustellen. In einer Studie von HOWALD et al. (1975) wurden diese Beobachtungen bei gut trainierten Läufern bestätigt.

KIESSLING et al. (1971) beobachteten eine Erhöhung der Mitochondriendichte bei ausdauertrainierten Menschen. MORGEN et al. (1971) fanden in Übereinstimmung die Erhöhung des Mitochondrienvolumenanteils von 3,42 % auf 5,31 % in der Skelettmuskulatur bei ausdauertrainierten Athleten.

HOPPELER et al. (1973) stellten in Übereinstimmung Unterschiede in dem Volumenanteil der Mitochondrien zwischen trainierten und untrainierten *M. vastus lateralis* bei männlichen Probanden fest. Gleichzeitig wurde ein eindeutiger Unterschied des Mitochondrienvolumenanteils zwischen Frauen und Männern festgestellt.

Die von HOPPELER et al. (1973) am *M. vastus lateralis* beim Menschen durchgeführten Untersuchungen weisen darauf hin, daß die trainierten Männer einen höheren maximalen Sauerstoffverbrauch sowie einen höheren Anteil von interfibrillären und subsarkolemmlen Mitochondrien besaßen, als untrainierte Männer und Frauen. In dieser Studie war die Fläche der zentralen Mitochondrien bei den Trainierten um das 1,28 Fache höher als bei untrainierten Männern und um das 1,35 Fache höher als bei Frauen. Außerdem fanden sie bei den Trainierten ein höheres Verhältnis der zentralen Mitochondrien zu den Myofibrillen und eine höhere Fläche der Cristae der Mitochondrien im Vergleich zu den anderen untersuchten Gruppen. Sie stellten eine signifikante Korrelation zwischen dem maximalen Sauerstoffverbrauch und der Volumendichte der zentralen Mitochondrien und der Fläche der Cristae mitochondriales fest. Dies wurde so gedeutet, daß der maximale Sauerstoffverbrauch ($V_{O_2 \text{ max.}}$) nicht nur von der Transportkapazität sondern auch von der oxidativen Kapazität der Mitochondrien abhängig ist. Zudem wurden keine geschlechts- oder trainingsabhängigen Unterschiede bezüglich der Fläche des sarkoplasmatischen Retikulums in den untersuchten Gruppen festgestellt.

Die von KAYAR et al. (1989) zur Bestimmung der Mitochondrienvolumendichte in Bezug zur oxidativen Kapazität an den anatomisch gut definierbaren Muskeln, *M. vastus medialis*, *M. semitendinosus*, *M. cutaneus thoracicus*, *M. masseter*, *M. diaphragmaticus* des Pferdes und des Stieres durchgeführten Untersuchungen brachten den Beweis, daß ein bestimmter Volumenanteil der Mitochondrien mit einer konstanten Rate Sauerstoff verbraucht. Der Sauerstoffverbrauch der Mitochondrien pro Kubikzentimeter Skelettmuskulatur betrug sowohl für Pferde als auch für Stiere 4,5 ml O_2 / Minute. Diese Ergebnisse stimmen mit den von HOPPELER et al. (1984) an trainierten und nicht trainierten europäischen Waldmäusen gut überein. Sie fanden einen konstanten Sauerstoffverbrauch der Mitochondrien in einer Größenordnung von 4,9 ml O_2 / min / cm³ in beiden Gruppen.

STRAUB et al. (1975) und STRAUB (1981) führten ihre Untersuchungen am *M. semitendinosus* des Pferdes durch und stellten fest, daß trainierte Pferde einen höheren Mitochondrienvolumenanteil aufwiesen, als die untrainierten Probanden.

Er beobachtete im Muskel der trainierten Pferde einen deutlich höheren Volumenanteil der interfibrillären Mitochondrien im Vergleich zu den untrainierten Probanden und er fand keine vom Trainingszustand abhängigen Unterschiede der übrigen

Zellstrukturen, wie z. B. die Myofibrillen. Weiterhin stellte er fest, daß das Verhältnis der Mitochondrien zu den Myofibrillen beim trainierten Pferd im Vergleich zum untrainierten zugunsten der Mitochondrien verschoben war. Entsprechend fand er die Erhöhung der Aktivität der in den Mitochondrien befindlichen und am aeroben Stoffwechsel beteiligten Enzyme (MDH, SDH) bei gut trainierten Pferden.

Diese Ergebnisse stimmen mit den von GYSIN (1983) beim Pferd erhobenen Ergebnissen überein. Sie fand eine durch das Intervalltraining bedingte Anteilvergrößerung der Mitochondrien um beinahe das Doppelte. In der Gruppe der jüngeren Pferde konnte eine negative Korrelation zwischen der Erhöhung des Mitochondrienvolumenanteils und dem durch das Training induzierten Abfall der La_{550} (die bei einer Laufgeschwindigkeit von 550 m / min im Blut bestimmte Laktatkonzentration) festgestellt werden. Weiterhin beobachtete sie, daß Typ 1- und Typ 2A-Fasern mit einer Zunahme des Mitochondrienvolumenanteils am deutlichsten auf das Training reagierten. Sie berechneten eine Vergrößerung der Querschnittsfläche um 220 % bei Typ 1- und um 11 % bei Typ 2A-Fasern sowie eine Abnahme der Querschnittsfläche um 15 % bei Typ 2B- Fasern. Zur Bewertung der Ausdauerleistungskapazität des Pferdes stellten STRAUB et al. (1983) die Morphometrie der Mitochondrien in der Muskelzelle und die Messungen der Aktivität der oxidativen Enzyme als geeignete Untersuchungsmethode dar. Sie fanden eine Erhöhung des Mitochondrienvolumenanteils im M. semitendinosus und einen Anstieg der Aktivität der Enzyme Malatdehydrogenase und $GA - 3PO_4 - Dehydrogenase$ nach vierwöchigem Intervalltraining bei Pferden. Außerdem stellten sie eine negative Korrelation zwischen der Zunahme des Mitochondrienvolumenanteils und dem trainingsbedingten Abfall der Blutlaktatkonzentration fest. Wiederum beobachteten sie keine wesentlichen intrazellulären Fettreserven (0,05 % des Volumens der Lipide pro Einheit des Muskelfaservolumens im M. semitendinosus). Diese Befunde deuten darauf hin, daß beim Pferd die Energiebereitstellung eher aus der Glykolyse als aus dem Lipidstoffwechsel erfolgt. Nach Aussagen von LINDHOLM et al. (1974); SNOW u. GUY

(1979); SNOW (1980) und ist der Pferdemuskel im Vergleich zu anderen Spezies reich an Glykogenreserven.

2.3.2 Beurteilung der oxidativen Kapazität der Muskelzelle mit Hilfe der biochemischen Parameter

Im Rahmen von verschiedenen Studien zur Bestimmung der oxidativen Kapazität der Muskelzelle wurden die oben genannten mitochondrialen Enzyme, die Malat-Dehydrogenase (mitochondriales und extramitochondriales Vorkommen) und die

Succinat-Dehydrogenase aus dem Zitronensäurezyklus und 3-Hydroxyacyl-CoA-Dehydrogenase aus der β -Oxidation der freien Fettsäuren untersucht. Die Aktivitäten der Enzyme des Zitratzyklus und der Atmungskette ändern sich durch das Ausdauertraining (GOLLNICK et al., 1971 und 1972; STRAUB, 1981). Die aus dem anaeroben Stoffwechsel der Muskelzelle untersuchten Enzyme sind die Laktatdehydrogenase und Glyceraldehyd-3-Phosphat-Dehydrogenase. Die Laktatdehydrogenase baut aus der Glykolyse stammende Milchsäure ab und interveniert vor allem im Bereich des anaeroben Muskelstoffwechsels.

Nach HOWALD (1974) ist bekannt, daß bei den Belastungen, die länger als zwei Minuten dauern, die aerobe Energiebereitstellung und somit die oxidativen Prozesse in der Muskelfaser im Vordergrund stehen. Bei Training auf Ausdauer muß im wesentlichen die oxydative Kapazität der Zelle erhöht werden (HOLLOSZY et al., 1970; BARNARD et al., 1970; SALTIN et al., 1976), da bei lang dauernden Belastungen mit geringeren Intensitäten der Energiebedarf überwiegend durch Oxydationsvorgänge bestritten wird. Auf derartige Belastungen reagieren die oxidativen schnell und langsam kontrahierenden Muskelfasern mit einer Erhöhung der oxidativen Energiegewinnung, während sich die glykolytische Kapazität der Muskelzelle nicht oder geringfügig ändert (GUY u. SNOW, 1977; SNOW u. GUY, 1979; NIMMO et al., 1982; LINDHOLM et al., 1983). Die Zunahme der oxidativen Kapazität ermöglicht einen erhöhten Abbau der Endprodukte der Glykolyse, so daß weniger Pyruvat bzw. Laktat entsteht. HOLLOSZY (1967) nimmt an, daß der Energieumsatz in der Muskelzelle nicht durch die Sauerstoffaufnahme, sondern

durch die Fähigkeit, Pyruvat zu oxydieren, limitiert wird. Der oxidative Abbau des Pyruvats erfolgt über den Pyruvatdehydrogenase-komplex. Das aus der Glykolyse stammende Pyruvat gelangt in die Mitochondrien. Durch das Multienzymsystem des Pyruvatdehydrogenasekomplexes wird Pyruvat in Acetyl- CoA überführt und in den Zitratzyklus eingeschleust.

Bei den Untersuchungen wurde die durch das Ausdauertraining bedingte Erhöhung der Aktivität der für die oxidative Kapazität verantwortlichen Enzyme, die in die Ultrastruktur der Mitochondrien integriert sind, nachgewiesen (HOLLOSZY et al., 1970 bei der Ratte; BARNARD et al., 1970 beim Meerschweinchen; GOLLNICK et al., 1973 beim Menschen; FOGD JORGENSEN u. JENSEN, 1975 beim Schwein.; HOLLOSZY, 1975 bei der Ratte).

GOLLNICK et al. (1972, 1973) untersuchten den Einfluß des Trainings auf die aerobe und anaerobe Kapazität der Muskelzelle bei männlichen Probanden und sie kamen zu den Ergebnissen, daß das Training eine Erhöhung des maximalen Sauerstoffverbrauchs (13 %) und eine Steigerung der Aktivität des an den Mitochondrien lokalisierten Enzyms der Succinatdehydrogenase und der Phosphofruktokinase im trainierten M. vastus lateralis und M. deltoideus induzierte. Weiterhin stellten sie fest, daß die Typ 1 und Typ 2A Fasern auf das Training mit einer Zunahme ihrer oxidativen Kapazität reagierten, während eine glykolytische Kapazitätserhöhung nur in den schnell kontrahierenden, glykolytischen Fasern (Typ 2B) festzustellen war. In diesen Untersuchungen stellten sie Typ 1- Fasern, die eine hohe oxidative Kapazität aufweisen, als prädominanten Fasertyp bei ausdauertrainierten Menschen fest.

Diese Befunde stimmen mit den Resultaten von GUY u. SNOW (1977) beim Pferd überein. In ihrer zum Nachweis der trainings- und ruhebedingten Veränderungen der Enzymaktivitäten durchgeführten Studie zeigte sich, daß das eingesetzte Training eine Steigerung der aeroben und anaeroben Kapazität der Muskelzelle induzierte. Sie fanden nach einer fünfzehn wöchigen Trainingsperiode eine Erhöhung der Aktivität der von ihnen untersuchten Enzyme (Laktatdehydrogenase, Kreatinphosphokinase, Citratsynthase, Aldolase), die in der folgenden fünfwöchigen Ruhephase wieder fiel und nach zehn Wochen erneut anstieg.

Mit Hilfe der biochemischen Parameter bestätigten STRAUB (1981) im *M. semitendinosus* und (CUTMORE et al. 1985, HODGSON et al. 1986) im *M. gluteus medius* beim Pferd eine Trainingsbedingte Zunahme der oxidativen Kapazität der Muskelzelle. Er fand eine Zunahme der Aktivität der SDH und der MDH bei den trainierten Probanden und CUTMORE et al. (1985) beobachteten eine trainingsbedingte Aktivitätssteigerung der Zitratsynthase.

Diese Ergebnisse einer von HOLLOSZY u. BOOTH., 1976 durchgeführten Studie deuteten darauf hin, daß das Ausdauertraining zu einer Erhöhung der oxydativen Enzymaktivität führte.

GUSTAVSSON et al. (1984) stellte an aus dem *M. gluteus medius* entnommenen Proben die Kohlenhydrate und Lipide als wichtigste energieliefernde Substrate für die Ausdauer des Pferdes dar.

2.3.3 Beurteilung der Versorgungssituation einer Muskelzelle durch die Untersuchungen an den Kapillaren

Die Versorgungssituation einer Muskelzelle ist durch die Untersuchungen der Kapillaren zu beurteilen. Ein weiterer wichtiger Anpassungsfaktor ist die Kapillarisation des trainierten Muskels. Durch verstärkte Kapillarisation können die Sauerstoffdiffusionstrecken in der Skelettmuskulatur verkürzt werden. Bis jetzt wurde im Rahmen von verschiedenen Untersuchungen die durch trainingsbedingte verbesserte Kapillarisation und erhöhte Kapillardichte sowohl bei Pferden als auch bei anderen Spezies bestätigt.

Zur Bestimmung der durch das Schwimmtraining bedingten Veränderungen an den Kapillaren führten ADOLFSSON et al. (1981) die Untersuchungen bei adulten und jungen Ratten durch. Sie stellten eine höhere Kapillardichte bei jungen Tieren nach dem Training im Vergleich zu den älteren Tieren fest. Als Trainingseffekt fanden sie bei den beiden Gruppen eine Zunahme der Ratio der Kapillaren zu den Fasern und eine erhöhte Kapillaranzahl in jeder Faser.

INGJER und BRODAL (1978) führten ihre Untersuchungen an einer untrainierten und einer langzeittrainierten Gruppe von Frauen durch. Es bestand eine positive Korrelation zwischen der Kapillaranzahl und dem Mitochondriengehalt einer Muskelzelle. Sie fanden ein durch das Langzeittraining erhöhtes Verhältnis der Anzahl der Kapillaren je Muskelfaser (1,11 bei Untrainierten; 1,69 bei Trainierten), eine verbesserte Kapillardichte und eine vergrößerte Faserfläche. Zudem stellten sie fest, daß die an Mitochondrien reichen Muskelfasern größer sind, als mitochondrien-arme Fasern. Die Typ 1- Fasern waren im Vergleich zu den Typ 2- Fasern bei Frauen größer (BROOKE u. ENGEL 1969; BROOKE and KAISER 1970). Im Gegensatz dazu wurde von BROOKE u. ENGEL (1969), BROOKE u. KAISER (1970), EDSTRÖM u. EKBLOM (1972) beschrieben, daß die Typ 2- Fasern bei untrainierten Männer größer als die Typ 1- Fasern sind. Dabei sind Typ 1- Fasern bei ausdauertrainierten Männern größer als die Typ 2- Fasern (GOLLNICK et al. 1973; COSTILL et al. 1976).

INGJER (1979) führte die Untersuchungen an einer untrainierten und einer aus Schiläufem bestehenden ausdauertrainierten Gruppe durch und stellte eine verbesserte Kapillarversorgung im M. quadriceps femoris bei den Schiläufem fest.

Die Schiläufer wiesen eine bessere Kapillarisierung in allen Fasertypen, eine höhere Kapillardichte, einen höheren maximalen Sauerstoffverbrauch, einen höheren Anteil der Typ 1- Fasern (68,6 % bei Schiläufem, 39,2 % bei den untrainierten Probanden) sowie eine vergrößerte Faserfläche bei allen Fasertypen auf. Die durchschnittliche Anzahl der Kapillaren je Faser betrug 4,76 bei nicht trainierten, 7,79 bei ausdauertrainierten Probanden. Er untersuchte die Mitochondrien semiquantitativ und fand einen höheren prozentualen Anteil an den mitochondrienreichen Fasern bei Schiläufem. Außerdem stellte er eine durch das Ausdauertraining bedingte Erhöhung des Mitochondriengehaltes der Fasern in allen untersuchten Fasertypen fest. Dieses Ergebnis stimmt mit den Ergebnissen von GOLLNICK et al. (1971), BYLUND et al. (1977) und HOPPELER u. KAYAR (1988) überein. GOLLNICK et al. (1971) bestätigten die durch das Training bedingte Erhöhung der oxidativen Kapazität der Muskelzelle.

HERMANSEN u. WACHTLOVA (1971) führten die morphometrischen Untersuchungen an einer ausdauertrainierten und an einer untrainierten Gruppe durch. Die

ausdauertrainierten Probanden (Männer) wiesen einen höheren Sauerstoffverbrauch, eine höhere Kapillardichte (Kapillaranzahl / pro Muskelfaser) und eine um 30 % vergrößerte Faserfläche im Vergleich zu den untrainierten Probanden auf.

NIMMO (1982) und HENCKEL (1983a) fanden eine erhöhte Anzahl der Kapillaren als Auswirkung des Trainings, die in den Typ 2A-Fasern höher als in den Typ 2B- Fasern war. Diese ist mit der hohen oxidativen Kapazität der Typ 2A-Fasern eng verbunden.

Diese Ergebnisse stimmen mit den Ergebnissen von ANDERSEN et al., (1977b) überein. Er hat die folgenden Feststellungen nach acht wöchigem Training beim Menschen gemacht:

Erhöhung des Sauerstoffverbrauchs in einer Größenordnung von 16 %

Erhöhung der Kapillardichte um 20 %

Erhöhung der durchschnittlichen Faserfläche um 20 %

Vermehrung der Kapillaren im M. quadriceps femoris beim Menschen

Verminderung der prozentualen Anteile der Typ 2B- Fasern

Erhöhung der durchschnittlichen Faserfläche bei allen Fasertypen

Zunahme der Aktivität der SDH und der Cytochromoxydase um 40 %

Bei den vorgelegten Studien von SALTIN et al. (1968) wurde eine signifikante Veränderung der Kapillardichte weder nach einem Ausdauertraining noch nach einer Inaktivitätsperiode festgestellt. HERMANSEN u. WACHTLOVA. (1971) fanden keine signifikante Veränderung der Kapillardichte bei den ausdauertrainierten und untrainierten Männern.

2.4 Entnahmemethode der Muskelbiopsie

Die Muskelnadelbiopsietechnik wurde erstmals von DURCHENNE (1855) bei Menschen durchgeführt, um die morphologischen Veränderungen bei den an Muskeldystrophie erkrankten Patienten zu untersuchen. Jedoch wurden diese Methode in den folgenden Jahren nur wenig angewandt.

Die heute weltweit anerkannte und sowohl beim Menschen als auch beim Pferd (PORRO et al., 1973; EDWARDS et al. 1975; RIVERO et al., 1989 und 1993a; SEWELL et al., 1994; CASTELLANO u. PIANTADOSI, 1994) angewandte, perkutane

Nadelbiopsietechnik ist von BERGSTRÖM (1962, 1975) entwickelt worden. Sie wurden anfänglich zur Bestimmung von Wasser und Elektrolytkonzentrationen und in den folgenden 10 Jahren für die Untersuchungen des Metabolismus von Kohlenhydraten, Lipiden, Mineralien in der normalen und pathologisch veränderten Skelettmuskulatur der Menschen verwendet.

In den 70iger Jahren wurde die Muskelbiopsieentnahme für die Untersuchungen der trainingsbedingten Veränderungen in der Skelettmuskulatur des Menschen nach BERGSTRÖM durchgeführt. Mit dieser Methode kann bis zu 100 mg Muskelgewebe entnommen werden (GUY und SNOW, 1977; HENKEL, 1983; HODGSON 1987; GUSTAVSSON et al., 1989; LOVELL u. ROSE, 1991; SINHA et al., 1991).

BERGSTRÖM (1962, 1975) beschrieb, daß die Entnahme schnell verlief und nur geringe Traumata verursachte. Während und nach der Entnahme verspürten die Probanden kaum Schmerzen. Funktionsstörungen waren an den der Entnahme folgenden Tagen nicht festzustellen. Ein intramuskuläres Hämatom trat nur selten auf und wurde schnell resorbiert. Während der 5000 Biopsieentnahmen wurden nur einmal eine arterielle Blutung chirurgisch behandelt.

Die Biopsieentnahme nach BERGSTRÖM (1962, 1975) hat sich auch beim Pferd als sehr praktikabel erwiesen. Sie ist zur Bestimmung der Leistungskapazität und der trainingsabhängigen Veränderungen an der Skelettmuskulatur von großer Bedeutung (RONEUS u. LINDHOLM, 1991; SEWELL et al., 1994; SERRANO et al., 1996). Die perkutane Muskelbiopsie beim Pferd wurde erstmals von LINDHOLM et al. (1974a) beschrieben. Von LINDHOLM et al. (1974) wurde bei über 2000 Biopsien von normalen Rassepferden keine Komplikationen festgestellt. Dies wurde auch von STRAUB (1981) bestätigt. Er beschrieb, daß die weit über 100 Biopsieentnahmen, die nach der Bergström-Methode durchgeführt worden sind, bei Sportpferden komplikationslos verliefen.

Von EDWARDS et al. (1973) wurden die Muskelbiopsietechnik nach BERGSTRÖM (1962, 1975) als geeignet für licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen dargestellt.

Die perkutane Biopsienadel besteht aus drei Teilen;

- a- ein äußerer, vorne stumpfer Hohlzylinder mit einer Öffnung in der Nähe der Spitze
- b- ein innerer Hohlzylinder mit einem scharfen Ende, der genau in den ersten paßt (zum Abtrennen des in die Öffnung des äußeren hohlzylinders eingedrungenen Muskelgewebes)
- c- eine Sonde (zur Entfernung des Biopsiestücks aus dem inneren Zylinder)

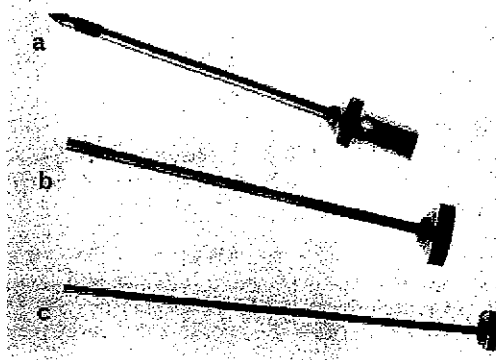


Abb. A Die perkutane Biopsienadel nach BERGSTRÖM (1975).

2.4.1 Prinzip der Wundheilung

Unter einer „Wunde“, versteht man, eine durch traumatische Einwirkungen im weiteren Sinn entstandene Unterbrechung der Gewebekontinuität (Verwundung, Verletzung). Als „Wundheilung“, bezeichnet man die Gesamtheit der Vorgänge, die an der Behebung eines erlittenen Schadens beteiligt sind. Es handelt sich dabei um einen entzündlichen Vorgang, der eine exsudative und proliferative Phase durchläuft, gefolgt um der Regeneration der Epithelien bzw. Parenchymzellen, die in eine Reparatation des erlittenen Schadens münden (COTTIER, 1980).

In den Fällen, in denen der Deffekt so erheblich ist, daß Basalmembran und angrenzendes Gefäßbindegewebe zerstört sind und eine vollständige Regeneration des

Gewebes nicht mehr möglich ist, wird die Heilung solcher Gewebsdefekte durch die Ersatzgewebe vollzogen. Erst tritt Blut in die Wunde aus, das dort gerinnt. Mit diesem Wundverschluß wird unnötiger Blutverlust und ein Eindringen von Entzündungskeimen vermieden. Im Bereich der Wundränder wird das Gewebe nekrotisch.

Zunächst entsteht im Wundbereich Granulationsgewebe, das die Aufgabe hat, den Defekt zu organisieren. Die Bildung des Granulationsgewebes erfolgt Zug um Zug mit dem Abräumen des nekrotischen Gewebes und basiert auf den Mechanismen einer akuten exsudativen Entzündung. Durch die örtlichen Aktivierung des Komplementsystems werden Granulozyten ins Wundgebiet gelockt. Nach 2 Tagen tauchen die Makrophagen im Wundgebiet auf, die neben Phagocytose die Proliferation und Fasersynthese der Fibroblasten (sogenannte Myofibroblasten, die vorwiegend wenig stabiles Kollagen vom Typ III synthetisieren) im Wundgebiet stimulieren. Dieser Vorgang ist am sechsten Tag deutlich ausgeprägt.

Im nächsten Schritt in der Bildung der Granulationsgewebe wachsen die Kapillaren in den Defekt vor. Damit entsteht ein junges kapillarreiches Bindegewebe, das vom Rand her ins Zentrum des Defektes vorwächst und diesen schließlich vollkommen ausfüllt. Während dieser Prozeß noch abläuft, ändert sich die Zusammensetzung dieses Bindegewebes, es bildet sich zu Narbengewebe um. Bindegewebszellen ändern ihren Proliferations- und Funktionsstoffwechsel. Sie wandeln sich in Fibrozyten um, produzieren vorwiegend stabiles Kollagen Typ I und ihre Zahl im Gewebe sinkt und es entsteht ein zell- und kapillararmes, aber faserreiches Bindegewebe (Narbengewebe), welches das ehemalige ortsständige Gewebe im Defektbereich ersetzt.

Weiterhin ist bekannt, daß der Faserreichtum ein Hinweis auf den Ausreifungsgrad des Granulationsgewebes gilt, das somit mit zunehmender Ausfüllung der durch die Wunde gesetzten Lücke zur Narbe wird.

Dabei handelte es sich hier um eine durch die Biopsieentnahme bedingte Muskelwunde. Man wird nach den im vorstehenden Kenntnissen verstehen, daß die Skelettmuskelfasern regenerationsfähig sind und sich vollkommen regenerieren können, wenn nur ihr Plasma und ihre Kerne degeneriert waren. Ist dagegen das Muskelgewebe

besonders Sarkolemm im Ganzen verletzt worden, wie bei einer Wunde, so stellt sich die Kontinuität der Fasern nicht wieder her. Der Defekt bei solchen Muskelwunden wird auf den Wege der Reparation durch Granulationsgewebe geschlossen. Dies ermöglicht eine gute funktionelle Wiederherstellung.

Die durchgetrennten Enden eines Muskelschlauches runden sich durch die Plasmavermehrung; auch vermehren sich die Kerne durch lebhaftes amitotische Teilung und bilden ganze Kernhaufen. Die Muskelknospen sind nicht in der Lage, entstandenes Granulationsgewebe zu durchwachsen. Die beiden Muskelstümpfe bleiben getrennt, es entsteht eine sie verbindende Narbe.

3. EIGENE UNTERSUCHUNGEN

3.1 Material

Es werden insgesamt 13 Pferde für die Muskeluntersuchungen herangezogen. Dabei handelt es sich um sechs Haflinger, bei denen vorwiegend die Muskulatur in Abhängigkeit von den einzelnen Trainingsarten histologisch, elektronenmikroskopisch und morphometrisch untersucht worden.

In dieser Richtung sollte untersucht werden,

- I. ob die 25 minütigen Belastungen bei einer Geschwindigkeit, die bei einem Belastungstest eine Blutlaktatkonzentration um 4 mmol/l hervorruft, die Muskelstruktur von Pferden verändern?
- II. ob die wiederholten Belastungen von 45 Minuten Dauer bei Geschwindigkeiten, die bei einem Belastungstest eine Blutlaktatkonzentration von 1.5 und 2.5 mmol/l hervorrufen, die Muskelstruktur von Pferden verändern, mehr als 25 minütige Belastungen bei Geschwindigkeiten, die im Blut eine Laktatkonzentration von 4 mmol/l hervorruft ?
- III. ob eine 6-wöchige Ruhephase nach einer Trainingsphase mit den oben genannten laktatgesteuerten Belastungen zur Rückbildung der Muskelstruktur von Pferden führt?

Bei weiteren sieben Pferden der Rasse englische Vollblutpferde stand die Frage im Vordergrund, inwieweit eine wiederholte Biopsieentnahme an dem gleichen Muskelbereich zu einer erheblichen Schädigung der Muskulatur führt, so daß die Biopsieproben für die morphologischen und biochemischen Untersuchungen nur bedingt auswertbar sind.

3.1.1 Materialentnahme für die Muskeluntersuchungen bei sechs Haflingern

Es wurden insgesamt sechs zweijährige Pferde der Rasse Haflinger verwendet. Die Pferde waren bisher nur auf der Weide. Keines der Pferde war vorher an Versuchen beteiligt. In **Tabelle F** findet man die Zusammenstellung der Haflinger mit den einzelnen Trainingsperioden bzw. Trainingsarten und das vor Beginn jeder Trainingsperiode festgestellte Körpergewicht der Tiere.

Tab. F Zusammenstellung der Haflinger mit den einzelnen Trainingsperioden und Trainingsarten

Pferd Nr.	Trainingsperiode	Trainingsart	Gewicht (kg)
1	Tp1	V _{La4,0}	427
2	Tp1	V _{La4,0}	416
3	Tp1	V _{La1,5}	473
4	Tp1	V _{La1,5}	424
5	Tp1	V _{La2,5}	389
6	Tp1	V _{La2,5}	417
1	Tp2	V _{La1,5}	431
2	Tp2	V _{La2,5}	424
3	Tp2	V _{La4,0}	464
4	Tp2	V _{La2,5}	417
5	Tp2	V _{La1,5}	406
6	Tp2	V _{La4,0}	402
1	Tp3	V _{La2,5}	428
2	Tp3	V _{La1,5}	426
3	Tp3	V _{La2,5}	465
4	Tp3	V _{La4,0}	395
5	Tp3	V _{La4,0}	407
6	Tp3	V _{La1,5}	405

Tp: Trainingsperiode

V_{La (x)}: Geschwindigkeiten, bei denen für eine bestimmte Distanz oder Dauer der Belastung eine Blutlaktatkonzentration von 1,5 - 2,5 bzw. 4,0 mmol / l erreicht wird.

Die genaue Durchführung des Versuchs wird unter 3.2.1 beschrieben.

Die Untersuchung wurde in einem Haflingergestüt durchgeführt. Die Pferde wurden in Freilaufboxen in der Gruppe gehalten. Die Probanden wurden mit einer den Energie-, Eiweiß-, Mineral-, und Vitaminbedarf deckenden Heu / Mischfutter Ration gefüttert.

Wasser stand ihnen ad libitum zur Verfügung. Das Laufband befand sich in einem überdachten Raum (Versuchsraum).

3.1.2 Materialentnahme für die Muskeluntersuchungen bei englischen

Vollblutpferden mit wiederholter Biopsieentnahme in der gleichen Muskellokalisation

Die Untersuchungen wurden an sieben englischen Vollblutpferden durchgeführt. Diese Pferde wurden einen Monat lang auf das Laufband vorbereitet und absolvierten danach die erste Trainingsperiode. Zu Beginn der Untersuchung im Oktober 1993 waren vier der Pferde zweijährig und zwei dreijährig. Während die Zweijährigen von der Weide kamen und vor der Untersuchung nie trainiert wurden, standen die Dreijährigen vorher schon im Galopptraining und starteten in Rennen.

Die englischen Vollblutpferde waren in einer Halle in 3,00 x 3,00 m Einzelboxen untergebracht. Das durchschnittliche Gewicht der Tiere betrug 455 ± 24 kg. Alle Pferde werden gleich gefüttert. Ihr Leistungsbedarf wurde bei der Fütterung berücksichtigt (WERKMANN et al., 1996).

Alle Trainings- und Testbelastungen fanden auf einem Laufband (Typ Mustang 2200, Fa. Kagra AG, Fahrwagen, CH) statt. Das Laufband kann in einem Geschwindigkeitsbereich von 0 bis ca. 14 m/s stufenlos eingestellt werden. Die Geschwindigkeit wird über ein Rad, das auf dem Laufband läuft, mittels eines digitalen Tachometers unabhängig von der Motorgeschwindigkeit direkt auf 0,1 m/s genau gemessen (Fa. Isler Bioengineering AG, Zürich, CH). Die Steigung des Laufbandes ist ebenfalls stufenlos regelbar. Während der Belastungen wird das Laufband nur zusammen mit einem Gebläse verwendet, das als „ Fahrtwindsimulatur“ wirkt und geschwindigkeitsabhängig den Gegenwind ersetzt.

3. 2 METHODE

3.2.1 Versuchsdurchführung

Nach einer zwei monatigen Vorbereitungsphase, in der sich die Pferde an das Laufband gewöhnen sollten, wurden alle Versuchspferde einem Mehrstufentest unterzogen. Eine Muskelbiopsie wurde entnommen. Der Test wurde durchgeführt, um die individuellen

Kennwerte der Ausdauerleistungsfähigkeit zu bestimmen. Diese wurden von der Blutlaktat- Laufgeschwindigkeits- und der Herzfrequenz- Laufgeschwindigkeits- Beziehung abgeleitet. Die verwendeten Kennwerte der Blutlaktat- Laufgeschwindigkeits- Beziehung sind $V_{La1,5}$, $V_{La2,5}$ und $V_{La4,0}$ (= Geschwindigkeiten, die gelaufen unter bestimmten Bedingungen rechnerisch eine Blutlaktatkonzentration von 1,5, 2,5 bzw. 4,0 mmol / l ergeben). Die Kennwerte der Herzfrequenz-, Laufgeschwindigkeits- Beziehung sind V_{150} und V_{200} (= Geschwindigkeiten, die gelaufen unter bestimmten Bedingungen rechnerisch eine Herzfrequenz von 150 bzw. 200 Schlägen / Minute ergeben). Die Kennwerte der Blutlaktat- Laufgeschwindigkeitsbeziehung wurden zur Charakterisierung der Belastungsgeschwindigkeit der Pferde in den Trainingseinheiten während jeder Trainingsperiode eingesetzt ($V_{La1,5}$ und $V_{La2,5}$ für Belastungen über 45 Minuten Dauer und $V_{La4,0}$ für 25 minütige Belastungen). Da es sich bei dem Versuchsvorhaben um die Beschreibung physiologischer Vorgänge im Pferdeorganismus handelt, müssen die entsprechenden Werte an der originären Spezies erfaßt werden. Ein theoretisches Modell zu diesem Zweck ist nicht bekannt. Vielmehr werden die Einflüsse von Trainingsmaßnahmen beim Pferd entweder mittels Belastungen auf dem Laufband oder auf Galoppbahnen geprüft (PERSSON, 1983; THORNTON, 1985; WILSON et al., 1983; STRAUB u. ISLER, 1984). Das Laufband als Trainingsmittel wird in diesem Versuch bevorzugt, da die Standardisierung des Versuchs optimaler zu gestalten ist als unter Feldbedingungen (THORNTON, 1985).

3. 2.1.1 Testphase:

Die Testphase, die eine Trainings- und eine Ruhephase enthielt, war das eigentliche Kernstück des Versuchs. Sowohl Trainingsphase als auch Ruhephase hatten eine Dauer von jeweils sechs Wochen.

Die Trainingsphase bestand aus 21 Trainingseinheiten, in denen die Pferde jeden zweiten Tag bei der Geschwindigkeit und Dauer der vorgesehenen Belastung liefen.

Die untersuchten Trainingsarten waren:

$V_{La4,0}$ über eine Dauer von 25 Minuten

$V_{La1,5}$ über eine Dauer von 45 Minuten

$V_{La2,5}$ über eine Dauer von 45 Minuten

Zu Beginn und am Ende jeder Trainingsperiode wurde mit den Pferden ein Belastungstest durchgeführt und die Muskelbiopsien entnommen, um Auswirkungen des Trainings zu ermitteln. Die Pferde wurden während einer sechswöchigen Trainingsperiode ausschließlich mit einer der drei Trainingsarten belastet. Im Laufe des Versuchs durchlief jedes Pferd die drei zu prüfenden Trainingsarten.

3. 2.1.2 Durchführung der Belastungstests:

Im Belastungstest lief ein Pferd mehrere Stufen mit steigender Geschwindigkeit fünf Minuten auf einem Laufband bei einer Steigung von 17 %. Zwischen den Stufen gab es jeweils eine Pause von einer Minute. Von Stufe zu Stufe wurde die Geschwindigkeit um 0,28 m / s gesteigert. Ein Test wird beendet, wenn die Blutlaktatkonzentration über 5 mmol / l gestiegen ist.

Aufwärmen:	5 Minuten Schritt und 5 Minuten Trab ohne Steigung
Anzahl der Stufen:	5 bis 7
Dauer jeder Stufe:	5 Minuten
Geschwindigkeit in der ersten Stufe:	2,8 m / s (167 m / min)
Steigerung der Geschwindigkeit: von Stufe zu Stufe	0,28 m / s (16,7 m / min)
Dauer der Pause zwischen den Stufen:	1 Minute
Steigung des Laufbandes:	6 %

3.2.1.3 Durchführung des Trainings

Es sollte jedes Pferd jeden zweiten Tag bei der Geschwindigkeit und Dauer der vorgesehenen Belastung laufen, in der es für die Trainingsperiode trainiert wurde [bei sechs Wochen (42 Tagen) einer Trainingsperiode sind das 21 Tage Training].

Die Reihenfolge der Trainingsarten für jedes Pferd wurde randomisiert, um Effekte der Jahreszeit und des Wachstums auf die Ergebnisse zu verringern und eventuelle Einflüsse einer der Trainingsarten auf die Ergebnisse einer anderen Trainingsart zu vermeiden.

Tab. G Tabellarische Darstellung der Randomisation der Belastungsarten für die einzelnen Pferde

	Pferd 1	Pferd 2	Pferd 3	Pferd 4	Pferd 5	Pferd 6
TP 1	V _{La4,0}	V _{La4,0}	V _{La1,5}	V _{La1,5}	V _{La2,5}	V _{La2,5}
TP 2	V _{La1,5}	V _{La2,5}	V _{La4,0}	V _{La2,5}	V _{La1,5}	V _{La4,0}
TP 3	V _{La2,5}	V _{La1,5}	V _{La2,5}	V _{La4,0}	V _{La4,0}	V _{La1,5}

TP = Trainingsphase (Dauer: 6 Wochen)

Alle sechs Pferde wurden mit drei verschiedenen Belastungsarten trainiert.

In der Belastungsart von V_{La4,0} liefen die Pferde bei einer Geschwindigkeit, die eine Blutlaktatkonzentration um 4 mmol/l hervorruft, über eine Dauer von 25 Minuten.

Bei den Geschwindigkeiten, die um 1,5 und 2,5 mmol/l Blutlaktatkonzentration hervorriefen (V_{La1,5} und V_{La2,5}), liefen die Pferde über eine Dauer von 45 Minuten.

Tab. H Tabellarische Darstellung der Durchführung des Trainingsprogrammes bei Haflingern

DURCHFÜHRUNG DES TRAININGSPROGRAMMES

Versuchsphase	Biopsieentnahme	Bezeichnung der Entnahmezeitpunkte	Zeitraum / Beginn
	Biopsie	(A: vor der Tp 1)	Beginn
Trainingsphase 1			
	Biopsie	(C: nach der Tp 1)	6. Woche
Ruhephase 1			
	Biopsie	(D: vor der Tp 2)	12. Woche
Trainingsphase 2			
	Biopsie	(F: nach der Tp 2)	18. Woche
Ruhephase 2			
	Biopsie	(G: vor der Tp 3)	24. Woche
Trainingsphase 3			
	Biopsie	(I: nach der Tp3)	30. Woche
Ruhephase 3	Biopsie	(K: nach der Rp 3)	36. Woche

*Die Biopsieentnahme erfolgt vor und nach jeder Trainingsphase, sowie am Ende der letzten (K) Ruhephase.

A-C: Tp1, D-F: Tp2, G-I: Tp3

Tp: Trainingsperiode, Rp: Ruheperiode

3.2.2 Entnahme und Präparation der Muskelbiopsien für die licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen

Vor und nach jeder Trainingsphase und nach der 3. Ruhephase wurden die Muskelbiopsien aufgrund der guten Zugänglichkeit, der Repräsentanz für die aktive Muskelfunktion und der Faserkomposition aus dem Musculus glutaeus medius mit Hilfe einer Bergströmnadel aus 6 cm Tiefe entnommen. Die Entnahme selbst verlief unter Lokalanästhesie.

Für die Muskelbiopsie beim Sportpferd ist der *M. gluteus medius* sowie *M. triceps brachii* nach Ergebnissen von SALOMON et. al. (1983) geeignet.

Vor der Biopsieentnahme wurde das Operationsfeld gründlich gereinigt. Zirka 10 Quadratzentimeter wurden rasiert und mit einem Jodpräparat desinfiziert. Danach wurden die Haut und die darunterliegende Faszie mit 2 ml Lidocain 1 % anästhesiert. Im Anschluß daran wurden Haut und Faszie mit einem Skalpell durchtrennt und die Biopsienadel durch die gesetzte Inzision hindurch in den Muskelbauch gestoßen und die Muskelbiopsien (bis zu 100 mg) entnommen.

Nach der Präparation der circa 1x1x1 mm großen Gewebelöcke wurden die Muskelbiopsien für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen in 5%igem cacodylatgepuffertem (500 mmol) Glutaraldehyd (4°, pH 7,2) fixiert. Nach 48 stündiger Immersionfixierung wurden die Gewebelöcke in Cacodylatpuffer (0,1 M) mehrfach gespült und für 2 Stunden in 1 % igem Osmiumtetroxyd (in 0,1 M Cacodylatgepuffer, pH 7,2) nachfixiert. Danach erfolgten mehrmalige Spülungen (4x je 30 Minuten) mit Cacodylatpuffer und einer anschließenden Entwässerung des Gewebes in einer aufsteigenden Alkoholreihe (30 / 50 / 70 / 2X100 %igen Alkohol - 30 Minuten pro Stufe) bis zum 100 %igen. Es folgte eine halbstündige Infiltration in Propylenoxid und Einbettung in Epon 812 Kunstharz. Die Polymerisation wurde in einem Polymerisationsschrank bei 35°C bzw. 45°C für jeweils einen Tag und bei 60°C für drei Tage durchgeführt. Die Kunststofflöckchen wurden mit einem Pyramitom (TM 60, Fa. Reichert-Jung, Nußloch) auf Größe der Gewebeproben zugetrimmt. Anschließend wurden an einem Ultramikrotom (Ultramikrotom OM U3, Fa. Reichert Jung, Nußloch) 0,5-1,0 µm dicke Semidünnschnitte angefertigt, die mit 0,25 %igem Toluidinblau gefärbt wurden.

An toluidinblau-gefärbten Semidünnschnitten dieser Proben wurde die Muskulatur lichtmikroskopisch untersucht. Gleichzeitig dienten diese Schnitte der Vororientierung für die selektive Auswahl geeigneter Lokalisationen für die transmissionselektronenmikroskopischen Präparate, wobei die Muskelfasern im Querschnitt vorliegen mußten. Für diese wurden etwa 70 nm dicke Ultradünnschnitte

mit einem Ultramikrotom (Ultracut E, Fa. Reichert-Jung, Nußloch) hergestellt und auf Kupfernetze (Typ G 200 mesh, Fa. Science-Service, München) gebracht. Die Kontrastierung der Ultradünnschnitte erfolgte mit einem Kontrastierungsgerät (Ultrastainer Fa. LBK Schweden) zunächst für 30 Minuten bei 40°C in einer gesättigten Uranylacetatlösung (Ultrastain 1), anschließend 1,2 Minuten lang in Bleicitratlösung (Ultrastainlösung 2) bei 20°C (REYNOLDS, 1963).

Die elektronenmikroskopische Auswertung der Ultradünnschnitte wurde am Elektronenmikroskop (EM 10C, Fa. Carl Zeiss, Oberkochen) bei einer Spannung um 60 kV durchgeführt.

Von jeder Lokalisation wurden fünf elektronenmikroskopische Aufnahmen bei einer 6300- fachen Endvergrößerung für die Beurteilung der Kapillaren und mit 10.000- facher Endvergrößerung für die morphometrische Auswertung der Mitochondrien und der Myofibrillen angefertigt.

3.2.3 Durchführung der morphometrischen Untersuchungen und statistische Auswertung der Meßergebnisse

Für diese Untersuchungen wurden fünf verschiedene Muskelfasern entnommen, von denen je ein elektronenmikroskopisches Bild erstellt wurden. Die morphometrische Auswertung erfolgt am halbautomatischen Bildanalyseauswertungsgerät ASM 68 K.

Zur Bewertung der möglichen trainingsbedingten Erhöhung der oxidativen Kapazität des Pferdes sind Mitochondrien und die Kapillarisation der Skelettmuskulatur von besonderem Interesse. Der Schwerpunkt der morphologischen und morphometrischen Untersuchungen wird daher auf diese Kompartimente gelegt.

Interfibrilläre Mitochondrien und Myofibrillen wurden gezählt, deren Fläche sowie deren minimaler und maximaler Durchmesser bestimmt.

Die gemessenen Parameter der Kapillaren waren die Anzahl, die Fläche, der minimale und maximale Kapillardurchmesser.

Um den Einfluß der bei verschiedenen Blutlaktatkonzentrationen durchgeführten Trainingsarten und der folgenden Ruhephasen auf die Muskelvariablen zu berechnen,

und die Trainingsarten bzw. die dazugehörigen Ruhephasen nach ihrer Effizienz zueinander zu vergleichen, wurden jeweils die mittleren Differenzen der berücksichtigten Parameter in Abhängigkeit von der Trainingsart und der folgenden Ruhephase für jedes Pferd berechnet. Desweiteren war von Interesse, inwieweit sich die gesamte bzw. die mittlere Fläche der Mitochondrien und die Mitochondrienanzahl sowie die mittlere Kapillaren- und Myofibrillenquerschnittsfläche in Abhängigkeit von der Zeit änderten. Die Daten wurden nach den Trainingsperioden bzw. nach den dazugehörigen Ruhephasen differenziert. (Vergleich; Tabelle H)

Tab. I Tabellarische Darstellung der Differenzierung der Meßergebnisse

Differenzierung der Meßergebnisse

Training	Ruhe
A- nach der Trainingsart (Trainingsperiodenreihenfolge unberücksichtigt) $V_{La1,5}$ $V_{La2,5}$ $V_{La4,0}$	C- nach der Ruhephase in Abhängigkeit der vorherigen Trainingsart Rp nach der $V_{La1,5}$: die nach der Trainingsart von $V_{La1,5}$ erfolgte Rp Rp nach der $V_{La2,5}$: die nach der Trainingsart von $V_{La2,5}$ erfolgte Rp Rp nach der $V_{La4,0}$: die nach der Trainingsart von $V_{La4,0}$ erfolgte Rp
B- nach der Trainingsperiode (Trainingsartreihenfolge unberücksichtigt) Tp 1 Tp 2 Tp 3	D- nach der Ruhephase in Abhängigkeit von der dazugehörigen Trainingsperiode Rp 1: die nach der Tp 1 erfolgte Ruheperiode Rp 2: die nach der Tp 2 erfolgte Ruheperiode Rp 3: die nach der Tp 3 erfolgte Ruheperiode

Tp : Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

3.2.4 Untersuchung über die wiederholte Biopsieentnahme an gleicher

Lokalisation

Bei diesen Proben stand nicht die Veränderung der Muskulatur in Abhängigkeit zu verschiedenen Trainingsarten im Vordergrund, sondern die Reaktion der Muskulatur auf eine wiederholte Biopsie. Aus diesem Grund wird hier nicht näher auf die Trainingsart eingegangen, sondern nur morphologische Veränderung im Bereich der Muskulatur bei diesen Pferden beschrieben.

Die wiederholten Muskelbiopsien wurden aus dem M. gluteus medius in 2 cm und 6 cm Tiefe entnommen. Die Entnahmestelle lag auf der Linie von der Mitte des Hüfthöckers zum Schweifansatz ca. 20 bzw. 25 cm vom Hüfthöcker entfernt. Nach Rasieren, waschen und Desinfektion mit Alkohol wurde an der Entnahmestelle in einem Bereich von 1,5x 1,5 cm ca. 2,5 ml Hystocain subkutan injiziert und ein 1 cm langer Skalpellschnitt in Muskellängsrichtung durch Haut und Faszie gemacht. Die Entnahme erfolgte durch 2-3 maliges Öffnen und Schließen der Bergströmbiopsienadel (nach BERGSTRÖM, 1975; modifiziert nach LINDHOLM u. PIEHL, 1974) nach dorsomedial. Von jeder Entnahmetiefe wurde eine Probe für die histologische und eine Probe für die biochemische Untersuchung des Muskels genommen.

Für die Untersuchung über die Wirkung der wiederholten Entnahme von Biopsien aus der Glutealmuskulatur auf die Muskulatur standen uns laut der unten gegebenen Liste 52 Proben zur Verfügung.

Tab. J Eingaben zur einzelnen Muskelproben bei englischen Vollblutpferden

Pfd Nr	Probe im Juli (Zeitpunkt G)				Probe im August (Zeitpunkt H)			
	2 cm Tiefe 20 cm entfernt	2 cm Tiefe 25 cm entfernt	6 cm Tiefe 20 cm entfernt	6 cm Tiefe 25 cm entfernt	2 cm Tiefe 20 cm entfernt	2 cm Tiefe 25 cm entfernt	6 cm Tiefe 20 cm entfernt	6 cm Tiefe 25 cm entfernt
1	1 G2-20 cm	1 G2-25 cm	1 G6-20 cm	1 G6-25 cm	1 H2-20 cm	1 H2-25cm	1 H6-20cm	1 H6-25cm
2	2 G2-20 cm	2 G2-25 cm	2 G6-20 cm	2 G6-25 cm	2 H2-20 cm	2 H2-25cm	2 H6-20cm	2 H6-25cm
3	3 G2-20 cm	3 G2-25 cm	3 G6-20 cm	3 G6-25 cm	3 H2-20 cm	3 H2-25cm	3 H6-20cm	3 H6-25cm
4	4 G2-20 cm	4 G2-25 cm	4 G6-20 cm	4 G6-25 cm	4 H2-20 cm	4 H2-25cm	4 H6-20cm	4 H6-25cm
5	keine Probe	keine Probe	keine Probe	keine Probe	5 H2-20 cm	5 H2-25cm	5 H6-20cm	5 H6-25cm
6	6 G2-20 cm	6 G2-25 cm	6 G6-20 cm	6 G6-25 cm	6 H2-20 cm	6 H2-25cm	6 H6-20cm	6 H6-25cm
7	7 G2-20 cm	7 G2-25 cm	7 G6-20 cm	6 G6-25 cm	6 H2-20 cm	6H2-25cm	7 H6-20cm	7 H6-25cm

Erläuterung der Kodierung:

Die erste Zahl kennzeichnet das Pferd; insgesamt sind es 7. Der erste Buchstabe ist die Bezeichnung für den Biopsieentnahmezeitpunkt; die mit G gekennzeichneten Proben wurden im Juli gewonnen, während die mit H gekennzeichneten Proben die Augustproben sind. Die zweite Zahl beschreibt die Tiefe der Entnahmestelle: 2 oder 6 cm. Die Zahlenkombination am Ende -20 cm oder 25- cm stellt die Distanz zwischen Hüfthöcker und Schweifansatz dar, von der die Biopsieproben aus der Muskulatur entnommen wurden. Die in der Tabelle aufgelisteten Proben sind von nur zwei Terminen: Mitte Juli und Mitte August 1994.

G: Entnahme im Juli; Dies war die letzte Biopsieentnahme des Versuchs aus dem linken gluteus medius Muskel. Der zeitliche Abstand zur vorherigen Biopsieentnahme betrug etwa 8 Wochen. Insgesamt wurden in der Nähe dieser Stelle inklusive dieser Entnahme viermal Biopsien gewonnen (November 1993, Februar und April 1994). Zwischen zwei aufeinanderfolgenden Biopsien auf der selben Seite vergingen jeweils etwa 8 Wochen.

H: Entnahme im August; Dies war die letzte Biopsieentnahme des Versuchs aus dem rechten M. gluteus medius. Der zeitliche Abstand zur vorherigen Biopsieentnahme betrug auch 8 Wochen. Vor diesen Entnahmen waren von jedem Muskel drei Biopsien entnommen (Dezember 1994, März und Mai 1994).

Sowohl 22 cm (20 cm + 2 cm) als auch 25 cm vom Hüfthöcker entfernt, auf einer imaginären Linie zum Schweifansatz. Der Grund für die Entnahme von zwei Proben aus zwei Stichkanälen mit drei cm Abstand voneinander war, daß man mit einer erhöhten Wahrscheinlichkeit eventuell vorhandenes verändertes Gewebe finden kann.

Um den möglichen Schaden des Gewebes im 20 cm Stichkanal zu beurteilen, wurde jeweils ein weiterer Stichkanal 25 cm vom Hüfthöcker entfernt gesetzt. Weiterhin sollten die Proben uns erlauben, über die Entwicklung der Gewebsmorphologie infolge dieser Biopsien (auch Training) Auskunft zu geben.

In den Literaturangaben ist keine Untersuchung zu finden, in der die Wirkung der wiederholten Entnahme der Muskelbiopsaten auf die Morphologie der Muskulatur an der Entnahmestelle untersucht worden ist. In dieser Richtung soll in den hier vorliegenden licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen geklärt werden, ob die Biopsieentnahme zu einer Veränderung der Muskulatur an der Entnahmestelle führte.

Die Präparation und die Vorbereitung der Muskelbiopsaten auf die licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen erfolgte wie in 3.2.1 geschrieben.

Für die Untersuchungen der durch die Biopsieentnahme bedingte Entwicklung der Gewebsmorphologie der Muskulatur standen 52 Proben zur Verfügung (7 Pferde x 2 Tiefen x 2 Stellen x 2 Zeitpunkte; Zum Zeitpunkt G hatten wir keine Probe von Pferd Nr. 5).

Von jeder Probe wurden vier Semidünnschnitte hergestellt. Zur Vororientierung für die transmissionselektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden die Semidünnschnitte lichtmikroskopisch beurteilt. Gleichzeitig dienen diese Schnitte für die Bewertung der Veränderungen der Gewebsmorphologie am Lichtmikroskop. Danach wurden die Schnittlokalisationen, die die Veränderungen aufwiesen, für die Zielpräparation der Ultradünnschnitte herangezogen.

3.3 Untersuchungsergebnisse

3.3.1 Beschreibung der Ergebnisse für jedes Pferd

In diesem Abschnitt werden die Ergebnisse der untersuchten Parameter für jedes Pferd detailliert dargestellt.

PFERD 1

Bei dem Pferd 1 beispielsweise ist die elektronenmikroskopische Struktur der Muskulatur im Bereich des M. gluteus medius zusammenfassend beschrieben.

Generell liegen Befunde vor, wie sie bei den anderen untersuchten Tieren beobachtet wurden.

Die Myofibrillen haben einen relativ gleichmäßigen Durchmesser, wobei hier auch die Schnittrichtung und der Durchmesser etwas variiert. Wir haben uns bemüht Ultradünnschnitte anzufertigen, die vorwiegend im neunzig Grad Winkel zu den Muskelfasern verlaufen.

Die Mitochondrien sind ebenfalls in unterschiedlicher Menge im Bereich der Muskelfasern zu finden. Die meistens Mitochondrien werden subsarkolemmal angetroffen. Hier sind in großer Anhäufung die Mitochondrien unterschiedlicher Größe zu sehen. Aus diesem Grund wurden für unsere Messungen nur Bezirke genommen, die einen Abstand vom Sarkolemm, so daß wir nur interfibrilläre Mitochondrien morphometrisch ausgezählt haben.

Auch die Kapillaren sind immer in Bereichen von zwei oder drei Muskelfasern im Endomysium beurteilt worden. Bei den Kapillaren handelte es sich um ein kontinuierliches Endothel, wobei die Endothelzellen ca. 0,5 µm dick sind und keine Poren enthalten. Die interzellulären Spalten lassen nur vereinzelt tight junctions erkennen. Subendothelial liegt eine dreischichtige Basalmembran, in deren Duplikationen vereinzelt Perizyten zu beobachten sind. Im Bereich des Endothels werden in unterschiedlicher Menge Pinozytosevesikel angetroffen. Perivaskulär und um die Kapillaren herum ist ein lockeres Bindegewebe angeordnet, das teilweise einen leicht ödematösen Eindruck vermittelt (s. Abb 8-2).

Die einzelnen elektronenmikroskopischen Aufnahmen sind in den Abschnitten aufgeführt, wo entweder über die Mitochondrien, Myofibrillen und die Kapillaren im Vergleich zwischen den verschiedenen Trainingsarten der Tiere gesprochen wird.

Weiterhin muß hier gesagt werden, daß die Unterschiede während des Trainings nicht so klar licht- und elektronenmikroskopisch zu erkennen sind, daß man ohne Morphometrie auskommt. Um die Ergebnisse genau zwischen den Pferden vergleichen zu können, ist unbedingt eine morphometrische Untersuchungen der einzelnen Strukturen erforderlich, da die Variation von Abbildung zu Abbildung doch recht erheblich ist.

Die Gesamtmitochondrienfläche, der Mittelwert der Kapillar- und der Myofibrillenfläche wurden in Abhängigkeit von der Trainingsart bei allen Pferden ermittelt. Die Resultate von Pferd 1 gehen aus Tabelle 1-1, 1-2, 1-3 hervor. In den Abbildungen 1-1, 1-2, 1-3 werden diese Ergebnisse graphisch dargestellt.

Tabelle 1-1 und Abbildung 1-1 zeigen die gemessenen Werte für die Mitochondrien in den Proben, die jeweils vor, beziehungsweise nach jeder Trainingsphase entnommen worden sind.

Weiterhin geht aus Tabelle 1-1 und Abbildung 1-1 hervor, daß dieses Versuchstier in der dritten Trainingsperiode (Trainingsart $V_{La2,5}$) den größten Anstieg der Gesamtmitochondrienfläche von $10,06 \mu m^2$ auf $25,01 \mu m^2$ zeigte. Diese Erhöhung der Gesamtmitochondrienfläche erfolgte durch eine Zunahme der mittleren Mitochondrienfläche um beinahe das Doppelte und eine Erhöhung der Mitochondrienanzahl von 81 auf 110. Bei $V_{La2,5}$ war die Zunahme der Gesamtmitochondrienfläche stärker sowohl innerhalb der untersuchten Trainingsarten bei Pferd 1, als auch im Vergleich zu den bei $V_{La2,5}$ erhaltenen Werten der anderen Pferde. In dieser Trainingsperiode änderte sich der Mittelwert der Kapillarfläche nicht wesentlich, während eine Erhöhung des Mittelwertes der Myofibrillenquerschnittsfläche von $0,60 \mu m^2$ auf $0,80 \mu m^2$ zu verzeichnen war.

Es geht aus Tabelle 1-1 hervor, daß sich die Anzahl und die gesamte Fläche der Mitochondrien in der ersten Ruhephase, die nach der Trainingsart von $V_{La4,0}$ erfolgte, im

Vergleich zu dem Wert nach der ersten Trainingsphase erhöhte. Eine Zunahme der Mitochondrienanzahl auf 97 und der Gesamtmitochondrienfläche von $12,6 \mu\text{m}^2$ auf $14,21 \mu\text{m}^2$ ist festzustellen. Weiterhin ist aus den Tabellen und Abbildungen 1-2, 1-3 ersichtlich, daß der Mittelwert der Kapillarfläche in dieser Ruhephase von $22,52 \mu\text{m}^2$ auf $18,29 \mu\text{m}^2$ sowie der Mittelwert der Fläche des Muskelfaserquerschnitts von $0,73 \mu\text{m}^2$ auf $0,59 \mu\text{m}^2$ abnahmen.

In der zweiten Ruhephase, die nach $V_{L1,5}$ erfolgte, wurde eine starke Rückbildung der Gesamtmitochondrienfläche nachgewiesen, die unter den Ausgangswert auf $10,06 \mu\text{m}^2$ abfiel. Gleichzeitig trat die stärkste Rückbildung der mittleren Fläche der Kapillaren in dieser Ruhephase auf, deren Wert bei durchschnittlich um $21,72 \mu\text{m}^2$ lag (s. Tabelle 1-2).

In der dritten Ruhephase war die Abnahme der Gesamtmitochondrienfläche von $25,01 \mu\text{m}^2$ auf $14,10 \mu\text{m}^2$ zu beobachten, diese erreichte jedoch den Ausgangswert nicht. Gleichzeitig verkleinerte sich der Mittelwert der Myofibrillenfläche auf $0,5 \mu\text{m}^2$ und die Kapillarfläche auf $17,09 \mu\text{m}^2$. (Die Ergebnisse gehen aus Tabellen und Abbildungen 1-1, 1-2, 1-3 hervor).

Um die Unterschiede zwischen den Trainingsarten zu beschreiben, wurde die mittlere Differenz der untersuchten Parameter für jede Trainingsart berechnet. Die Resultate sind in Tabelle 1-4 enthalten.

Es wird deutlich, daß sich die Mittelwerte der gemessenen Parameter in Abhängigkeit von den Belastungen beim Pferd Nr. 1 stark unterscheiden. Die größten mittleren Differenzen der Gesamtfläche und der Anzahl der Mitochondrien sowie die Differenzen der mittleren Werte der Fläche der Myofibrillen und Mitochondrien waren nach der Trainingsart von $V_{L2,5}$ zu beobachten. Diese Werte lagen oberhalb der durchschnittlichen Differenzen für alle Pferde.

Weiterhin geht aus Tabelle 1-4 hervor, daß die nach der Trainingsart von $V_{L1,5}$ erhaltenen mittleren Differenzen der Gesamtfläche der Mitochondrien bei einem Wert von $2,77 \mu\text{m}^2$, deren Anzahl bei -7 und der mittleren Myofibrillenfläche bei $0,10$ lagen. Diese Werte lagen unterhalb der mittleren Differenzen, die für alle Pferde durchschnittlich berechnet wurden.

Die mittlere Differenz des Zuwachses der gesamten Mitochondrienfläche, die nach der Trainingsart von $V_{La4,0}$ gemessen wurde, betrug $4,04 \mu m^2$ für Pferd 1. Es fällt auf, daß dieser Wert im Vergleich zu der als durchschnittlich dargestellten mittleren Differenz für alle Pferde, nahezu parallel verlief, die bei einem Wert von $4,84 \mu m^2$ lag. Die mittleren Differenzen der Mitochondrienanzahl und der mittleren Mitochondrienfläche bei dieser Trainingsart lagen bei 35 bzw. $-0,04$, die für die Mitochondrienanzahl oberhalb, für die mittlere Mitochondrienfläche unterhalb der für alle Pferde festgestellten mittleren Differenzen. Es fällt auf, daß die Gesamtmitochondrienflächenerhöhung bei $V_{La4,0}$ durch eine starke Vermehrung der Mitochondrien zustande kam, während bei der Trainingsart von $V_{La2,5}$ sowohl eine Vermehrung als auch eine Vergrößerung der Mitochondrien zu beobachten waren, die zu einer Erhöhung der gesamten Mitochondrienfläche führten (s. Tabelle 1-4).

Um festzustellen, ob es einen Effekt der Zeit auf die untersuchten Parameter gibt, wurden die mittleren Differenzen der gemessenen Parameter in Abhängigkeit von der Trainingsperiode bestimmt und in die Tabelle 1-4 eingetragen. Es ist ersichtlich, daß eine von der Zeit abhängige Veränderung der an den Mitochondrien und den Kapillaren untersuchten Parameter nicht festzustellen war, während die Myofibrillen eine von der Zeit abhängige Tendenz in der Entwicklung ihrer Querschnittsflächen aufwiesen.

Am Ende der ersten Trainingsperiode, in der das Pferd 1 bei $V_{La4,0}$ trainiert wurde, veränderte sich der Mittelwert der Myofibrillen- und Kapillarfläche geringfügig. Durch einen Anstieg der Anzahl der Mitochondrien nahm die gesamte Mitochondrienfläche um ca. 50 % zu.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß das Pferd 1 die beste Anpassung auf das Ausdauertraining bei der Trainingsart von $V_{La2,5}$ aufwies, die mit den erhaltenen Werten der untersuchten Parameter beurteilt worden ist (Tabelle 1-4).

Es ist ersichtlich, daß das Pferd 1 am Anfang des Trainingsprogramms den geringsten Anteil der gesamten Fläche und der Anzahl der Mitochondrien im Vergleich zu den anderen untersuchten Pferden aufwies, deren Werte bei durchschnittlich $8,56 \mu m^2$ für die Gesamtmitochondrienfläche und 44 für die Mitochondrienanzahl lagen.

Nach der ersten Trainingsphase, die bei $V_{La4,0}$ durchgeführt worden ist, war eine Zunahme der Gesamtfläche und der Anzahl der Mitochondrien um beinahe 50 % zu verzeichnen.

Der Wert der Mitochondrienanzahl betrug vor der Tpl 44 und nach dieser Trainingsperiode 79 Mitochondrien auf einer Fläche von $300 \mu\text{m}^2$. In dieser Trainingsperiode nahm die Gesamtmitochondrienfläche von $8,56 \mu\text{m}^2$ auf $12,61 \mu\text{m}^2$ zu.

Weiterhin geht aus Tabelle 1-2 und 1-3 hervor, daß sich der Mittelwert der Kapillar- und der Myofibrillenquerschnittsfläche bei der Trainingsart von $V_{La4,0}$ (Tpl) geringgradig änderte.

Auffallend war, daß dieses Pferd auf die Trainingsart $V_{La1,5}$, die in der zweiten Trainingsperiode durchgeführt worden ist, im Vergleich zu den anderen an den Untersuchungen beteiligten Pferden, mit der geringsten Zunahme der Gesamtmitochondrienfläche von $14,21 \mu\text{m}^2$ auf $16,99 \mu\text{m}^2$ reagierte. Während sich der Mittelwert der Myofibrillenfläche bei dieser Trainingsart nicht deutlich änderte, vergrößerte sich der Mittelwert der mittleren Kapillarfläche um beinahe das Doppelte von $18,29 \mu\text{m}^2$ auf $34,22 \mu\text{m}^2$.

Tab.1-1

PFERD 1 Mitochondrien				
Tp / Rp		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
Tp 1	A	44,00	0,19	8,56
	C	79,00	0,16	12,61
Rp 1				
Tp 2	D	97,00	0,15	14,21
	F	90,00	0,19	16,99
Rp 2				
Tp 3	G	81,00	0,12	10,06
	I	110,00	0,23	25,01
Rp 3	K	81,00	0,17	14,10

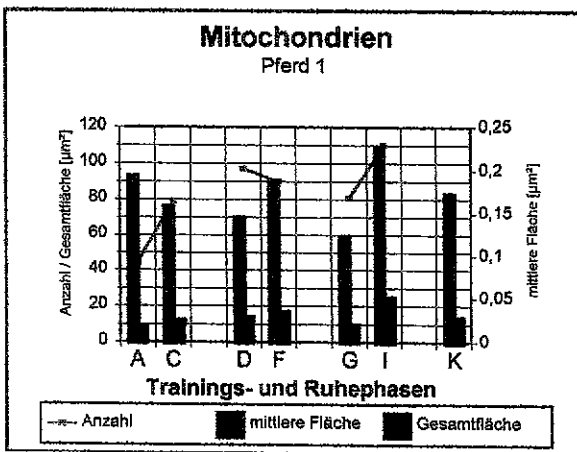


Abb. 1-1 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter
(linke Achse für die Anzahl und gesamte Fläche der Mitochondrien,
rechte Achse für die mittlere Fläche der Mitochondrien)

Tp: Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

A-K: Biopsieentnahmezeitpunkte (vor und nach jeder Trainingsphase
und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmezeitpunkte: A und C: vor und nach der Tp 1

D und F: vor und nach der Tp 2

G und I: vor und nach der Tp 3

K: nach der Rp 3

A-C: Tp 1 bei $V_{La4,0}$

D-F: Tp2 bei $V_{La1,5}$

G-I: Tp 3 bei $V_{La2,5}$

C-D: Rp1;

F-G : Rp2;

I-K: Rp3

Tab.1-2

PFERD 1		Kapillaren			
Tp / Rp		Anzahl	mittl.	mittl.	Gesamtfläche
		n	Fläche (μm^2)	Durchmesser (μm)	(μm^2)
Tp 1	A	6	20,58	49,98	123,48
	C	6	22,52	63,70	135,15
Rp 1					
Tp 2	D	7	18,29	51,36	128,06
	F	5	34,22	65,61	171,12
Rp 2					
Tp 3	G	5	21,72	59,05	108,58
	I	5	22,47	60,13	112,36
Rp 3					
Rp 3	K	5	17,09	49,39	85,44

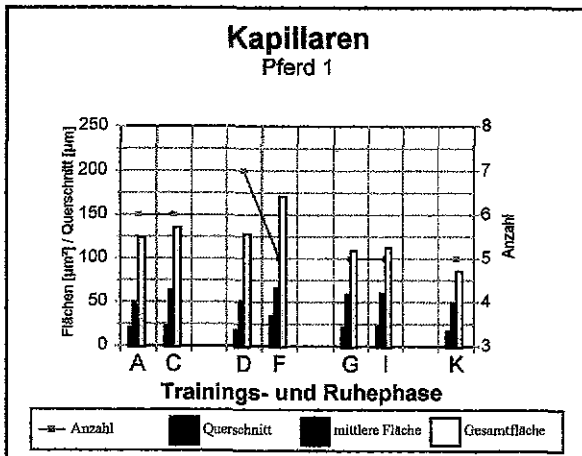


Abb. 1-2 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter

Tp: Trainingsperiode Rp: Ruheperiode
 A-K: Biopsieentnahmezeitpunkte (vor und nach jeder Trainingsphase
 und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmezeitpunkte: A und C: vor und nach der Tp 1
 D und F: vor und nach der Tp 2
 G und I: vor und nach der Tp 3
 K: nach der Rp 3

A-C: Tp 1 bei $V_{La4,0}$ D-F: Tp 2 bei $V_{La1,5}$ G-I: Tp 3 bei $V_{La2,5}$
 C-D: Rp1; F-G: Rp2; I-K: Rp3

(* Bei der Beurteilung der trainingsbedingten Veränderungen an den Kapillaren wurde nur die mittlere Kapillarfläche berücksichtigt)

Tab. 1-3

PFERD 1		Myofibrillen		
Tp / Rp		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
Tp 1	A	201	0,70	141,20
	C	189	0,73	138,52
Rp 1				
Tp 2	D	276	0,59	161,73
	F	221	0,69	152,20
Rp 2				
Tp 3	G	264	0,60	159,32
	I	166	0,80	132,65
Rp 3	K	284	0,51	146,12

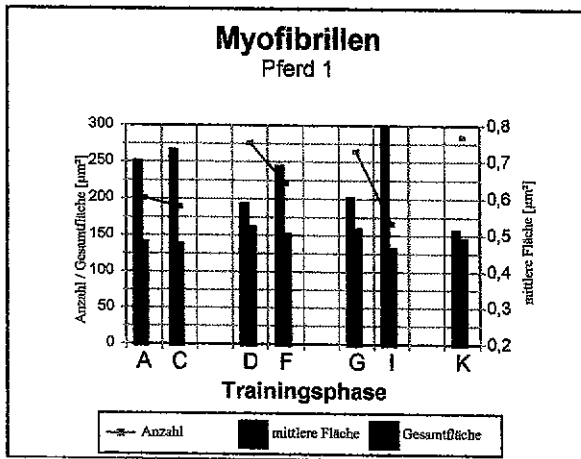


Abb. 1-3 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter

Tp: Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

A-K: Biopsieentnahmezeitpunkte (vor und nach jeder Trainingsphase und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmezeitpunkte: A und C: vor und nach der Tp 1
 D und F: vor und nach der Tp 2
 G und I: vor und nach der Tp 3
 K: nach der Rp 3

A-C: Tp 1 bei $V_{Ld4,0}$ D-F: Tp2 bei $V_{Ld1,5}$ G-I: Tp 3 bei $V_{Ld2,5}$

C-D: Rp1;

F-G: Rp2;

I-K: Rp3

Tabellarische Darstellung der mittleren Differenzen der Meßergebnisse in den Proben, die jeweils vor und nach der Trainingsperiode entnommen worden sind

Tab. 1-4

		Mitochondrien			
	Pfd1	Anzahl	mittl.	Gesamtfläche	
		n	Fläche (µm²)	(µm²)	
V La4.0	Tp 1	35,00	-0,04	4,04	
V La1.5	Tp 2	-7,00	0,04	2,77	
V La2.5	Tp 3	29,00	0,10	14,95	
		Kapillaren			
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche	mittl.
		n	Fläche (µm²)	(µm²)	Durchmesser (µm)
V La4.0	Tp 1	0,00	1,94	11,67	13,72
V La1.5	Tp 2	-2,00	15,93	43,05	14,25
V La2.5	Tp 3	0,00	0,76	3,79	1,09
		Myofibrillen			
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche	
		n	Fläche (µm²)	(µm²)	
V La4.0	Tp 1	-12,00	0,03	-2,69	
V La1.5	Tp 2	-55,00	0,10	-9,53	
V La2.5	Tp 3	-98,00	0,20	-26,67	

Tp: Trainingsperiode

$V_{La4,0} - V_{La1,5} - V_{La2,5}$: die Laufgeschwindigkeit, die im Blut eine Laktatkonzentration von 1,5 - 2,5 - 4,0 mmol/l hervorruft

(* Bei der Beurteilung der trainingsbedingten Veränderungen an den Kapillaren wurde nur die mittlere Kapillarfläche berücksichtigt)

Es geht aus dieser Tabelle hervor, daß die stärkste Zunahme der Gesamtfläche der Mitochondrien und der Myofibrillenquerschnittsfläche bei der Trainingsart von $V_{La2,5}$ (Tp 3) zu beobachten war, während die stärkste Vergrößerung der Kapillaren bei der Trainingsart $V_{La1,5}$ (Tp 2) zustandekam.

PFERD 2

Aus Tabelle 2-1 ist ersichtlich, daß der Wert der Gesamtmitochondrienfläche beim Pferd Nr. 2 vor der ersten Trainingsperiode $8,95 \mu\text{m}^2$ betrug. Am Ende des gesamten Trainingsprogramms, nach der dritten Ruhephase, lag die gesamte Fläche der Mitochondrien im Querschnitt der untersuchten Muskelfaser durchschnittlich bei einem Wert von $15,94 \mu\text{m}^2$. Die Reihenfolge der Trainingsarten für Pferd 2 ist $V_{La4,0}$, $V_{La2,5}$, $V_{La1,5}$.

Die stärkste Zunahme der Gesamtmitochondrienfläche war nach der 3. Trainingsphase (Trainingsart von $V_{La1,5}$) zu verzeichnen, die durch eine Vergrößerung des Mittelwertes der Mitochondrienfläche um das Dreifache, von $0,14 \mu\text{m}^2$ auf $0,39 \mu\text{m}^2$, zustandekam. Gleichzeitig erhöhten sich die Mittelwerte der Myofibrillenfläche um das Dreifache.

Weiterhin geht aus Tabelle 2-1 hervor, daß dieses Tier auf die Trainingsarten $V_{La4,0}$ (Tp 1) und $V_{La2,5}$ (Tp 2) mit einem fast gleichen Anstieg der Gesamtmitochondrienfläche reagierte. Während sich die mittlere Fläche der Mitochondrien bei $V_{La2,5}$ (Tp 2) und bei $V_{La4,0}$ nicht wesentlich änderte, kam diese Vergrößerung der Gesamtmitochondrienfläche durch eine Vermehrung der Mitochondrienanzahl im Faserquerschnitt zustande. Diese war von 68 auf 96 bei $V_{La2,5}$ und von 81 auf 97 bei $V_{La4,0}$ zu verzeichnen. Bei der Trainingsart $V_{La4,0}$ vergrößerte sich der Mittelwert der Kapillarfläche nicht wesentlich. Die stärkste Zunahme der mittleren Werte der Kapillarfläche war bei $V_{La2,5}$ zu beobachten. Dieser Wert betrug vor der Trainingsphase $16,04 \mu\text{m}^2$ und nach der Trainingsphase $28,00 \mu\text{m}^2$. Eine geringe Erhöhung der mittleren Werte der Kapillarfläche war bei $V_{La1,5}$ (Tp 3) nachzuweisen. Die für die Kapillaren erhaltenen Datensätze gehen aus Tabelle 2-2 hervor.

Um den Einfluß der Trainingsarten auf den Myofibrillen zu studieren, wurde die Fläche des Myofibrillenquerschnitts bei allen Pferden gemessen. Die Resultate für Pferd 2 gehen aus Tabelle 2-3 und Abbildung 2-3 hervor.

Aus Tabelle 2-3 ist ersichtlich, daß die Zunahme der Querschnittsfläche der Myofibrillen in Abhängigkeit von den Trainingsarten stark schwankten. Auffallend war, daß sich die Myofibrillen bei der Trainingsart von $V_{La1,5}$, die in der dritten Trainingsphase durchgeführt worden ist, deutlich vergrößerten. Der Mittelwert der Querschnittsfläche der Myofibrillen vor der Trainingsphase betrug $0,6 \mu\text{m}^2$ und nach der Trainingsphase $1,81 \mu\text{m}^2$.

Die zweit stärkste Zunahme des Mittelwertes der Myofibrillenquerschnittsfläche trat bei $V_{La2,5}$,um das Doppelte, auf. Diese Zunahme war bei $V_{La4,0}$ geringfügig festzustellen.

Nach allen Ruhephasen wurde eine Rückbildung der gesamten Mitochondrienfläche beobachtet, die jedoch den Ausgangswert nicht erreichte. Diese war nach der dritten Ruhephase am stärksten und nach der ersten Ruhephase am geringsten. Nach der dritten Ruhephase sind die Werte der gesamten Mitochondrienfläche von $20,14 \mu m^2$ auf $15,94 \mu m^2$ und nach der ersten Ruhephase von $13,65 \mu m^2$ auf $11,09 \mu m^2$ gefallen (Tabelle 2-1 und Abbildung 2-1).

Abbildung 2-2 gibt die Werte der mittleren Kapillarfläche in Abhängigkeit von den Trainingsarten wieder. Sie verdeutlicht, daß sich die Kapillaren in der ersten und dritten Ruhephase vergrößerten, die nach der Trainingsart von $V_{La4,0}$ bzw. $V_{La1,5}$ erfolgten. Dieser Anstieg war nach der dritten Ruhephase von $29,74 \mu m^2$ auf $36,96 \mu m^2$, in der ersten Ruhephase von $13,15 \mu m^2$ auf $16,04 \mu m^2$. In der zweiten Ruhephase nahmen die mittleren Werte der Kapillarfläche geringgradig ab.

Die Verkleinerung der Myofibrillenfläche ist nach allen Ruhephasen festgestellt worden. Der Mittelwert der Myofibrillenfläche nahm nach der dritten Ruhephase stark, von $1,81 \mu m^2$ auf $0,52 \mu m^2$, ab.

Um die Unterschiede zwischen den Trainingsarten aufzuzeigen, die durch verschiedene Belastungsbedingungen verursacht wurden, sind die mittleren Differenzen aus allen gemessenen Parametern in Abhängigkeit von der Trainingsart berechnet worden.

Die mittleren Differenzen der gemessenen Parameter in Abhängigkeit von der geprüften Trainingsart gehen aus Tabelle 2-4 hervor.

Es ist ersichtlich, daß dieses Pferd bei der Trainingsart von $V_{La1,5}$ trotz einer starken Abnahme der Anzahl der Mitochondrien, deren Wert bei 40 lag, durch die dreifache Vergrößerung des Mittelwertes der Mitochondrienfläche den stärksten Anstieg der Gesamtmitochondrienfläche im Vergleich zu den anderen geprüften Trainingsarten aufwies.

Weiterhin geht aus Tabelle 2-4 hervor, daß eine Erhöhung der Anzahl der Mitochondrien bei der Trainingsart von $V_{La4,0}$ und $V_{La2,5}$ festzustellen war, die zu einem Anstieg der Gesamtmitochondrienfläche führte. Die mittleren Differenzen der

Gesamtmitochondrienfläche verliefen bei den beiden Trainingsarten nahezu parallel. Die Werte lagen bei $4,70 \mu\text{m}^2$ und $4,68 \mu\text{m}^2$.

Die mittleren Differenzen der mittleren Myofibrillenfläche war bei der Trainingsart von $V_{La1,5}$ deutlich größer im Vergleich zu den anderen Trainingsarten. Die stärkste Zuwachsrate der mittleren Kapillarfläche war bei $V_{La2,5}$ nachzuweisen.

Nach der dritten Ruhephase, die nach der Trainingsart von $V_{La1,5}$ erfolgte, wurde eine stärkere Rückbildung der Mitochondrien und eine Abnahme des Mittelwerts der Myofibrillenfläche beobachtet.

Weiterhin zeigt Tabelle 2-4 die mittleren Differenzen der gemessenen Parameter in Abhängigkeit von der Zeit.

Es ist aus Tabelle 2-4 ersichtlich, daß eine dreifache Vergrößerung der Fläche der Gesamtmitochondrien und des Myofibrillenquerschnittes in der dritten Trainingsphase erfolgte, während sich die Myofibrillenquerschnittsfläche in der zweiten Trainingsphase um das Doppelte erhöhte. Die Kapillaren vergrößerten sich in der zweiten Trainingsphase wesentlich im Vergleich zu den anderen Trainingsphasen.

Wir gehen von den bei Pferd 2 erhaltenen Ergebnissen davon aus, daß dieses Tier auf die Trainingsart $V_{La1,5}$ mit der stärksten Erhöhung der Oxidationskapazität, im Vergleich zu den anderen geprüften Trainingsarten, reagierte, bei deren Beurteilung die mitochondrialen Parameter berücksichtigt wurden, die für die Beurteilung der Oxidationskapazität der Muskelzelle relevant sind.

Tab.2-1

PFERD 2 Mitochondrien

Tp / Rp		Anzahl	mittl. Fläche (μm^2)	Gesamtfläche (μm^2)
		n		
Tp 1	A	81	0,11	8,95
	C	97	0,14	13,65
Rp 1				
Tp 2	D	68	0,16	11,09
	F	96	0,16	15,77
Rp 2				
Tp 3	G	92	0,14	12,66
	I	52	0,39	20,14
Rp 3				
	K	76	0,21	15,94

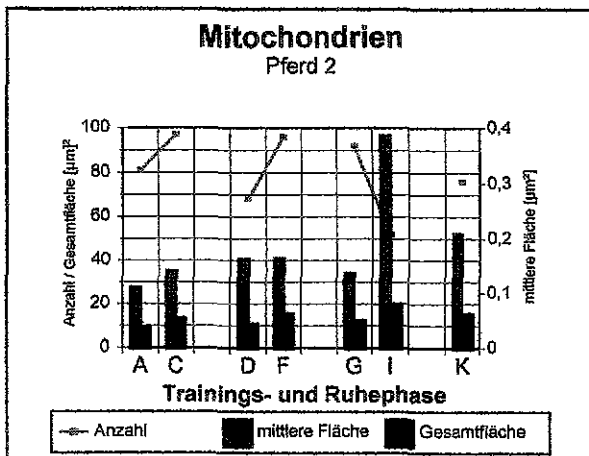


Abb. 2-1 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter (linke Achse für die Anzahl und gesamte Fläche der Mitochondrien, rechte Achse für die mittlere Fläche der Mitochondrien)

Tp: Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

A-K: Biopsieentnahmezeitpunkte (vor und nach jeder Trainingsphase und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmezeitpunkte: A und C: vor und nach der Tp 1

D und F: vor und nach der Tp 2

G und I: vor und nach der Tp 3

K: nach der Rp 3

A-C: Tp 1 bei $V_{La4,0}$

D-F: Tp2 bei $V_{La2,5}$

G-I: Tp 3 bei $V_{La1,5}$

C-D: Rp1;

F-G : Rp2;

I-K: Rp3

Tab.2-2 Kapillaren

Tp / Rp		Anzahl	mittl. Fläche (μm^2)	mittl. Durchmesser (μm)	Gesamtfläche (μm^2)
Tp 1	A	6	12,39	42,71	74,34
	C	7	13,15	43,31	92,08
Rp 1					
Tp 2	D	5	16,04	50,47	80,21
	F	5	28,00	64,66	140,00
Rp 2					
Tp 3	G	5	26,42	59,30	132,10
	I	5	29,74	65,93	148,71
Rp 3					
	K	5	36,96	78,01	184,82

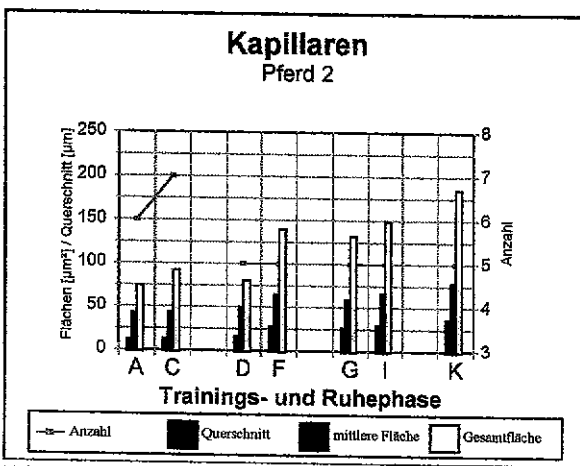


Abb. 2-2 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter

Tp: Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

A-K: Biopsieentnahmezeitpunkte (vor und nach jeder Trainingsphase und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmezeitpunkte: A und C: vor und nach der Tp 1

D und F: vor und nach der Tp 2

G und I: vor und nach der Tp 3

K: nach der Rp 3

A-C: Tp 1 bei $V_{La4,0}$ D-F: Tp 2 bei $V_{La2,5}$ G-I: Tp 3 bei $V_{La1,5}$

C-D: Rp1;

F-G: Rp2;

I-K: Rp3

(* Bei der Beurteilung der trainingsbedingten Veränderungen an den Kapillaren wurde nur die mittlere Kapillarfläche berücksichtigt)

Tab. 2-3

PFERD 2		Myofibrillen		
Tp / Rp		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
Tp 1	A	215	0,71	151,83
	C	182	0,86	156,70
Rp 1				
Tp 2	D	394	0,40	155,95
	F	191	0,84	160,30
Rp 2				
Tp 3	G	285	0,60	171,67
	I	69	1,81	124,77
Rp 3				
	K	295	0,52	154,53

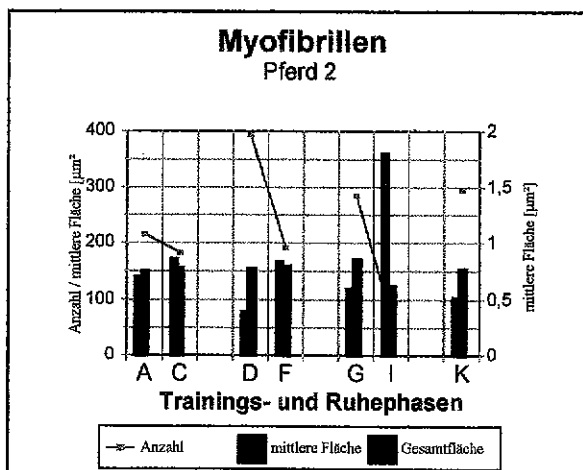


Abb. 2-3 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter

Tp: Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

A-K: Biopsieentnahmezeitpunkte (vor und nach jeder Trainingsphase und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmezeitpunkte: A und C: vor und nach der Tp 1

D und F: vor und nach der Tp 2

G und I: vor und nach der Tp 3

K: nach der Rp 3

A-C: Tp 1 bei $V_{La4,0}$ D-F: Tp2 bei $V_{La2,5}$ G-I: Tp 3 bei $V_{La1,5}$

C-D: Rp1;

F-G: Rp2;

I-K: Rp3

Tabellarische Darstellung der mittleren Differenzen der Meßergebnisse in den Proben, die jeweils vor und nach der Trainingsperiode entnommen worden sind

Tab. 2-4

			Mitochondrien		
	Pfd 2	Anzahl	mittl.	Gesamtfläche	
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)	
V La4.0	Tp 1	16,00	0,03	4,70	
V La2.5	Tp 2	28,00	0,00	4,68	
V La1.5	Tp 3	-40,00	0,25	7,49	
			Kapillaren		
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche	mittl.
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)	Durchmesser (μm)
V La4.0	Tp 1	1,00	0,76	17,74	0,61
V La2.5	Tp 2	0,00	11,96	59,79	14,18
V La1.5	Tp 3	0,00	3,32	16,61	6,63
			Myofibrillen		
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche	
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)	
V La4.0	Tp 1	-33,00	0,15	4,87	
V La2.5	Tp 2	-203,00	0,44	4,35	
V La1.5	Tp 3	-216,00	1,21	-46,90	

Tp: Trainingsperiode

$V_{\text{La}4,0} - V_{\text{La}1,5} - V_{\text{La}2,5}$: die Laufgeschwindigkeit, die im Blut eine Laktatkonzentration von 1,5 - 2,5 - 4,0 mmol/l hervorruft

(* Bei der Beurteilung der trainingsbedingten Veränderungen an den Kapillaren wurde nur die mittlere Kapillarfläche berücksichtigt)

Es ist deutlich zu sehen, daß sich die Kapillaren bei $V_{\text{La}2,5}$ (Tp 2) stark vergrößerten, während die Erhöhung der Gesamtmitochondrienfläche und Myofibrillenquerschnittsfläche bei $V_{\text{La}1,5}$ festzustellen war.

PFERD 3:

Zu Beginn des Trainingsprogramms wies das Pferd 3 den zweithöchsten Anteil der Gesamtmitochondrienfläche im Vergleich zu den anderen Pferden auf, deren Wert $10,13 \mu\text{m}^2$ betrug. Am Ende des Versuches, nach der dritten Ruhephase, lag die Gesamtmitochondrienfläche bei einem Wert von $15,76 \mu\text{m}^2$.

Tabelle 3-1, -2, -3 und Abbildung 3-1, -2, -3 geben die Ergebnisse der untersuchten Parameter in Abhängigkeit von den verschiedenen Trainingsbelastungen wieder. Weiterhin ist ersichtlich, daß sich die untersuchten Parameter bei drei geprüften Belastungsintensitäten nicht im gleichen Ausmaß änderten.

Aus Tabelle 3-1 geht hervor, daß die größte Zunahme der gesamten Fläche der Mitochondrien um beinahe das Doppelte nach der Trainingsart $V_{La1,5}$ nachzuweisen war. Diese resultierte aus einem Anstieg der Anzahl der Mitochondrien von 80 auf 122. Der mittlere Wert der Mitochondrienfläche vergrößerte sich geringfügig. In der folgenden Ruhephase war die stärkste Abnahme der Gesamtmitochondrienfläche von $19,42 \mu\text{m}^2$ auf $11,26 \mu\text{m}^2$ zu beobachten. Gleichzeitig war die stärkste Verminderung der Mitochondrienanzahl von 122 auf 75 zu verzeichnen.

Es ist aus Tabelle 3-2 ersichtlich, daß die mittleren Kapillarfläche bei der Trainingsart von $V_{La1,5}$ von $12,99 \mu\text{m}^2$ auf $10,32 \mu\text{m}^2$ abnahm, während der Mittelwert der Myofibrillenfläche bei dieser Trainingsart von $0,60 \mu\text{m}^2$ auf $0,85 \mu\text{m}^2$ anstieg (s. Tabelle 3-3). Auffallend war, daß sich die Kapillaren in der folgenden Ruhephase vergrößerten (s. Tabelle 3-2).

Bei der Trainingsart von $V_{La2,5}$ (Tp 3) erhöhte sich die gesamten Mitochondrienfläche um 50 %. Die Vermehrung der Anzahl der Mitochondrien war geringer (von 97 auf 105) als der anderen geprüften Trainingsarten. Der mittlere Wert der Mitochondrienfläche vergrößerte sich bei dieser Trainingsart von $0,14 \mu\text{m}^2$ auf $0,19 \mu\text{m}^2$.

Es geht aus Tabelle 3-2 hervor, daß die Kapillaren sich sowohl bei dieser Trainingsart als auch in der folgenden Ruhephase wesentlich vergrößerten.

Der Anstieg des mittleren Wertes der Fläche des Myofibrillenquerschnitts war bei dieser Trainingsart auf beinahe das Doppelte von $0,54 \mu\text{m}^2$ auf $1,00 \mu\text{m}^2$ festzustellen.

Weiterhin geht aus Tabelle 3-3 hervor, daß eine Abnahme des Mittelwertes der Querschnittsfläche der Myofibrillen in der folgenden Trainingsphase, die nach der Trainingsart von $V_{La2,5}$ erfolgte, auftrat, ohne den Ausgangswert zu erreichen.

Nach der Trainingsart von $V_{La4,0}$, die in der 2. Trainingsperiode durchgeführt worden ist, nahm die gesamte Fläche und die Anzahl der Mitochondrien zu. Die Werte betrugen vor dieser Trainingsphase $11,26 \mu m^2$ für die Gesamtmitochondrienfläche, 75 für die Anzahl der Mitochondrien und nach der Trainingsphase $16,4 \mu m^2$ bzw. 97. In der folgenden Ruhephase blieb die Anzahl der Mitochondrien gleich, während der Mittelwert der Mitochondrienfläche abnahm. Diese führte zu einer Verminderung der Gesamtmitochondrienfläche bis zu $13,44 \mu m^2$. (Tabelle 3-1 und Abbildung 3-1)

Nach dieser Trainingsart, die der $V_{La4,0}$ entspricht, war keine wesentliche Veränderungen des Myofibrillenquerschnitts zu beobachten.

Zusammenfassend wurde nach allen Ruhephasen eine signifikante Verminderung der Gesamtmitochondrienfläche und der Mitochondrienanzahl nachgewiesen. Die stärkste Rückbildung der Mitochondrien nach der ersten Ruhephase (nach $V_{La1,5}$) war zu verzeichnen. Diese wurde von den Ruhephasen 3 und 2 (nach $V_{La2,5}$ beziehungsweise nach $V_{La4,0}$), ohne den Ausgangswert zu erreichen, gefolgt.

Die Kapillaren vergrößerten sich bei der Trainingsart von $V_{La4,0}$ und nach den Ruhephasen, die nach den Trainingsarten von $V_{La1,5}$ und $V_{La2,5}$ erfolgten, während sich die Kapillaren bei der $V_{La1,5}$ und $V_{La4,0}$ verkleinerten.

Um die Unterschiede zwischen den Trainingsarten festzustellen, wurden die mittleren Differenzen der untersuchten Parameter in den Proben, die jeweils vor und nach jeder Trainingsphase entnommen worden sind, berechnet. Diese Ergebnisse gehen aus Tabelle 3-4 hervor.

Wir gehen von den mittleren Differenzen der gemessenen Parameter aus und konnten feststellen, daß die höchste Zunahme der Gesamtmitochondrienfläche bei $V_{La1,5}$ anzutreffen war, gefolgt von der Trainingsart von $V_{La2,5}$ und $V_{La4,0}$. Die höchste mittlere Differenz der Mitochondrienanzahl und Gesamtmitochondrienfläche war bei $V_{La1,5}$ im Vergleich zu den anderen Trainingsarten zu beobachten. Die Werte lagen bei 42

bzw. $9,29 \mu\text{m}^2$. Diese Werte waren oberhalb der mittleren Differenzen, die bei sämtlichen Pferden durchschnittlich berechnet wurden.

Die mittlere Differenz der mittleren Werte der Mitochondrienfläche war bei $V_{La2,5}$ höher als in den anderen Trainingsarten, deren Wert $0,05 \mu\text{m}^2$ betrug.

Weiterhin ist aus Tabelle 3-4 ersichtlich, daß die mittleren Differenzen der Mittelwerten der Kapillarfläche bei $V_{La1,5}$ und $V_{La4,0}$ nahezu parallel verliefen, die $-2,67 \mu\text{m}^2$ bzw. $-2,76 \mu\text{m}^2$ betragen. Die mittlere Differenz des Mittelwertes der Kapillarfläche lag bei $V_{La2,5}$ bei einem Wert von $11,55 \mu\text{m}^2$. Kapillarvergrößerung wurde nur bei $V_{La2,5}$ unter den untersuchten Trainingsarten festgestellt.

Um aufzuzeigen, ob die festgestellten Veränderungen der prozentualen Anteilen der Ultrastrukturen der Muskelzelle von der Zeit abhängig sind, wurden die mittleren Differenzen der untersuchten Parameter in Zusammenhang mit den Trainingsphasen d. h. mit dem zeitlichen Verlauf in Tabelle 3-4 dargestellt.

Es fiel auf, daß die höchste Zunahme der Gesamtmitochondrienfläche durch eine deutliche Erhöhung der Mitochondrienanzahl nach der erste Trainingsphase auftrat. Die mittlere Differenz der Gesamtmitochondrienfläche betrug $9,29 \mu\text{m}^2$, die der Mitochondrienanzahl 42. Die zweit höchste Zunahme der gesamten Mitochondrienfläche war nach der dritten Trainingsperiode festzustellen, deren mittleren Differenz bei einem Wert von $6,63 \mu\text{m}^2$ lag. Diese wurde gefolgt von der Zunahme in der zweiten Trainingsphase.

Die Kapillarfläche vergrößerte sich in der dritten Trainingsphase wesentlich, während sich in der ersten und zweiten Trainingsphase eine Abnahme der mittleren Werte der Kapillarfläche zeigte.

Die höchste Zunahme der mittleren Werte der Myofibrillenfläche trat nach der dritten Trainingsphase auf. Diese wurde von der ersten Trainingsperiode gefolgt.

Abschließend konnte festgestellt werden, daß die prozentualen Veränderungen der Kapillaren und der Mitochondrien nicht mit der Zeit, sondern mit den Trainingsarten zusammenhängen.

Tab.3-1

PFERD 3 Mitochondrien

Tp / Rp		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
Tp 1	A	80	0,13	10,13
	C	122	0,16	19,42
Rp 1				
Tp 2	D	75	0,15	11,26
	F	97	0,17	16,40
Rp 2				
Tp 3	G	97	0,14	13,41
	I	105	0,19	20,04
Rp 3				
	K	87	0,18	15,76

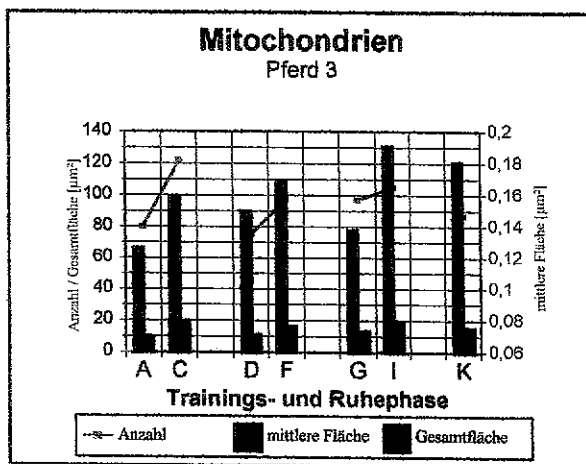


Abb. 3-1 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter
(linke Achse für die Anzahl und gesamte Fläche der Mitochondrien,
rechte Achse für die mittlere Fläche der Mitochondrien)

Tp: Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

A-K: Biopsieentnahmezeitpunkte (vor und nach jeder Trainingsphase und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmezeitpunkte: A und C: vor und nach der Tp 1

D und F: vor und nach der Tp 2

G und I: vor und nach der Tp 3

K: nach der Rp 3

A-C: Tp 1 bei $V_{La1,5}$

C-D: Rp1;

D-F: Tp2 bei $V_{La4,0}$

F-G: Rp2;

G-I: Tp 3 bei $V_{La2,5}$

I-K: Rp3

Tab.3-2 Kapillaren

Tp / Rp		Anzahl	mittl. Fläche (μm^2)	mittl. Durchmesser (μm)	Gesamtfläche (μm^2)
		n			
Tp 1	A	6	12,99	41,47	77,94
	C	5	10,32	37,19	51,61
Rp 1					
Tp 2	D	6	25,54	60,25	153,25
	F	6	22,78	57,82	136,67
Rp 2					
Tp 3	G	5	16,76	49,98	83,80
	I	6	28,31	66,49	169,88
Rp 3	K	5	37,97	77,85	189,84

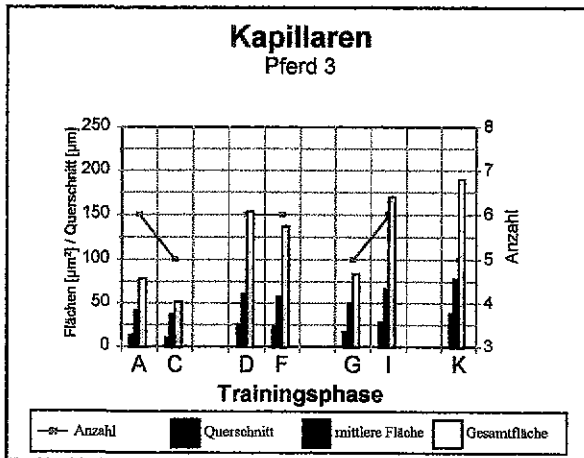


Abb. 3-2 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter

Tp: Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

A-K: Biopsieentnahmezeitpunkte (vor und nach jeder Trainingsphase und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmezeitpunkte: A und C: vor und nach der Tp 1

D und F: vor und nach der Tp 2

G und I: vor und nach der Tp 3

K: nach der Rp 3

A-C: Tp 1 bei $V_{La1,5}$ D-F: Tp2 bei $V_{La4,0}$ G-I: Tp 3 bei $V_{La2,5}$

C-D: Rp1;

F-G: Rp2;

I-K: Rp3

(*Bei der Beurteilung der trainingsbedingten Veränderungen an den Kapillaren wurde nur die mittlere Kapillarfläche berücksichtigt)

Tab. 3-3

PFERD 3		Myofibrillen		
Tp / Rp		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
Tp 1	A	247	0,60	147,91
	C	169	0,85	143,88
Rp 1				
Tp 2	D	155	0,92	143,16
	F	174	0,98	171,10
Rp 2				
Tp 3	G	280	0,54	152,49
	I	147	1,00	147,09
Rp 3	K	218	0,74	161,81

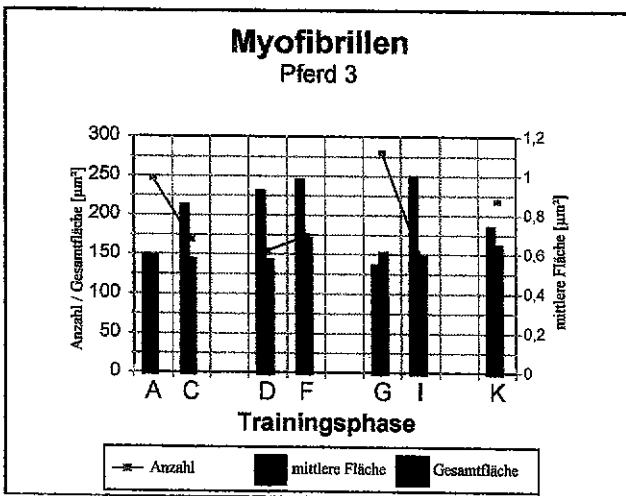


Abb. 3-3 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter

Tp: Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

A-K: Biopsieentnahmezeitpunkte (vor und nach jeder Trainingsphase und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmezeitpunkte: A und C: vor und nach der Tp 1

D und F: vor und nach der Tp 2

G und I: vor und nach der Tp 3

K: nach der Rp 3

A-C: Tp 1 bei $V_{La1,5}$ D-F: Tp2 bei $V_{La4,0}$ G-I: Tp 3 bei $V_{La2,5}$

C-D: Rp1;

F-G : Rp2;

I-K: Rp3

Tabellarische Darstellung der mittleren Differenzen der Meßergebnisse in den Proben, die jeweils vor und nach der Trainingsperiode entnommen worden sind

Tab. 3-4

		Mitochondrien			
	Pfd3	Anzahl	mittl.	Gesamtfläche	
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)	
V La1.5	Tp 1	42,00	0,03	9,29	
V La4.0	Tp 2	22,00	0,02	5,14	
V La2.5	Tp 3	8,00	0,05	6,63	
		Kapillaren			
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche	mittl.
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)	Durchmesser (μm)
V La1.5	Tp 1	-1,00	-2,67	-26,33	-4,28
V La4.0	Tp 2	0,00	-2,76	-16,58	-2,43
V La2.5	Tp 3	1,00	11,55	86,07	16,50
		Myofibrillen			
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche	
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)	
V La1.5	Tp 1	-78,00	0,25	-4,03	
V La4.0	Tp 2	19,00	0,06	27,94	
V La2.5	Tp 3	-133,00	0,46	-5,40	

Tp: Trainingsperiode

$V_{\text{La}4,0} - V_{\text{La}1,5} - V_{\text{La}2,5}$: die Laufgeschwindigkeit, die im Blut eine Laktatkonzentration von 1,5 - 2,5 - 4,0 mmol/l hervorruft

(*Bei der Beurteilung der trainingsbedingten Veränderungen an den Kapillaren wurde nur die mittlere Kapillarfläche berücksichtigt)

Aus dieser Tabelle geht hervor, daß sich die Kapillaren und Myofibrillen bei $V_{\text{La}2,5}$ (Tp3) vergrößerten. Die stärkste Zunahme der Gesamtmitochondrienfläche kam bei $V_{\text{La}1,5}$ (Tp1) zustande.

PFERD 4

Es war zu beobachten, daß die untersuchte Muskelfaser des Pferdes 4 im Vergleich zu den anderen untersuchten Tieren den größten Anteil der Gesamtmitochondrienfläche bei einem Wert $12,03 \mu\text{m}^2$ besaß.

Aus Tabelle 4-1 ist ersichtlich, daß die höchste Zunahme der Gesamtmitochondrienfläche, beinahe das Doppelte, bei der Trainingsart von $V_{La2,5}$ (Tp 2) im Vergleich zum Anfangswert dieser Trainingsphase zu beweisen war. Diese war wesentlich höher als die übrigen geprüften Trainingsarten, die durch eine Zunahme der Mitochondrienanzahl von 63 auf 74 und eine Vergrößerung der mittleren Fläche der Mitochondrien von $0,13 \mu\text{m}^2$ auf $0,21 \mu\text{m}^2$ zustandekam. Gleichzeitig vergrößerte sich der mittlere Wert der Kapillarfläche bei $V_{La2,5}$ von $13,74 \mu\text{m}^2$ auf $27,17 \mu\text{m}^2$. Dieser Anstieg des Mittelwertes der Kapillarfläche war größer als derjenige bei der Trainingsart von $V_{La1,5}$ und $V_{La4,0}$ (Tabelle 4-2 und Abbildung 4-2). Die Myofibrillenquerschnittsfläche veränderte sich nicht wesentlich. In der folgenden Ruhephase nahm die gesamte Mitochondrienfläche durch eine Verkleinerung des Mittelwertes der Mitochondrien ab, so daß diese den Ausgangswert erreichte. Während sich die Kapillaren in dieser Ruhephase geringgradig vergrößerten, blieb der mittlere Wert der Myofibrillenquerschnittsfläche fast gleich.

Weiterhin geht aus Tabelle 4-1 und Abbildung 4-1 hervor, daß dieses Tier auf die Trainingsart von $V_{La4,0}$, die in der dritten Trainingsperiode durchgeführt worden ist, mit dem zweitgrößten Anstieg der gesamten Mitochondrienfläche von $10,43 \mu\text{m}^2$ auf $15,96 \mu\text{m}^2$ reagierte. Die Vergrößerung der Mitochondrien auf beinahe das Doppelte führte zu diesem Anstieg der Gesamtmitochondrienfläche. Gleichzeitig war eine Verminderung der Anzahl der Mitochondrien festzustellen. Es ist auffällig, daß es sich nach der $V_{La4,0}$ bei den anderen Pferden mit Ausnahme von Pferd 4 und 5 um eine durch die Vermehrung der Mitochondrienanzahl verursachte Vergrößerung der Gesamtmitochondrienfläche handelte.

Weiterhin ist aus Abbildung 4-2 und 4-3 ersichtlich, daß der Mittelwert der Kapillar- und Myofibrillenfläche bei dieser Trainingsart fast gleich geblieben ist. Auffallend war, daß keine negativen Effekt der dritten Ruhephase ($V_{La4,0}$) auf die Mitochondrien nachgewiesen war. Die totale Mitochondrienfläche lag vor dieser Ruhephase bzw. am

Ende der dritten Trainingsphase bei einem Wert von $15,96 \mu\text{m}^2$ und nach der Ruhephase bei $15,75 \mu\text{m}^2$. Gleichzeitig war eine geringere Verkleinerung der mittleren Werte der Myofibrillen nachzuweisen.

Bei der Trainingsart von $V_{La1,5}$ trat eine Erhöhung der Mitochondrienanzahl von 65 auf 95 auf, die zu einem Anstieg der gesamten Mitochondrienfläche von $12,03 \mu\text{m}^2$ auf $17,08 \mu\text{m}^2$ führte (Abbildung 4-1). Auf diese Trainingsart reagierten die Kapillaren mit einer Vergrößerung des Mittelwertes ihrer Fläche von $18,15 \mu\text{m}^2$ auf $22,49 \mu\text{m}^2$, während sich die Parameter der Myofibrillen nicht wesentlich veränderten. In der folgenden Ruhephase trat die stärkste Rückbildung der gesamten Mitochondrienfläche von $17,08 \mu\text{m}^2$ auf $8,25 \mu\text{m}^2$ auf, die durch eine Abnahme der Mitochondrienanzahl von 95 auf 65 und einen Abstieg der Mittelwertes der Mitochondrienfläche von $0,18 \mu\text{m}^2$ auf $0,13 \mu\text{m}^2$ zustande kam. In dieser Ruhephase nahmen die mittleren Werte der Kapillarfläche auf $13,74 \mu\text{m}^2$ ab.

Zusammenfassend zeigen die Daten aus Tabelle 4-2 eine Verkleinerung der Kapillaren nach der ersten und dritten Ruhephase, die nach der Trainingsphase $V_{La1,5}$ bzw. $V_{La4,0}$ erfolgten.

Während der Kapillardurchmesser nach der Trainingsart von $V_{La4,0}$ fast gleich geblieben war, wurde eine geringe Vergrößerung des mittleren Wertes der Kapillarfläche nach der Trainingsart von $V_{La1,5}$ festgestellt.

Die mittleren Differenzen der gemessenen Parameter sind in Zusammenhang mit den Trainingsarten für Pferd 4 in Tabelle 4-4 zusammengefaßt. Dabei fällt auf, daß auf Grund der arithmetischen Mittelwerte der verschiedenen Parameter Unterschiede zwischen den geprüften Trainingsarten festgestellt wurden. Dies läßt darauf schließen, daß im Einklang mit der mittleren Differenz der gemessenen Gesamtmitochondrienfläche anderer, an den Untersuchungen beteiligten Pferde, bei Pferd 4 nach der Trainingsart von $V_{La4,0}$ eine konsequente Zunahme des mittleren Wertes der totalen Mitochondrienfläche gefunden wurde. Der Werte betrug $5,53 \mu\text{m}^2$. Gleichzeitig war eine Anzahlverminderung der Mitochondrien im Gegensatz zu den Pferden Nr. 1, 2, 3, 6 zu beobachten, deren mittleren Differenz bei diesem Versuchstier bei einem Wert von -15 lag.

Außerdem geht aus Tabelle 4-4 hervor, daß sich die stärkste Zunahme der gesamten Mitochondrienfläche bei der $V_{La2,5}$ fand, diese wurde von der Trainingsart von $V_{La4,0}$ und $V_{La1,5}$ gefolgt, deren mittlere Differenzen bei einem Wert von $7,30 \mu m^2$ für $V_{La2,5}$, $5,53 \mu m^2$ für $V_{La4,0}$ und $5,04 \mu m^2$ für $V_{La1,5}$ lagen. Es wurde deutlich, daß die Werte der mittleren Differenzen der Gesamtmitochondrienfläche bei den Trainingsarten $V_{La4,0}$ und $V_{La1,5}$ nahezu parallel verliefen.

Die stärkste Vergrößerung der Kapillarfläche trat bei der $V_{La2,5}$ ($13,43 \mu m^2$) auf. Sie wurde von der $V_{La1,5}$ gefolgt, deren mittleren Differenz $4,34 \mu m^2$ betrug. Bei der Trainingsart von $V_{La4,0}$ wurde keine wesentliche Veränderung an den Kapillaren festgestellt.

Weiterhin geht aus Tabelle 4-4 hervor, daß sich die Myofibrillen bei den Trainingsarten von $V_{La4,0}$ und $V_{La2,5}$ nicht wesentlich veränderten, während sie sich bei der $V_{La1,5}$ geringfügig vergrößerten.

Weiterhin gibt Tabelle 4-4 die Ergebnisse in Zusammenhang mit der Zeit bzw. mit den Trainingsphasen wieder, bei deren Beurteilung die Trainingsarten nicht berücksichtigt wurden, um festzustellen, ob die oben ermittelten Veränderungen mit der Zeit in Zusammenhang gebracht werden können. Es ist in Tabelle 4-4 zu bemerken, daß die stärkste Zunahme der totalen Mitochondrienfläche und des Mittelwertes der Kapillarfläche nach der zweiten Trainingsphase auftrat. Die zweit höchste Zunahme der gesamten Mitochondrienfläche war nach der dritten Trainingsphase und die zweit stärkste Erhöhung des Mittelwertes der Kapillarfläche war nach der ersten Trainingsphase zu beobachten. Wir gehen davon aus, daß die Veränderungen der oben ermittelten Parameter eine von der Zeit unabhängige Tendenz aufwiesen.

Tab.4-1

PFERD 4 Mitochondrien				
Tp / Rp		Anzahl	mittl. Fläche (μm^2)	Gesamtfläche (μm^2)
Tp 1	A	65	0,19	12,03
	C	95	0,18	17,08
Rp 1				
Tp 2	D	63	0,13	8,25
	F	74	0,21	15,55
Rp 2				
Tp 3	G	81	0,13	10,43
	I	66	0,24	15,96
Rp 3	K	85	0,19	15,75

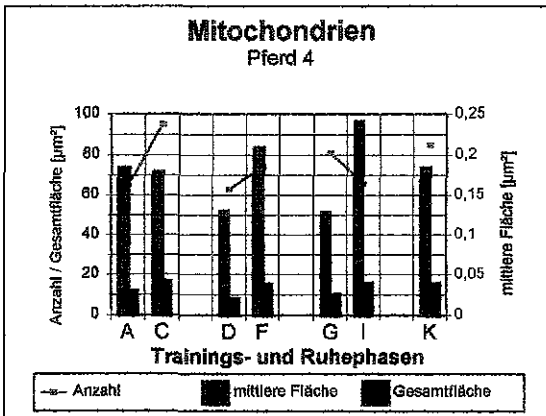


Abb. 4-1 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter (linke Achse für die Anzahl und gesamte Fläche der Mitochondrien, rechte Achse für die mittlere Fläche der Mitochondrien)

Tp: Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

A-K: Biopsieentnahmezeitpunkte (vor und nach jeder Trainingsphase und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmezeitpunkte: A und C: vor und nach der Tp 1
D und F: vor und nach der Tp 2
G und I: vor und nach der Tp 3
K: nach der Rp 3

A-C: Tp1 bei $V_{La1,5}$; D-F: Tp2 bei $V_{La2,5}$; G-I: Tp3 bei $V_{La4,0}$
C-D: Rp1; F-G: Rp2; I-K: Rp3

Tab.4-2 Kapillaren

Tp / Rp		Anzahl n	mittl. Fläche (μm^2)	mittl. Durchmesser (μm)	Gesamtfläche (μm^2)
Tp 1	A	5	18,15	52,16	90,73
	C	5	22,49	59,11	112,44
Rp 1					
Tp 2	D	8	13,74	45,31	109,93
	F	6	27,17	61,17	163,00
Rp 2					
Tp 3	G	5	30,04	66,24	150,22
	I	5	29,57	68,02	147,86
Rp 3					
	K	5	22,28	56,76	111,41

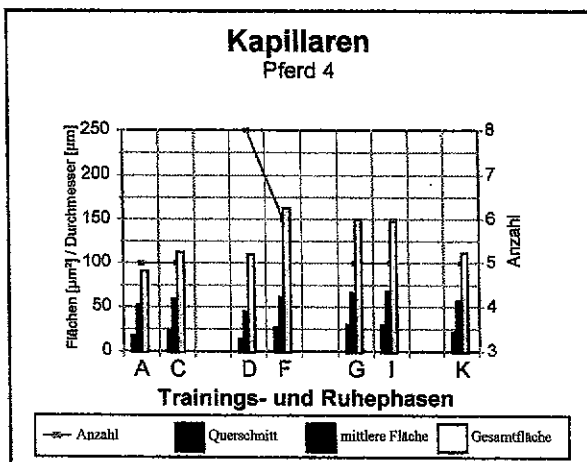


Abb. 4-2 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter

Tp: Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

A-K: Biopsieentnahmezeitpunkte (vor und nach jeder Trainingsphase und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmezeitpunkte: A und C: vor und nach der Tp 1

D und F: vor und nach der Tp 2

G und I: vor und nach der Tp 3

K: nach der Rp 3

A-C: Tp1 bei $V_{La1,5}$; D-F: Tp2 bei $V_{La2,5}$; G-I: Tp3 bei $V_{La4,0}$

C-D: Rp1;

F-G: Rp2;

I-K: Rp3

(* Bei der Beurteilung der trainingsbedingten Veränderungen an den Kapillaren wurde nur die mittlere Kapillarfläche berücksichtigt)

Tab. 4-3

PFERD 4		Myofibrillen		
Tp / Rp		Anzahl n	mittl. Fläche (μm^2)	Gesamtfläche (μm^2)
Tp 1	A	166	0,93	154
	C	182	0,77	140
Rp 1				
Tp 2	D	256	0,68	174
	F	215	0,66	143
Rp 2				
Tp 3	G	214	0,73	156
	I	213	0,76	162
Rp 3	K	249	0,69	172

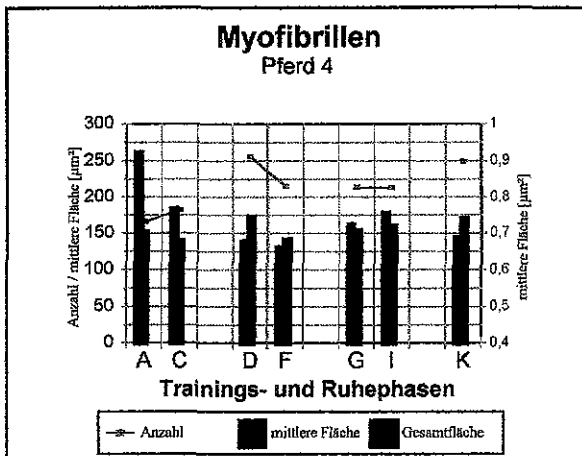


Abb. 4-3 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter

Tp: Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

A-K: Biopsieentnahmzeitpunkte (vor und nach jeder Trainingsphase und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmzeitpunkte: A und C: vor und nach der Tp 1
 D und F: vor und nach der Tp 2
 G und I: vor und nach der Tp 3
 K: nach der Rp 3

A-C: Tp1 bei $V_{La1,5}$ D-F: Tp2 bei $V_{La2,5}$ G-I: Tp3 bei $V_{La4,0}$

C-D: Rp1;

F-G: Rp2;

I-K: Rp3

Tabellarische Darstellung der mittleren Differenzen der Meßergebnisse in den Proben, die jeweils vor und nach der Trainingsperiode entnommen worden sind

Tab. 4-4

				Mitochondrien	
		Pfd 4	Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
			n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
V La1.5	Tp 1		30,00	-0,01	5,04
V La2.5	Tp 2		11,00	0,08	7,30
V La4.0	Tp 3		-15,00	0,11	5,53
				Kapillaren	
			Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
			n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
V La1.5	Tp 1		0,00	4,34	21,71
V La2.5	Tp 2		-2,00	13,43	53,07
V La4.0	Tp 3		0,00	-0,47	-2,36
				Myofibrillen	
			Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
			n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
V La1.5	Tp 1		16,00	-0,15	-13,22
V La2.5	Tp 2		-41,00	-0,02	-31,33
V La4.0	Tp 3		-1,00	0,03	6,15

Tp: Trainingsperiode

$V_{\text{La4.0}} - V_{\text{La1.5}} - V_{\text{La2.5}}$: die Laufgeschwindigkeit, die im Blut eine Laktatkonzentration von 1,5 - 2,5 - 4,0 mmol/l hervorruft.

(* Bei der Beurteilung der trainingsbedingten Veränderungen an den Kapillaren wurde nur die mittlere Kapillarfläche berücksichtigt)

Es ist aus dieser Tabelle ersichtlich, daß die stärkste Zunahme der Kapillaren und Myofibrillen bei $V_{\text{La4.0}}$ (Tp 3) zu beobachten war, während sich die Gesamtmitochondrienfläche bei $V_{\text{La2.5}}$ (Tp 2) am stärksten vergrößerte.

PFERD 5

Die Reihenfolge des Trainingsarten beim Pferd Nr. 5 war $V_{La2,5}$, $V_{La1,5}$, $V_{La4,0}$.

Aufgrund der nicht vorliegenden Probe zum Zeitpunkt F, die nach der 2. Trainingsperiode entnommen werden mußte, konnte die Trainingsart von $V_{La1,5}$ bei Pferd 5 nicht beurteilt werden.

Am Anfang des Trainingsprogrammes besaß das Pferd Nr. 5 einen größeren Anteil der Gesamtmitochondrienfläche als die Pferde Nr. 1, 2 und 6, die bei einem Wert von $9,17 \mu m^2$ lag.

Am Ende des ganzen Trainingsprogrammes bzw. nach der dritten Ruhephase war die Erhöhung der Gesamtmitochondrienfläche um beinahe 50 % nachzuweisen.

Bei Pferd Nr. 5 war eine negative Auswirkung der Trainingsart von $V_{La2,5}$, die in der ersten Trainingsphase durchgeführt worden ist, auf die morphometrisch ermittelten Parameter zu beobachten.

Mit dem Abstieg der Werte der gemessenen Parameter stellte dieses Versuchstier im Vergleich zu den anderen an den Untersuchungen beteiligten Pferden eine Ausnahme dar. Aus Tabelle 5-1 ist ersichtlich, daß eine Verminderung der gesamten Mitochondrienfläche von $9,17$ auf $7,81 \mu m^2$ erfolgte, die auf einer Abnahme des Mittelwertes der Mitochondrien von $0,17 \mu m^2$ auf $0,12 \mu m^2$ beruhte. Gleichzeitig verkleinerte sich der mittlere Wert der Kapillaren von $12,70 \mu m^2$ auf $10,70 \mu m^2$, während die Myofibrillen in dieser Trainingsphase unbeeinflusst blieben (s. Tabellen und Abbildungen 5-2 und 5-3).

In der folgenden Ruhephase, die nach der Trainingsart von $V_{La2,5}$ erfolgte, nahm die Gesamtmitochondrienfläche im Vergleich zum Ausgangswert ab. In dieser Ruhephase trat eine Vergrößerung der mittleren Kapillarfläche auf.

Weiterhin geht aus Tabelle und Abbildung 5-1 hervor, daß das Pferd Nr. 5 bei der Trainingsart von $V_{La4,0}$ eine Zunahme der Gesamtmitochondrienfläche von $15,01 \mu m^2$ auf $21,84 \mu m^2$ aufwies, die durch eine Erhöhung des mittleren Wertes der Mitochondrienfläche zustande kam. In dieser Trainingsphase war eine Vergrößerung des Mittelwertes der Kapillarfläche, von $15,87 \mu m^2$ auf $24,51 \mu m^2$, festzustellen. Die Parameter der Myofibrillen änderten sich nicht wesentlich (s. Tabellen und Abbildungen 5-2, 5-3).

Nach der dritten Ruhephase, die nach der Trainingsart von $V_{La4,0}$ erfolgte, fielen die Werte der gemessenen Parameter unter den Ausgangswert.

Tabelle 5-1 gibt die Ergebnisse der an den Mitochondrien durchgeführten Messungen wieder. Nach der dritten Ruhephase beobachtete man eine Abnahme der totalen Mitochondrienfläche von $21,84 \mu\text{m}^2$ auf $14,79 \mu\text{m}^2$, die aufgrund einer Verminderung der Anzahl der Mitochondrien, von 80 auf 35, zustande kam

Tabelle 5-4 gibt die mittleren Differenzen der berechneten Parameter für jede Trainingsart wieder.

Um die Unterschiede der einzelnen Trainingsarten festzustellen, wurden die Daten für jede Belastungsintensität ausgewertet, die bei den verschiedenen Blutlaktatkonzentrationen durchgeführt worden sind. So ergab sich für die totale Mitochondrienfläche nach der Trainingsart von $V_{La2,5}$ eine mittlere Differenz von $-1,36 \mu\text{m}^2$ und nach der Trainingsart von $V_{La4,0}$ eine Differenz von $6,83 \mu\text{m}^2$. Diese Mittelwerte unterschieden sich deutlich voneinander.

Die mittlere Differenz des mittleren Werts der Kapillarfläche nach der Trainingsart $V_{La2,5}$ betrug $-1,97 \mu\text{m}^2$ und nach $V_{La4,0}$ $8,64 \mu\text{m}^2$. Diese mittleren Differenzen waren unterschiedlich im Vergleich zu den mittleren Differenzen dieser Parameter, die bei den anderen Pferden gemessen wurden.

Die mittlere Differenz der mittleren Myofibrillenfläche lag nach der Trainingsart von $V_{La2,5}$ bei einem Wert von $0,07 \mu\text{m}^2$ und nach der Trainingsart $V_{La4,0}$ bei $-0,11 \mu\text{m}^2$.

Um darzustellen, ob die Veränderungen der untersuchten Parameter eine von der Zeit abhängige Tendenz aufwiesen, wurden die Daten für jede Trainingsphase ausgewertet und in Tabelle 5-5 dargestellt. Hierbei kamen die Intensitäten der Belastungen nicht in Betracht, so ergab sich eine Verminderung der Gesamtmitochondrienfläche und des Mittelwertes der Kapillarfläche nach der ersten Trainingsphase im Vergleich zur dritten Trainingsphase. In dieser Trainingsphase war die Vergrößerung der mittleren Mitochondrienfläche, die zu einer Erhöhung der gesamten Fläche der Mitochondrien führte, und der Kapillaren nachzuweisen.

Tab.5-1

PFERD 5		Mitochondrien		
Tp / Rp		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
Tp 1	A	54	0,17	9,17
	C	65	0,12	7,81
Rp 1				
Tp 2	D	52	0,12	6,47
	F			
Rp 2				
Tp 3	G	96	0,16	15,01
	I	80	0,27	21,84
Rp 3	K	35	0,42	14,79

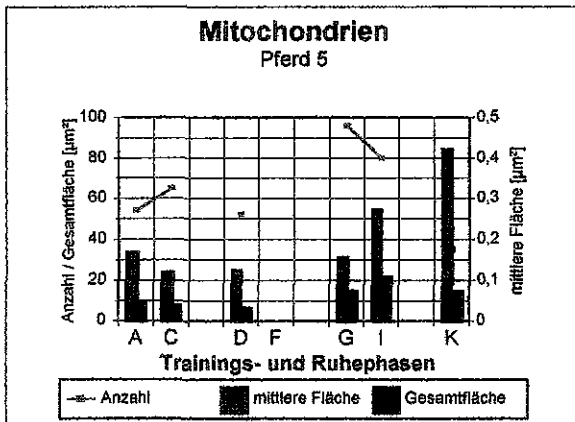


Abb. 5-1 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter (linke Achse für die Anzahl und gesamte Fläche der Mitochondrien, rechte Achse für die mittlere Fläche der Mitochondrien)

Tp: Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

A-K: Biopsieentnahmepunkte (vor und nach jeder Trainingsphase und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmepunkte: A und C: vor und nach der Tp 1
D und F: vor und nach der Tp 2
G und I: vor und nach der Tp 3
K: nach der Rp 3

A-C: Tp1 bei $V_{La2,5}$; D-F: Tp2 bei $V_{La1,5}$; G-I: Tp3 bei $V_{La4,0}$
C-D: Rp1; F-G: Rp2; I-K: Rp3

Tab.5-2 Kapillaren

Tp / Rp		Anzahl n	mittl. Fläche (μm^2)	mittl. Durchmesser (μm)	Gesamtfläche (μm^2)
Tp 1	A	5	12,70	42,34	63,52
	C	5	10,73	39,80	53,65
Rp 1					
Tp 2	D	5	21,03	55,44	105,17
	F		keine Probe		
Rp 2					
Tp 3	G	7	15,87	46,91	111,09
	I	5	24,51	61,78	122,55
Rp 3	K	7	20,01	53,41	140,07

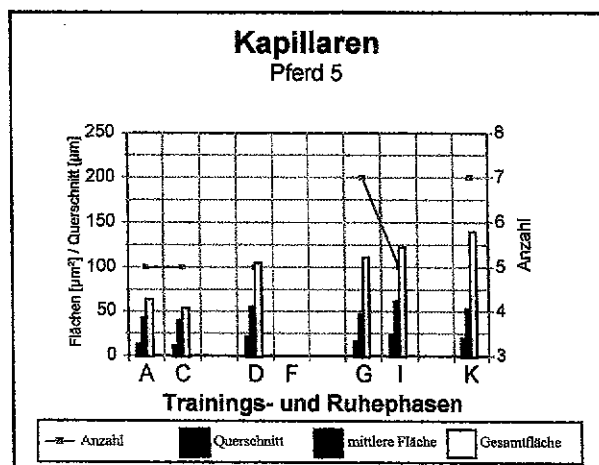


Abb. 5-2 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter

Tp: Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

A-K: Biopsieentnahmezeitpunkte (Vor und nach jeder Trainingsphase und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmezeitpunkte: A und C: vor und nach der Tp 1

D und F: vor und nach der Tp 2

G und I: vor und nach der Tp 3

K: nach der Rp 3

A-C: Tp1 bei $V_{La2,5}$; D-F: Tp2 bei $V_{La1,5}$; G-I: Tp3 bei $V_{La4,0}$

C-D: Rp1;

F-G: Rp2;

I-K: Rp3

(* Bei der Beurteilung der trainingsbedingten Veränderungen an den Kapillaren wurde nur die mittlere Kapillarfläche berücksichtigt)

Tab. 5-3

PFERD 5		Myofibrillen		
Tp / Rp		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
Tp 1	A	247	0,64	158
	C	208	0,71	147
Rp 1				
Tp 2	D	295	0,58	172
	F			
Rp 2				
Tp 3	G	237	0,71	168
	I	245	0,60	147
Rp 3	K	140	1,08	152

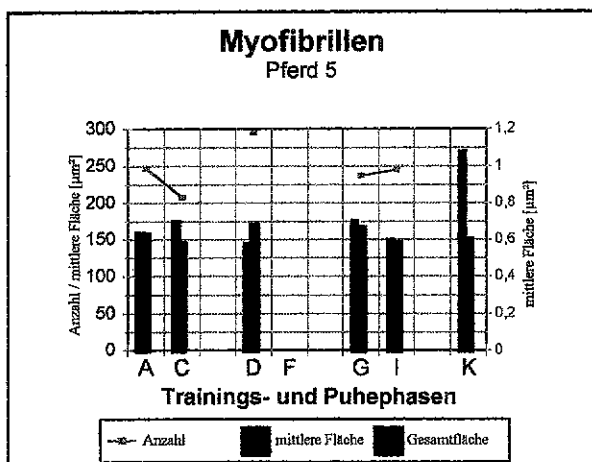


Abb. 5-3 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter

Tp: Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

A-K: Biopsieentnahmezeitpunkte (vor und nach jeder Trainingsphase und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmezeitpunkte: A und C: vor und nach der Tp 1

D und F: vor und nach der Tp 2

G und I: vor und nach der Tp 3

K: nach der Rp 3

A-C: Tp1 bei $V_{La2,5}$; D-F: Tp2 bei $V_{La1,5}$; G-I: Tp3 bei $V_{La4,0}$

C-D: Rp1;

F-G : Rp2;

I-K: Rp3

Tabellarische Darstellung der mittleren Differenzen der Meßergebnisse in den Proben, die jeweils vor und nach der Trainingsperiode entnommen worden sind

Tab. 5-4

		Mitochondrien			
	Pfd 5	Anzahl	mittl.	Gesamtfläche	
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)	
V La2.5	Tp 1	11,00	-0,05	-1,36	
V La1.5	Tp 2	keine Probe			
V La4.0	Tp 3	-16,00	0,12	6,84	
		Kapillaren			
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche	mittl.
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)	Durchmesser (μm)
V La2.5	Tp 1	0,00	-1,97	-9,87	-2,54
V La1.5	Tp 2	keine Probe			
V La4.0	Tp 3	-2,00	8,64	11,46	14,87
		Myofibrillen			
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche	
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)	
V La2.5	Tp 1	-39,00	0,07	-11,35	
V La1.5	Tp 2	keine Probe			
V La4.0	Tp 3	8,00	-0,11	-20,39	

Tp: Trainingsperiode

$V_{La4,0} - V_{La1,5} - V_{La2,5}$: die Laufgeschwindigkeit, die im Blut eine Laktatkonzentration von 1,5 - 2,5 - 4,0 mmol/l hervorruft

(* Bei der Beurteilung der trainingsbedingten Veränderungen an den Kapillaren wurde nur die mittlere Kapillarfläche berücksichtigt)

Es ist aus dieser Tabelle zu merken, daß die Trainingsart $V_{La2,5}$ bei diesem Pferd einen negativen Einfluß auf die Mitochondrien und Kapillaren $V_{La2,5}$.

PFERD 6:

Die Reihenfolge der im Trainingsprogramm eingesetzten Trainingsarten beim Pferd Nr. 6 sind $V_{La2,5}$, $V_{La4,0}$, $V_{La1,5}$. Es ist zu bemerken, daß die Gesamtmitochondrienfläche nach jeder Trainingsphase im verschiedenen Ausmaß und in verschiedener Weise in Abhängigkeit von den durchgeführten Trainingsarten zunahm.

Es ist aus Tabelle 6-1 und Abbildung 6-1 ersichtlich, daß die größte Zunahme der totalen Mitochondrienfläche nach der dritten Trainingsperiode (bei $V_{La1,5}$) von $11,13 \mu m^2$ auf $17,24 \mu m^2$ auftrat. Sie beruht auf eine Vergrößerung des Mittelwertes der Mitochondrienfläche von $0,14 \mu m^2$ auf $0,25 \mu m^2$. Die Mitochondrienanzahl sank von 80 auf 68. Die zweitgrößte Erhöhung der gesamten Mitochondrienfläche (um 50 %) wurde nach der Trainingsart von $V_{La2,5}$ im Vergleich zum Ausgangswert nachgewiesen. Die Anzahlerhöhung der Mitochondrien bei $V_{La2,5}$ führt zu einem Anstieg der Gesamtmitochondrienfläche im Gegensatz zu den ermittelten Werten der Trainingsart $V_{La1,5}$. Der Vergleich der Trainingsart $V_{La1,5}$ mit der Trainingsart $V_{La2,5}$ zeigt eine Erhöhung der gesamten Fläche der Mitochondrien bei $V_{La1,5}$. Diese entsteht durch eine Zunahme des Mittelwertes der Mitochondrien.

Während sich der Mittelwert der Mitochondrienfläche bei $V_{La4,0}$, die in der 2. Trainingsphase eingesetzt wurde, nicht änderte, war eine Vermehrung der Mitochondrienanzahl von 77 auf 96 nachzuweisen, die eine Zunahme der gesamten Mitochondrienfläche von $10,54 \mu m^2$ auf $13,20 \mu m^2$ verursachte.

Auffallend war die geringe Erhöhung der Gesamtmitochondrienfläche bei der Trainingsart $V_{La4,0}$. Diese gilt sowohl im Vergleich zu den anderen geprüften Trainingsarten beim Pferd Nr. 6, als auch zu den nach der $V_{La4,0}$ gemessenen Werten der Gesamtmitochondrienfläche bei den anderen an der Untersuchung beteiligten Pferden.

Tabelle 6-2 und Abbildung 6-2 enthält die Ergebnisse der an den Kapillaren festgestellten Werten der untersuchten Parameter.

In Abbildung 6-2 beobachtet man die Erhöhung des Mittelwertes der Kapillarfläche bei der $V_{La1,5}$ (Tp 3) von $19 \mu m^2$ auf $48 \mu m^2$. Dieser Anstieg war höher als derjenige der restlichen geprüften Trainingsarten. Bei der Trainingsart von $V_{La4,0}$ (Tp 2) war eine geringere Abnahme des Mittelwertes der Kapillarfläche zu beobachten.

Nach der Trainingsart von $V_{La1,5}$ erfolgte eine Vergrößerung des Mittelwertes der Myofibrillenfläche von $0,6 \mu m^2$ auf $1,043 \mu m^2$, während sich die Myofibrillen bei $V_{La4,0}$ und bei der $V_{La2,5}$ nicht wesentlich änderten.

Aus Abb. 6- Tabelle 6-1, 2, 3 und Abbildung 6-1,2, 3 wird die Rückbildung der gesamten Fläche der Mitochondrien von $17,24 \mu m^2$ auf $13,14 \mu m^2$ und des Mittelwertes der Fläche der Kapillaren von $48 \mu m^2$ auf $23 \mu m^2$ sowie der Myofibrillen von $0,98 \mu m^2$ auf $0,57 \mu m^2$ nach der dritten Ruhephase, die nach der Trainingsart von $V_{La1,5}$ erfolgte, ersichtlich.

Es wird aus Abbildung 6-3 deutlich, daß keine wesentlichen Effekte der zweiten Ruhephase auf die Myofibrillen zu beobachten waren.

Es wurde keine wesentliche Veränderung des Mittelwerts der Kapillarfläche bei der Trainingsart von $V_{La2,5}$ und $V_{La4,0}$ nachgewiesen. Dagegen war eine starke Zunahme des Mittelwerts der Kapillarfläche bei der Trainingsart $V_{La1,5}$ festzustellen.

Um deutlich darzustellen, ob es sich um einen Effekt der Zeit auf die hier untersuchten Parameter handelte, wurde die Ergebnisse in Tabelle 6-4 zusammengefaßt. Bei den Werten der Mitochondrien und den Mittelwerten der Myofibrillenfläche war eine von der Zeit unabhängige Tendenz in der Entwicklung der Zunahme ihrer Parameter zu beobachten. Die gesamte Mitochondrienfläche erhöhte sich in der dritten Trainingsperiode stärker als in den anderen geprüften Trainingsphasen. Diese wurde von der ersten Trainingsperiode gefolgt. Die Kapillarfläche nahm in der dritten Trainingsperiode deutlich zu, während in der zweiten Trainingsphase eine Verminderung der mittleren Kapillarfläche auftrat.

Tab.6-1

Mitochondrien				
PFERD 6				
Tp / Rp		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
Tp 1	A	51	0,17	8,81
	C	73	0,18	12,88
Rp 1				
Tp 2	D	77	0,14	10,54
	F	96	0,14	13,20
Rp 2				
Tp 3	G	80	0,14	11,13
	I	68	0,25	17,24
Rp 3				
Rp 3	K	86	0,15	13,14

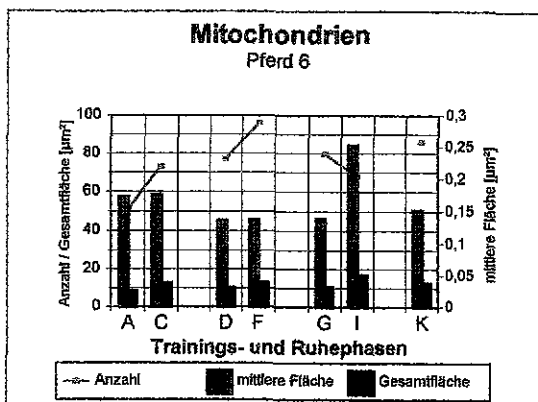


Abb. 6-1 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter (linke Achse für die Anzahl und gesamte Fläche der Mitochondrien, rechte Achse für die mittlere Fläche der Mitochondrien)

Tp: Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

A-K: Biopsieentnahmezeitpunkte (Vor und nach jeder Trainingsphase und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmezeitpunkte: A und C: vor und nach der Tp 1

D und F: vor und nach der Tp 2

G und I: vor und nach der Tp 3

K: nach der Rp 3

A-C: Tp1 bei $V_{La2,5}$; D-F: Tp2 bei $V_{La4,0}$; G-I: Tp3 bei $V_{La1,5}$

C-D: Rp1;

F-G : Rp2;

I-K: Rp3

Tab.6-2 Kapillaren

Tp / Rp		Anzahl	mittl.	mittl.	Gesamtfläche
		n	Fläche (μm^2)	Durchmesser (μm)	(μm^2)
Tp 1	A	5	19	53	95
	C	5	20	54	99
Rp 1					
Tp 2	D	5	20	45	100
	F	7	17	40	119
Rp 2					
Tp 3	G	5	19	51	94
	I	5	48	83	238
Rp 3	K	6	23	59	135

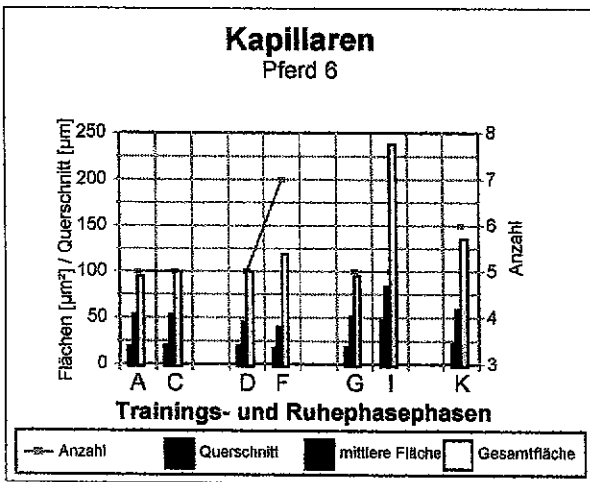


Abb. 6-2 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter

Tp: Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

A-K: Biopsieentnahmezeitpunkte (vor und nach jeder Trainingsphase und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmezeitpunkte: A und C: vor und nach der Tp 1

D und F: vor und nach der Tp 2

G und I: vor und nach der Tp 3

K: nach der Rp 3

A-C: Tp1 bei $V_{La2,5}$; D-F: Tp2 bei $V_{La4,0}$; G-I: Tp3 bei $V_{La1,5}$

C-D: Rp1;

F-G: Rp2;

I-K: Rp3

(* Bei der Beurteilung der trainingsbedingten Veränderungen an den Kapillaren wurde nur die mittlere Kapillarfläche berücksichtigt)

Tab. 6-3

PFERD 6		Myofibrillen		
Tp / Rp		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
Tp 1	A	243	0,72	174
	C	238	0,58	137
Rp 1				
Tp 2	D	228	0,69	158
	F	246	0,61	149
Rp 2				
Tp 3	G	270	0,64	174
	I	169	0,98	165
Rp 3	K	263	0,57	149

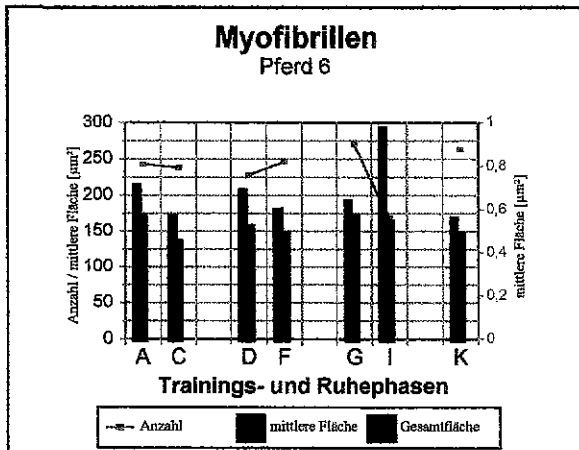


Abb. 6-3 Graphische Darstellung der gemessenen Parameter

Tp: Trainingsperiode

Rp: Ruheperiode

A-K: Biopsieentnahmezeitpunkte (Vor und nach jeder Trainingsphase und am Ende der letzten Ruhephase)

Biopsieentnahmezeitpunkte: A und C: vor und nach der Tp 1
 D und F: vor und nach der Tp 2
 G und I: vor und nach der Tp 3
 K: nach der Rp 3

A-C: Tp1 bei $V_{La2,5}$; D-F: Tp2 bei $V_{La4,0}$; G-I: Tp3 bei $V_{La1,5}$

C-D: Rp1;

F-G: Rp2;

I-K: Rp3

Tabellarische Darstellung der mittleren Differenzen der Meßergebnisse in den Proben, die jeweils vor und nach der Trainingsperiode entnommen worden sind

Tab. 6-4

			Mitochondrien		
	Pfd 6	Anzahl	mittl.	Gesamtfläche	
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)	
V La2.5	Tp 1	22,00	0,00	4,07	
V La4.0	Tp 2	19,00	0,00	2,66	
V La1.5	Tp 3	-12,00	0,11	6,11	
			Kapillaren		
		Anzahl	mittl.	mittl.	Gesamtfläche
		n	Fläche (μm^2)	Durchmesser (μm)	(μm^2)
V La2.5	Tp 1	0,00	0,90	0,27	4,51
V La4.0	Tp 2	2,00	-2,88	-5,20	19,59
V La1.5	Tp 3	0,00	28,66	32,25	143,30
			Myofibrillen		
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche	
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)	
V La2.5	Tp 1	-5,00	-0,14	-36,82	
V La4.0	Tp 2	18,00	-0,09	-9,32	
V La1.5	Tp 3	-101,00	0,34	-8,28	

Tp: Trainingsperiode

$V_{\text{La}4,0} - V_{\text{La}1,5} - V_{\text{La}2,5}$: die Laufgeschwindigkeit, die im Blut eine Laktatkonzentration von 1,5 - 2,5 - 4,0 mmol/l hervorruft

(* Bei der Beurteilung der trainingsbedingten Veränderungen an den Kapillaren wurde nur die mittlere Kapillarfläche berücksichtigt)

Es wird aus dieser Tabelle deutlich, daß die stärkste Veränderung an den untersuchten Parameter bei der Trainingsart von $V_{\text{La}1,5}$ (Tp3) zustandekam, gefolgt von der Trainingsart $V_{\text{La}2,5}$ (Tp1).

3.3.2 Effekt der Trainingsarten und Zeit auf die Muskelvariablen

Die am Muskel als eine der aussagekräftigen Untersuchungsmethoden erachtete Morphometrie erlaubte uns, die vom Trainingzustand abhängigen Veränderungen der Ultrastrukturen der Muskelzelle zu quantifizieren und die Effizienz der verschiedenen Trainingsarten miteinander zu vergleichen.

Nach der Erfassung der obengenannten Parameter in Ruhe, vor und nach den Trainingsphasen, und der Beschreibung der *trainings-* und *ruhebedingten* Skelettmuskelveränderungen bei jedem Pferd wurden die Einflüsse der einzelnen Trainingsarten auf die Muskelvariablen bei sämtlichen Probanden analysiert, um daraus die optimale Trainingsart für die Erhöhung der oxidativen Kapazität der Muskelzelle und für die Verbesserung der Ausdauerleistungsfähigkeit eines Pferdes zu ermitteln.

3.3.2.1 Effekt der verschiedenen Trainingsarten auf die Mitochondrien:

Tabelle 7-1 gibt die Ergebnisse der mittleren Differenzen der an den Mitochondrien gemessenen Parameter in Abhängigkeit von den verschiedenen Trainingsarten wieder, die zusätzlich graphisch und bildlich in Abb. 7-4, -5, -6, -7 dargestellt wurden.

Aus Tabelle 7-1 und Abbildungen 7-1, 2 und 3 ist es ersichtlich, daß die Zuwachsraten der gesamten, mittleren Fläche und der Anzahl der Mitochondrien in Abhängigkeit von der Trainingsart schwankte. Die Ergebnisse spiegelten damit wieder, daß die durch das Training bedingten Veränderungen an den Mitochondrien nicht im gleichen Ausmaß und in der gleichen Weise zustande kamen.

Anhand der an den Mitochondrien festgestellten Ergebnisse sind die Trainingsarten von der $V_{La1,5}$ und $V_{La2,5}$ als effiziente Trainingsarten darzustellen. Die bei der $V_{La2,5}$ berechnete mittlere Differenz der Gesamtmitochondrienfläche bei sämtlichen Probanden lag bei einem Wert von $6,04 \mu m^2$, die bei der Trainingsart von $V_{La1,5}$ bei $6,14 \mu m^2$ und bei der Trainingsart von $V_{La4,0}$ bei $4,82 \mu m^2$ betrugen. Es ist festzustellen, daß die mittlere Zuwachsrate der Gesamtmitochondrienfläche bei den Trainingsarten von $V_{La1,5}$ und $V_{La2,5}$ nahezu parallel verliefen.

Weiterhin ist in Abbildungen 7-1, 2 und 3 zu beobachten, daß die Erhöhung der gesamten Mitochondrienfläche bei diesen Trainingsarten nicht in gleicher Weise zustande kam. Die bei der Trainingsart von $V_{La1,5}$ festgestellte Vergrößerung der mittleren Fläche der Mitochondrien, deren mittleren Zuwachsrate bei durchschnittlich $0,09 \mu m^2$ lag, führte zu einem Anstieg der Gesamtmitochondrienfläche, während bei den Trainingsarten von $V_{La2,5}$ und $V_{La4,0}$ sowohl eine Vergrößerung als auch eine Vermehrung der Mitochondrien von größerer Bedeutung waren. Bei der Trainingsart von $V_{La2,5}$ war die Anzahlerhöhung der Mitochondrien am stärksten zu beobachten, deren mittleren Differenz des Zuwachses bei durchschnittlich 18,16 lag, wurde von der Trainingsart $V_{La4,0}$ gefolgt.

Die bei der $V_{La4,0}$ gemessene mittlere Differenz der Anzahl der Mitochondrien lag bei einem Wert von 10,17. Diese wurde bei der Trainingsart von $V_{La1,5}$ als geringste ermittelt. Die bei den Trainingsarten von $V_{La2,5}$ und $V_{La4,0}$ gemessene mittlere Zuwachsrate der mittleren Mitochondrienfläche lag bei fast gleichem Wert von $0,03-0,04 \mu m^2$. Bei der $V_{La1,5}$ betrug sie $0,09 \mu m^2$.

Bei der Beurteilung der Effektivität der Trainingsarten zur Verbesserung der oxidativen Kapazität und der Ausdauerleistungsfähigkeit messen die Zuwachsrate der Mitochondrien zu. Demnach sind die Trainingsarten von $V_{La1,5}$ und $V_{La2,5}$ besser als die Trainingsart von $V_{La4,0}$.

Tab. 7-1 Tabellarische Darstellung der mittleren Differenzen der Parameter in Abhängigkeit von den Trainingsarten

Mitochondrien				
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
V La1,5		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
Pfd 5	Tp 2			
Pfd4	Tp 1	30,00	-0,01	5,04
Pfd1	Tp 2	-7,00	0,04	2,77
Pfd3	Tp 1	42,00	0,03	9,29
Pfd6	Tp 3	-12,00	0,11	6,11
Pfd2	Tp 3	-40,00	0,25	7,49
Zuwachs (V La1,5)		2,60	0,09	6,14
Standardabweichung		33,25	0,10	2,46
V La2,5				
Pfd 6	Tp 1	22,00	0,11	4,07
Pfd 5	Tp 1	11,00	0,25	-1,36
Pfd4	Tp 2	11,00	0,08	7,30
Pfd3	Tp 3	8,00	0,05	6,63
Pfd 2	Tp 2	28,00	0,00	4,68
Pfd1	Tp 3	29,00	0,10	14,95
Zuwachs (V La2,5)		18,16	0,03	6,04
Standardabweichung		11,57	0,08	5,32
V La4,0				
Pfd 2	Tp 1	16,00	0,03	4,70
Pfd 6	Tp 2	19,00	0,00	2,66
Pfd1	Tp 1	35,00	-0,04	4,04
Pfd4	Tp 3	-15,00	0,11	5,53
Pfd3	Tp 2	22,00	0,02	5,14
Pfd 5	Tp 3	-16,00	0,12	6,84
Mitochondrien				
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
Ausgangswerte		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
Pfd 1	A	44.00	0.19	8.56
Pfd 2	A	81.00	0.11	8.95
Pfd 3	A	80.00	0.13	10.13
Pfd 4	A	65.00	0.19	12.03
Pfd 5	A	54.00	0.17	9.17
Pfd 6	A	51.00	0.17	8.81
durchschnittlich	A	62.50	0.16	9.61
Standardabweichung		15.50	0.03	1.30

Tp: Trainingsperiode

V_{La1,5 - 2,5 - 4,0} : die Laufgeschwindigkeit, die im Blut eine Laktatkonzentration von 1,5 - 2,5 - 4,0 mmol/l hervorruft.

A: Biopsieentnahmezeitpunkt (vor Beginn des Trainingsprogrammes)

Die Meßergebnisse wurden hier nach den Trainingsarten differenziert.

(* Trainingsperiodenreihenfolge unberücksichtigt)

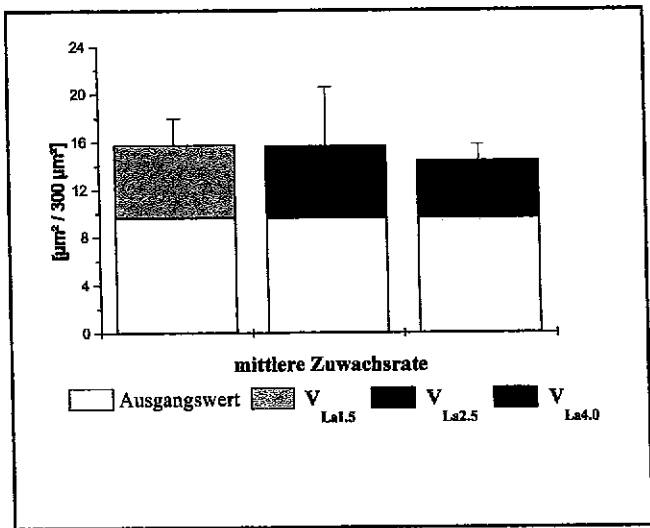


Abb. 7-1 Die trainingsabhängige Zuwachsrate der Gesamtmitochondrienfläche

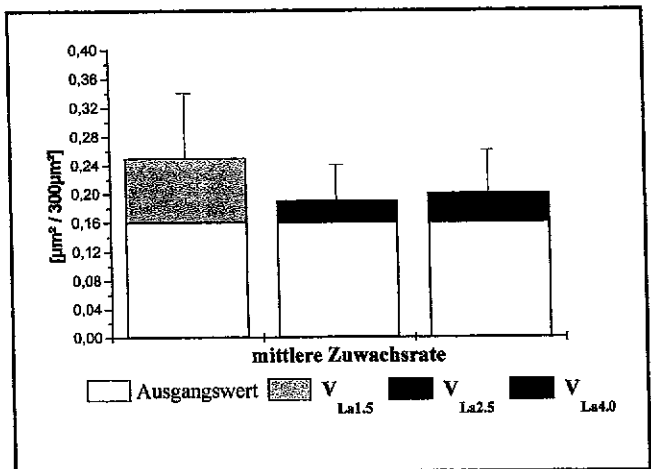


Abb. 7-2 Die trainingsabhängige Zuwachsrate der mittleren Mitochondrienfläche

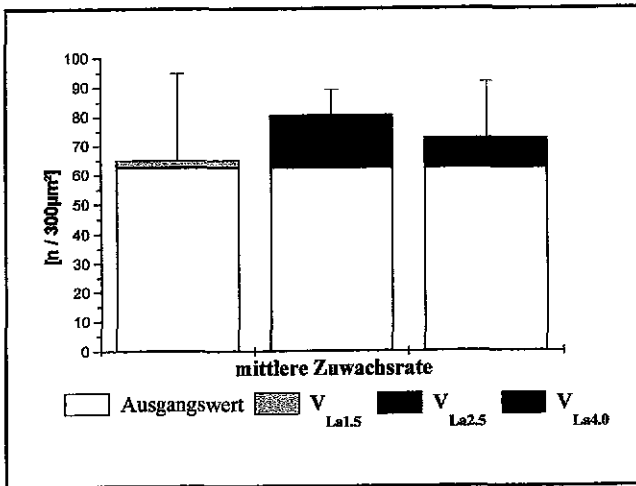


Abb. 7-3 Die trainingsabhängige Zuwachsrate der Mitochondrienanzahl

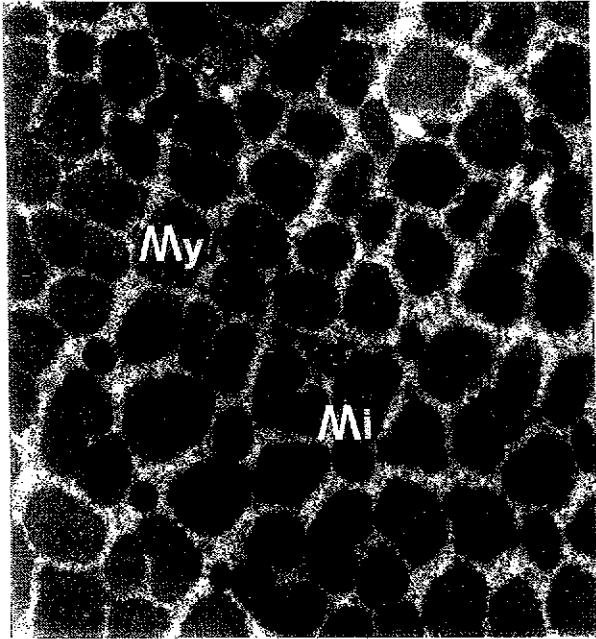


Abb. 7-4: Muskelfaserquerschnitt mit kleinen und wenigen Mitochondrien (Mi)
vor Beginn des Trainingsprogrammes.
(Pferd Nr. 1, Vergr. 16 000 x)

My: Myofibrillen

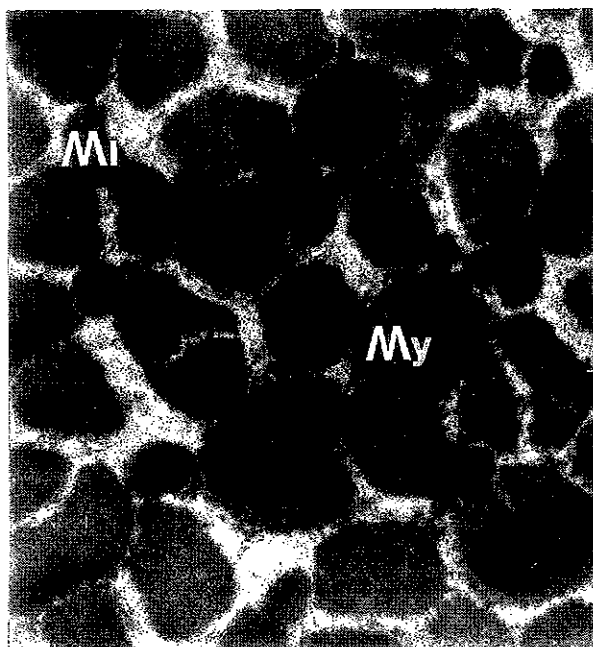


Abb. 7-5: Deutliche Vergrößerung der Mitochondrien (Mi) und Myofibrillen (My) nach einer Trainingsperiode bei $V_{La1,5}$.
(Pferd Nr. 2, Trainingsperiode 3, Vergr.: 16 000)

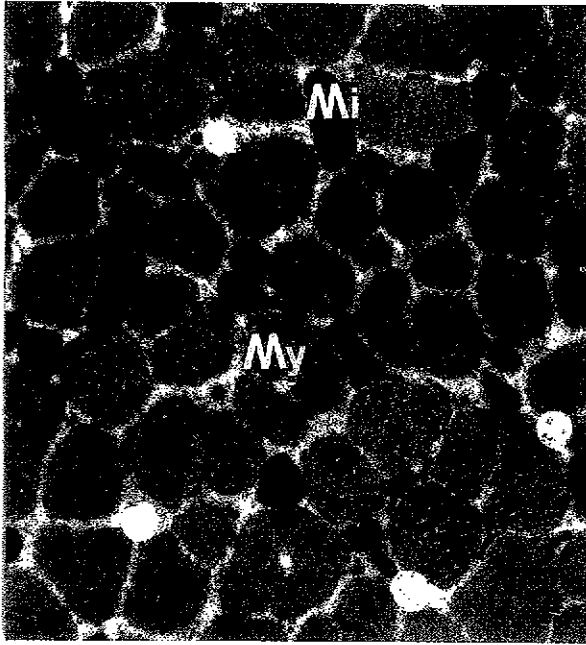


Abb. 7-6: Vergrößerung und Vermehrung der Mitochondrien (Mi) bei der Trainingsart $V_{La2,5}$ im Vergleich zur Ruhephase und auch zur Trainingsart von $V_{La1,5}$ (Pferd Nr. 2, Trainingsperiode 2, Vergr.: 16 000 x)

My: Myofibrillen

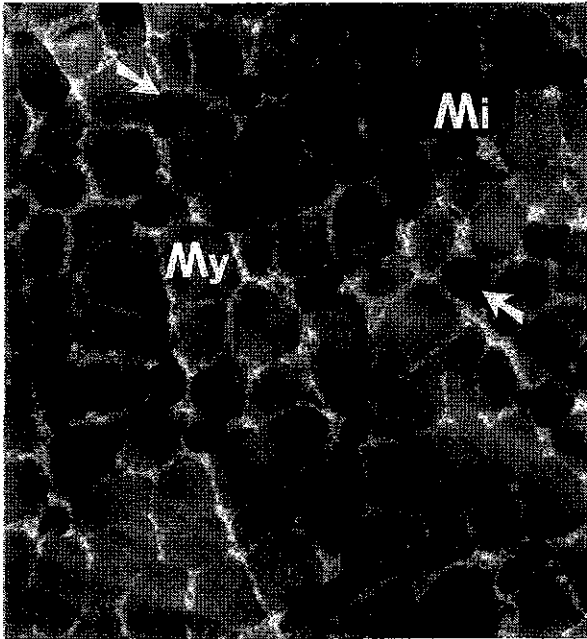


Abb. 7-7: Die Pfeile zeigen vermehrte und vergrößerte Mitochondrien (Mi) bei der Trainingsart $V_{L34,0}$
(Pferd Nr. 1, Trainingsperiode 1, Vergr.: 16 000 x)

My: Myofibrillen

3.3.2.2 Effekt der Zeit auf die Mitochondrien

Um den Effekt der Zeit auf die Mitochondrien zu bestimmen, wurden die an den Mitochondrien erhaltenen Meßergebnisse nach der Abfolge der Trainingsperioden differenziert.

Es ist aus Tabelle 7-2 und Abbildungen 7-8, 7-9, 7-10 ersichtlich, daß die stärkste Zunahme der mittleren und gesamten Fläche der Mitochondrien in der dritten Trainingsperiode zustande kamen, während bei dieser Trainingsperiode eine Verminderung der Anzahl der Mitochondrien zu verzeichnen war. Die berechnete mittlere Differenz der gesamten Mitochondrienfläche lag nach der dritten Trainingsperiode bei einem Wert von $7,92 \mu\text{m}^2$, nach der zweiten Trainingsperiode bei $4,51 \mu\text{m}^2$ und nach der ersten Trainingsperiode bei $4,30 \mu\text{m}^2$. Außerdem war zu beobachten, daß die nach der dritten Trainingsperiode festgestellte Erhöhung der Gesamtmitochondrienfläche durch die Vergrößerung der Mitochondrien zustande kam, während sich die Mitochondrienanzahl bei dieser Trainingsperiode verminderte, deren berechnete mittlere Differenz $-7,67$ betrug. Nach der ersten Trainingsperiode wurde eine durch eine Vermehrung bedingte Zunahme der Gesamtmitochondrienfläche festgestellt. Die mittlere Differenz der Mitochondrienanzahl lag nach der ersten Trainingsperiode durchschnittlich bei 26,00. Bei der zweiten Trainingsperiode handelte es sich um eine Vermehrung und eine Vergrößerung der Mitochondrien, die eine Erhöhung der gesamten Mitochondrienfläche verursachten.

Tab. 7-2 Tabellarische Darstellung der Meßergebnisse der mittleren Differenzen der Parameter in Abhängigkeit von den Trainingsperioden

Mitochondrien				
TP 1		Anzahl n	mittl. Fläche (μm^2)	Gesamtfläche (μm^2)
	Pfd1	35,00	-0,04	4,04
	Pfd4	30,00	-0,01	5,04
	Pfd5	11,00	-0,05	-1,36
	Pfd3	42,00	0,03	9,29
	Pfd2	16,00	0,03	4,70
	Pfd6	22,00	0,00	4,07
Zuwachs (TP 1)		26,00	-0,00	4,30
Standardabweichung		11,78	0,03	3,40
TP2	Pfd5			
	Pfd1	-7,00	0,04	2,77
	Pfd6	19,00	0,00	2,66
	Pfd2	28,00	0,00	4,68
	Pfd3	22,00	0,02	5,14
	Pfd4	11,00	0,08	7,30
Zuwachs (TP 2)		14,60	0,03	4,51
Standardabweichung		13,54	0,03	1,91
TP3				
	Pfd6	-12,00	0,11	6,11
	Pfd2	-40,00	0,25	7,49
	Pfd1	29,00	0,10	14,95
	Pfd4	-15,00	0,11	5,53
	Pfd5	-16,00	0,12	6,84
	Pfd3	8,00	0,05	6,63
Zuwachs (TP 3)		-7,67	0,12	7,92
Standardabweichung		23,57	0,07	3,50

TP: Trainingsperiode

Die Meßergebnisse wurden nach der Abfolge der Trainingsperioden differenziert.

(*Die Trainingsarten unberücksichtigt)

Trainingsperiode 1 war die erste Trainingsperiode, wo die Pferde zum ersten Mal das Training gegangen sind. In dieser ersten Trainingsperiode wurden unterschiedlichen Trainingsarten verwandt, wie in der Tabelle F auf Seite 39 wiedergegeben ist. Bei dieser Zusammenstellung wurde nur verglichen, ob die Pferde nach der ersten, zweiten und dritten Trainingsperiode Unterschiede in der Anzahl und der Fläche der Mitochondrien aufwiesen.

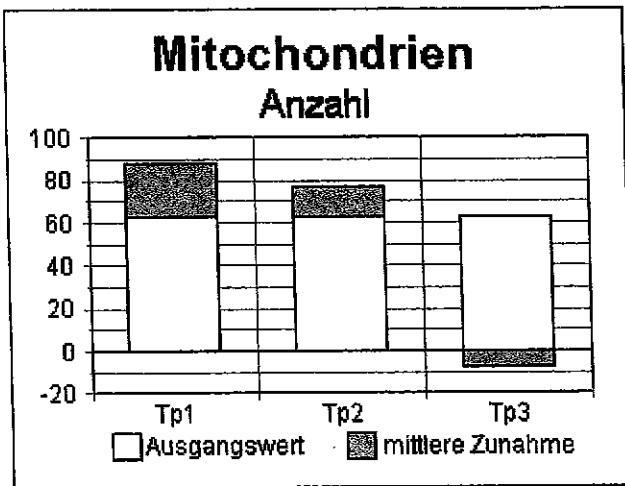


Abb. 7-8 Die von der Zeit abhängige Zuwachsrate der Mitochondrienanzahl

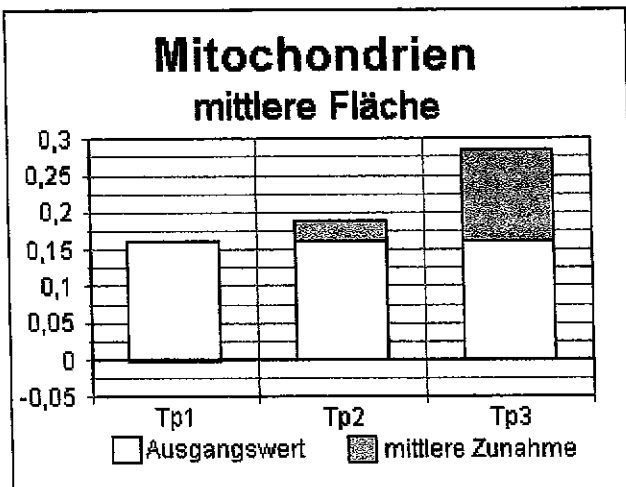


Abb. 7-9 Die von der Zeit abhängige Zuwachsrate der mittleren Mitochondrienfläche

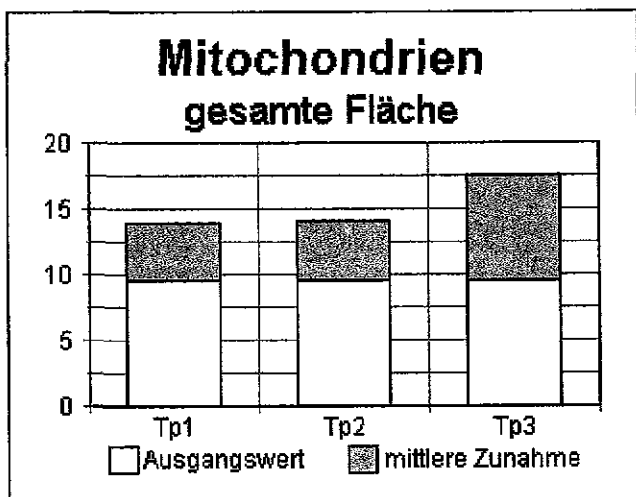


Abb. 7-10 Die von der Zeit abhängige Zuwachsrate der gesamten
Mitochondrienfläche

3.3.2.3 Effekt der verschiedenen Trainingsarten auf die Kapillaren

Bestimmt wurde bei unseren Probanden die mittlere Fläche der Kapillaren.

Tabelle 8-1 gibt die Ergebnisse der mittleren Differenzen für sämtliche Pferde in Abhängigkeit von den Trainingsarten wieder, die in Abbildung 8-1 zusätzlich graphisch dargestellt sind. Bildliche Darstellung der trainingsabhängige Veränderungen an den Kapillaren findet man in den Abbildungen 8-2, -3, -4, -5.

Ausgehend von der mittleren Kapillarfläche nach den Belastungen und der trainingsbedingten Veränderungen wurde versucht, eine Verknüpfung zwischen der Vergrößerung der Kapillarfläche und der Trainingsarten herzustellen. Beim Betrachten dieser ergab sich eine durch Training induzierte Vergrößerung der Kapillaren.

Es ist zu beobachten, daß sich die Zuwachsraten der mittleren Kapillarfläche, die nach verschiedenen Trainingsarten berechnet worden sind, relativ stark unterscheiden. Die Zuwachsrate der mittleren Kapillarfläche bei der $V_{La1,5}$ war deutlich größer im Vergleich zu den anderen Trainingsarten. Die bei sämtlichen Pferden festgestellte mittlere Differenz der mittleren Kapillarfläche bei der $V_{La1,5}$ lag bei durchschnittlich $9,92 \mu m^2$, bei der $V_{La2,5}$ bei $6,10 \mu m^2$ und bei der $V_{La4,0}$ bei einem Wert von $0,87 \mu m^2$.

Wie wir aus den Resultaten entnehmen konnten, bestanden zwischen den Pferden, die die gleichen Trainingsarten absolvierten, eindeutige individuelle Unterschiede in den Veränderungen der mittleren Kapillarfläche. Das Pferd Nr. 6 und Nr. 1 reagierten auf die Trainingsart von $V_{La1,5}$ mit der größten Zunahme der Kapillarfläche, deren mittleren Differenz bei Pferd Nr. 6 $28,66 \mu m^2$ und bei Pferd Nr. 1 $15,93 \mu m^2$ betrug. Pferd Nr. 3 wies bei dieser Trainingsart eine Abnahme auf.

Weiterhin geht aus Tabelle 8-1 hervor, daß die Pferde Nr. 4, 2, 3 eine durch das Training bedingte ($V_{La2,5}$) stärkere Vergrößerung der Kapillarfläche zeigten, im Vergleich zu den Pferden Nr. 6 und 1, bei denen keine wesentliche Zunahme der Kapillarfläche festzustellen war.

Das Pferd Nr. 5 wies bei dieser Trainingsart eine Verkleinerung der Kapillarfläche auf. Die bei der Trainingsart von $V_{La2,5}$ gemessenen mittleren Differenzen des Mittelwertes der Kapillarfläche bei Pferd Nr. 4 betrugen $13,43 \mu m^2$, bei Pferd Nr. 2 $11,96 \mu m^2$ und bei Pferd Nr. 3 $11,55 \mu m^2$.

Die Abbildung 8-1 veranschaulicht, daß sich die Kapillaren bei der Trainingsart von $V_{La4,0}$ nicht wesentlich veränderten. Die für alle Versuchstiere als durchschnittlich dargestellte mittlere Differenz der mittleren Kapillarfläche bei der $V_{La4,0}$ lag bei einem Wert von $0,87 \mu m^2$. Diese war deutlich niedriger als bei den anderen Belastungen festgestellt. Außerdem gab es individuelle Unterschiede. Bei dieser Trainingsart wies das Pferd Nr. 5 die stärkste Zunahme der Kapillarfläche auf, während die Pferde Nr. 6, 4, 3 auf die Trainingsart von $V_{La4,0}$ mit einer Abnahme der Kapillarfläche reagierten (Tabelle 8-1).

Zusammenfassend ist zu sagen, daß die Versuchstiere ihre Kapillarfläche bei den Trainingsarten von $V_{La1,5}$ und $V_{La2,5}$ mehr vergrößerten, als bei der Trainingsart von $V_{La4,0}$, bei der lediglich eine geringfügige Veränderung der Kapillarfläche zu beobachten war. (s. Abb. 8-1)

Tab. 8-1 Ergebnisse der Kapillarflächenverschiebung in Abhängigkeit von der Trainingsart

Kapillaren				
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
V La1,5		n	Fläche (µm²)	(µm²)
Pfd5	Tp 2			
Pfd4	Tp 1	0,00	4,34	21,71
Pfd1	Tp 2	-2,00	15,93	43,05
Pfd3	Tp 1	-1,00	-2,67	-26,33
Pfd6	Tp 3	0,00	28,66	143,30
Pfd2	Tp 3	0,00	3,32	16,61
Zuwachs (V La1,5)		-0,60	9,92	39,67
Standardabweichung		0,89	12,45	63,17
V La2,5				
Pfd6	Tp 1	0,00	0,90	4,51
Pfd5	Tp 1	0,00	-1,97	-9,87
Pfd4	Tp 2	-2,00	13,43	53,07
Pfd3	Tp 3	1,00	11,55	86,07
Pfd2	Tp 2	0,00	11,96	59,79
Pfd1	Tp 3	0,00	0,76	3,79
Zuwachs (V La2,5)		-0,17	6,10	32,89
Standardabweichung		0,98	6,91	38,57
V La4,0				
Pfd 2	Tp 1	1,00	0,76	17,74
Pfd 6	Tp 2	2,00	-2,88	19,59
Pfd1	Tp 1	0,00	1,94	11,67
Pfd4	Tp 3	0,00	-0,47	-2,36
Pfd3	Tp 2	0,00	-2,76	-16,58
Pfd 5	Tp 3	-2,00	8,64	11,46
Zuwachs (V La4,0)		0,17	0,87	6,92
Standardabweichung		1,33	4,26	13,85

Kapillaren				
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
Ausgangswerte		n	Fläche (µm²)	(µm²)
Pfd 1	A	6,00	20,58	123,48
Pfd 2	A	6,00	12,39	74,34
Pfd 3	A	6,00	12,99	77,94
Pfd 4	A	5,00	18,15	90,73
Pfd 5	A	5,00	12,70	63,52
Pfd 6	A	5,00	18,96	94,82
durchschnittlich (A)	Pfd 1-6	5,50	15,96	87,47
Standardabweichung		0,55	3,67	20,97

Tp: Trainingsperiode, A: Biopsieentnahmezeitpunkt (vor Beginn des Trainingsprogrammes)

V_{La1,5 - 2,5 - 4,0} : die Laufgeschwindigkeit, die im Blut eine Laktatkonzentration von 1,5 - 2,5 - 4,0 mmol/l hervorruft.

Die Meßergebnisse wurden hier nach den Trainingsarten differenziert.

(* Trainingsperiodenreihenfolge unberücksichtigt)

Die Trainingsperiode, ob beispielsweise das Tier in der ersten oder zweiten Trainingsperiode eine Belastung von $V_{La1,5}$ hatte, wurde nicht berücksichtigt. Hier stand nur im Vordergrund, ob die spezielle Trainingsart, zum Beispiel $V_{La1,5}$, einen gleichen Einfluß auf die einzelnen Gefäße bei den verschiedenen Tieren hatte. Die Tabelle läßt erkennen, daß bei der Trainingsart $V_{La4,0}$ eine geringe Veränderung an den Kapillaren zu den Ruhewerten zu beobachten sind.

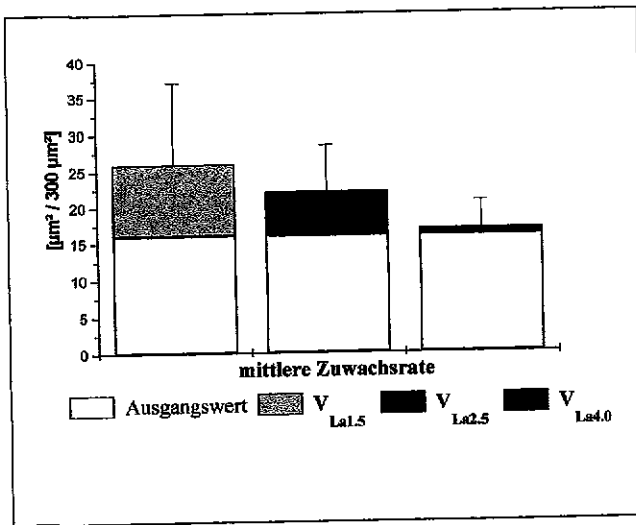


Abb. 8-1 Die Zuwachsrate der mittleren Kapillarfläche in Abhängigkeit von den Trainingsarten

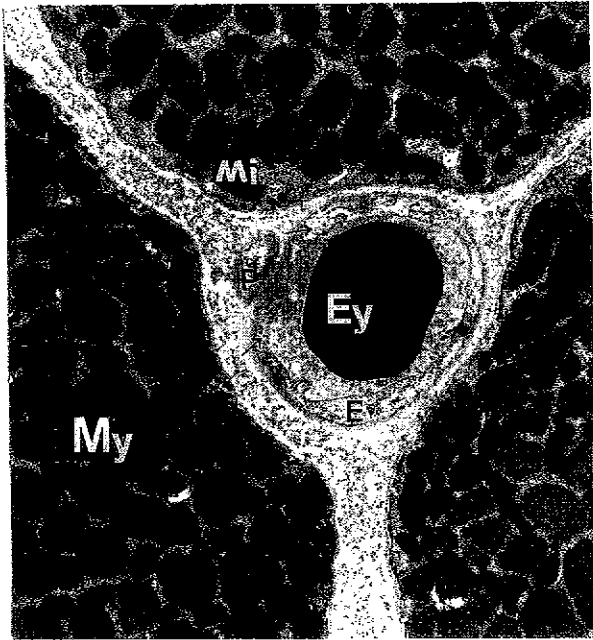


Abb. 8-2: Eine Kapillare (K) mit einem Erythrozyt (Ey) im Lumen, kontinuierliches Endothel (E) mit mehreren Pinozytosevesikeln (Pfeile) an der Oberfläche. Subendothelial eine dreischichtige Basalmembran, in deren Duplikatur ein Perizyt (P) liegt. Das perivaskuläre Gewebe zeigt eine lockere granuläre Struktur, die angrenzenden Myofibrillen (My) und Mitochondrien (Mi) sind normal strukturiert.
(vor Beginn des Trainingsprogrammes, Pferd Nr. 6, Vergr. 10 080 x)



Abb. 8-3: eine dilatierte Kapillare (K) mit kontinuierlichem Endothel (E) und normal strukturierter Basalmembran (Bm) nach einer sechswöchigen Trainingsperiode bei $V_{La1,5}$
(Pferd Nr. 2, Trainingsperiode, Vergr.: 10 080 x)



Abb. 8-4: vergrößertes Kapillarlumen (KL) nach einer Trainingsperiode bei $V_{L2,5}$
Perivaskulär erweiterter Interzellularspalt mit geringgradiger Ödematisierung
(Pferd Nr. 1, Trainingsperiode 3, Vergr.: 10 080 x)

Mi: Mitochondrien

My: Myofibrillen

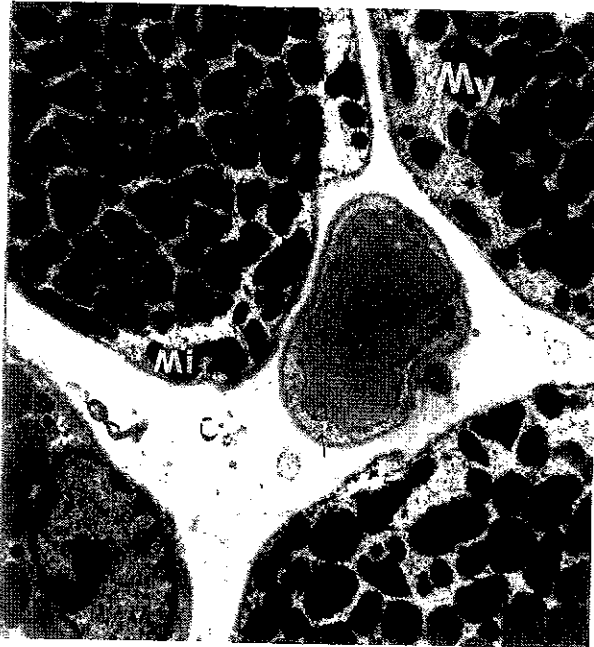


Bild 8-5: Dilatation der Kapillare (K) mit schmalem kontinuierlichem Endothel und zahlreichen Pinozytosevesikeln (Pfeile) im Zytoplasma. Die einzelnen Muskeln zeigen vermehrte und vergrößerte Mitochondrien (Mi).
(Trainingsart $V_{La4,0}$, Pferd Nr. 2, Trainingsperiode 1, Vergr.: 10 080 x)

My: Myofibrillen

3.3.2.4 Effekt der Zeit auf die Kapillaren

Bei der Differenzierung nach der Zeit ergab sich eine von der Zeit abhängige Tendenz in der Vergrößerung der mittleren Kapillarfläche, deren mittleren Differenzen nach der ersten Trainingsphase $0,55 \mu\text{m}^2$, nach der zweiten Trainingsphase $7,13 \mu\text{m}^2$ und nach der dritten Trainingsperiode $8,74 \mu\text{m}^2$ betrugen. Nach der ersten Trainingsperiode beobachteten wir bei den Pferden Nr. 3 und Nr. 5 eine Abnahme der Kapillarfläche, während die Pferde Nr. 2 und Nr. 6 eine geringe Vergrößerung der Kapillarfläche aufwiesen, deren mittleren Differenzen durchschnittlich bei einem Wert von $0,76 \mu\text{m}^2$ beim Pferd Nr. 2 und $0,90 \mu\text{m}^2$ beim Pferd Nr. 6 liegen. (s. Tabelle 8-2 und Abb. 8-6).

Bei der zweiten Trainingsperiode wiesen die Pferde Nr. 1, 2, 4 deutliche Vergrößerung der mittleren Kapillarfläche auf, deren Differenzen bei einem Wert von $15,93 \mu\text{m}^2$ beim Pferd Nr. 1 und $13,43 \mu\text{m}^2$ beim Pferd Nr. 4 berechnet wurden. Die Pferde Nr. 3 und 6 zeigten eine Verkleinerung der mittleren Kapillarfläche.

Bei der dritten Trainingsphase streuten die Werte der gemessenen mittleren Differenzen der mittleren Fläche der Kapillaren unter den Pferden. Die beim Pferd Nr. 1 am stärksten, um $28,66 \mu\text{m}^2$, und beim Pferd 4 am geringsten, um $-0,47 \mu\text{m}^2$.

Unter Berücksichtigung der oben genannten Parameter konnten folgende Feststellungen gemacht werden:

Wie aus Abbildung 8-6 zu sehen ist, vergrößerten sich die Kapillaren in der dritten und zweiten Trainingsperiode deutlich. Diese Veränderungen waren in der ersten Trainingsperiode geringfügig zu beobachten.

Es bestand ein individueller Unterschied zwischen den Probanden in der Vergrößerung der Kapillarfläche in jeder Trainingsperiode.

Tab. 8-2 Tabellarische Darstellung der Meßergebnisse der mittleren Differenzen der Parameter in Abhängigkeit von den Trainingsperioden

Kapillaren				
Tp 1		Anzahl n	mittl. Fläche (μm^2)	Gesamtfläche (μm^2)
	Pfd1	0,00	1,94	11,67
	Pfd4	0,00	4,34	21,71
	Pfd5	0,00	-1,97	-9,87
	Pfd3	-1,00	-2,67	-26,33
	Pfd2	1,00	0,76	17,74
	Pfd6	0,00	0,90	4,51
Zuwachs (Tp 1)		0,00	0,55	3,24
Standardabweichung		0,63	2,58	18,28
Tp2	Pfd5			
	Pfd1	-2,00	15,93	43,05
	Pfd6	2,00	-2,88	19,59
	Pfd2	0,00	11,96	59,79
	Pfd3	0,00	-2,76	-16,58
	Pfd4	-2,00	13,43	53,07
Zuwachs (Tp 2)		-0,40	7,13	31,78
Standardabweichung		1,67	9,20	31,03
Tp3				
	Pfd6	0,00	28,66	143,30
	Pfd2	0,00	3,32	16,61
	Pfd1	0,00	0,76	3,79
	Pfd4	0,00	-0,47	-2,36
	Pfd5	-2,00	8,64	11,46
	Pfd3	1,00	11,55	86,07
Zuwachs (Tp 3)		-0,17	8,74	43,14
Standardabweichung		0,98	10,79	58,65

Tp: Trainingsperiode

Die Meßergebnisse wurden nach der Abfolge der Trainingsperioden differenziert.

(*Die Trainingsarten unberücksichtigt)

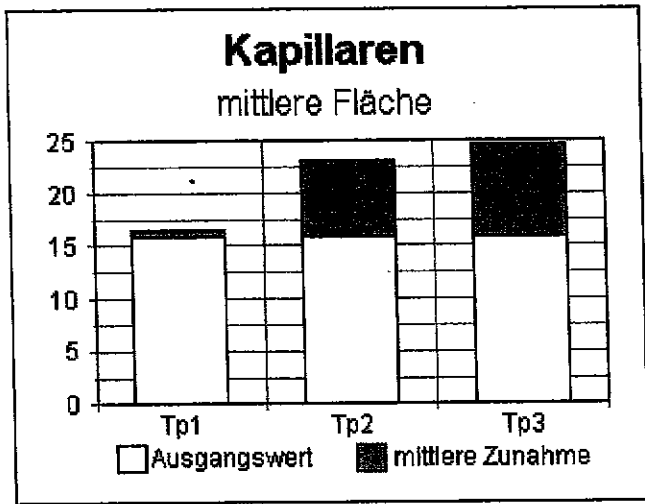


Abb. 8-6 Die Zuwachsrate der mittleren Kapillarfläche in Abhängigkeit von der Zeit

3.3.2.5 Einfluß der untersuchten Trainingsarten auf die Myofibrillen

Um die Effekte der bei verschiedenen Blutlaktatkonzentrationen durchgeführten Trainingsarten auf die Myofibrillen aufzuzeigen und die Unterschiede zwischen den Trainingsarten festzustellen, wurde die durchschnittliche Zuwachsrate der mittleren Myofibrillenquerschnittsfläche für sämtliche Pferde berechnet und in Tabelle 9-1 und Abbildung 9-1 eingetragen.

Es zeigt sich, daß die Zuwachsrate der mittleren Fläche des Myofibrillenquerschnittes nach der Trainingsart von $V_{La1,5}$ größer war, als nach der Trainingsart von $V_{La2,5}$, deren mittleren Differenzen nach der Trainingsart von $V_{La1,5}$ bei $0,35 \mu\text{m}^2$ und nach der Trainingsart von $V_{La2,5}$ bei $0,17 \mu\text{m}^2$ lagen. Die durchschnittliche Zuwachsrate der Myofibrillenquerschnittsfläche nach der Trainingsart von $V_{La4,0}$ betrug $0,01 \mu\text{m}^2$.

Zwischen den einzelnen Probanden bestanden individuelle Unterschiede der Zuwachsrate ihrer Myofibrillenquerschnittsfläche in Bezug auf die bei gleichen Blutlaktatkonzentrationen durchgeführten Trainingsarten (s. Tab. und Abb. 9-1).

Bei der $V_{La1,5}$ wies das Pferd Nr. 2 die größte Zuwachsrate der Myofibrillenquerschnittsfläche auf, deren Wert bei durchschnittlich $1,21 \mu\text{m}^2$ lag, gefolgt vom Pferd Nr. 6. Das Pferd Nr. 5 zeigte bei dieser Trainingsart eine geringere Abnahme der mittleren Myofibrillenquerschnittsfläche, deren mittleren Differenz $-0,15 \mu\text{m}^2$ betrug.

Die Pferde Nr. 3 und 2 reagierten auf die Trainingsart von $V_{La2,5}$ mit der größten Zunahme der mittleren Myofibrillenquerschnittsfläche. Deren Zuwachsrate betrug bei Pferd 3 $0,46 \mu\text{m}^2$ und bei Pferd 2 $0,44 \mu\text{m}^2$. Bei Pferd Nr. 6 und 4 wurde nach dieser Trainingsart eine geringe Abnahme der mittleren Fläche des Myofibrillenquerschnittes festgestellt.

Bei der $V_{La4,0}$ waren nur geringe Veränderungen der mittleren Differenzen der mittleren Fläche des Myofibrillenquerschnittes festzustellen.

Tab. 9-1 Tabellarische Darstellung der mittleren Differenzen der Parameter in Abhängigkeit von den Trainingsarten

Myofibrillen				
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
V La1,5				
Pfd 5	Tp 2			
Pfd 4	Tp 1	16,00	-0,15	-13,22
Pfd 1	Tp 2	-55,00	0,10	-9,53
Pfd 3	Tp 1	-78,00	0,25	-4,03
Pfd 6	Tp 3	-101,00	0,34	-8,28
Pfd 2	Tp 3	-216,00	1,21	-46,90
Zuwachs (V La1,5)		-86,80	0,35	-16,39
Standardabweichung		84,48	0,51	17,37
V La2,5				
Pfd 6	Tp 1	-5,00	-0,14	-36,82
Pfd 5	Tp 1	-39,00	0,07	-11,35
Pfd 4	Tp 2	-41,00	-0,02	-31,33
Pfd 3	Tp 3	-133,00	0,46	-5,40
Pfd 2	Tp 2	-203,00	0,44	4,35
Pfd 1	Tp 3	-98,00	0,20	-26,67
Zuwachs (V La2,5)		-86,50	0,17	-17,87
Standardabweichung		73,26	0,24	16,18
V La4,0				
Pfd 2	Tp 1	-33,00	0,15	4,87
Pfd 6	Tp 2	18,00	-0,09	-9,32
Pfd 1	Tp 1	-12,00	0,03	-2,69
Pfd 4	Tp 3	-1,00	0,03	6,15
Pfd 3	Tp 2	19,00	0,06	27,94
Pfd 5	Tp 3	8,00	-0,11	-20,39
Zuwachs (V La4,0)		-0,17	0,01	1,09
Standardabweichung		19,91	0,10	16,40

Myofibrillen				
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
Ausgangswerte		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
Pfd 1	A	201,00	0,70	141,20
Pfd 2	A	215,00	0,71	151,83
Pfd 3	A	247,00	0,60	147,91
Pfd 4	A	166,00	0,93	153,68
Pfd 5	A	247,00	0,64	158,22
Pfd 6	A	243,00	0,72	173,87
durchschnittlich (A)	Pfd 1-6	219,83	0,71	154,45
Standardabweichung		32,52	0,11	11,11

Tp: Trainingsperiode

V_{La1,5} - 2,5 - 4,0 : die Laufgeschwindigkeit, die im Blut eine Laktatkonzentration von 1,5 - 2,5 - 4,0 mmol/l hervorruft.

A: Biopsieentnahmezeitpunkt (vor Beginn des Trainingsprogrammes)

Die Meßergebnisse wurden hier nach den Trainingsarten differenziert.

(* Trainingsperiodenreihenfolge unberücksichtigt)

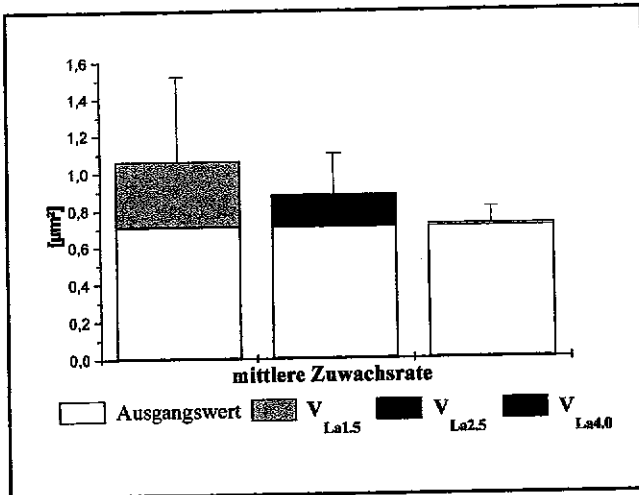


Abb. 9-1 Die trainingsabhängige Zuwachsrate der mittleren Myofibrillenquerschnittsfläche

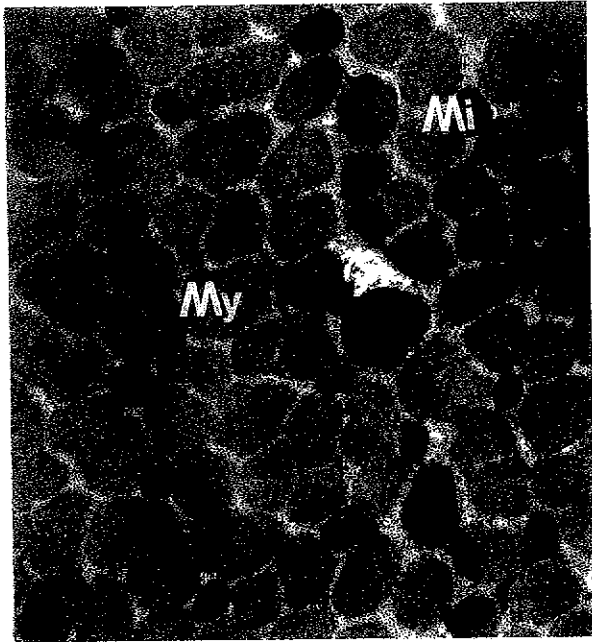


Abb. 9-2: Muskelfaserquerschnitt vor Beginn des Trainingsprogrammes mit gleichmäßigen, rund- ovalen Myofibrillen (My) und dazwischen liegenden Mitochondrien (Mi). In dieser Muskelfaser sind relativ wenige Mitochondrien im Vergleich zu den Muskelproben nach Training zu beobachten.
(Pferd Nr. 6, Vergr.: 16.000 x)

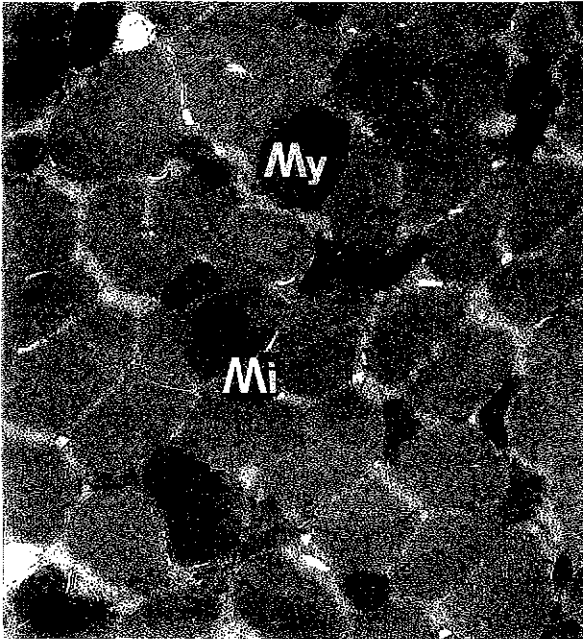


Abb. 9-3: Muskelfaserquerschnitt nach einem Training $V_{L01,5}$ mit deutlich vergrößerten Myofibrillen (My) und vermehrten Mitochondrien (Mi) im Vergleich zu dem nicht trainierten Muskel aus Abbildung 9-2.
(Pferd Nr. 6, Trainingsperiode 3, Vergr.: 16.000 x)

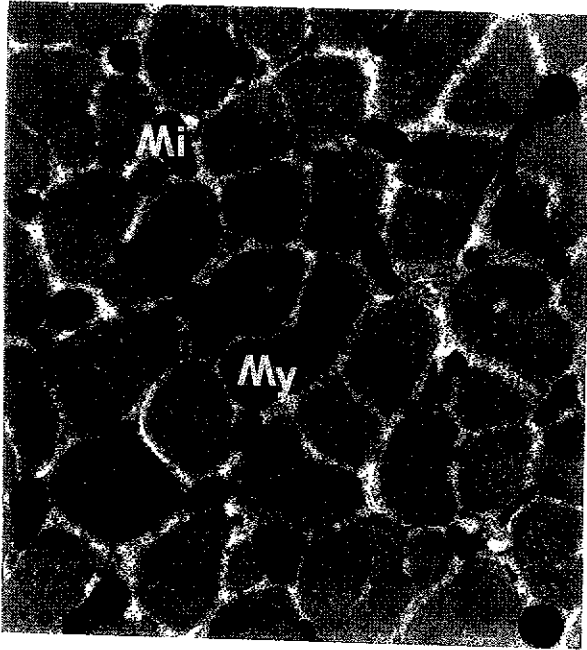


Abb. 9-4: Nach der Trainingsart $V_{La2.5}$ zeigen die Myofibrillenquerschnitte ebenfalls eine deutliche Vergrößerung, wobei unterschiedlich große Myofibrillen (My) zu beobachten sind. Sie haben keine gleichmäßig runde Form, wie in der Ausgangsmuskulatur. Weiterhin sieht man hier deutlich vermehrte Mitochondrien (Mi).

(Pferd Nr.2, Trainingsperiode 2, Vergr.: 16.000 x)

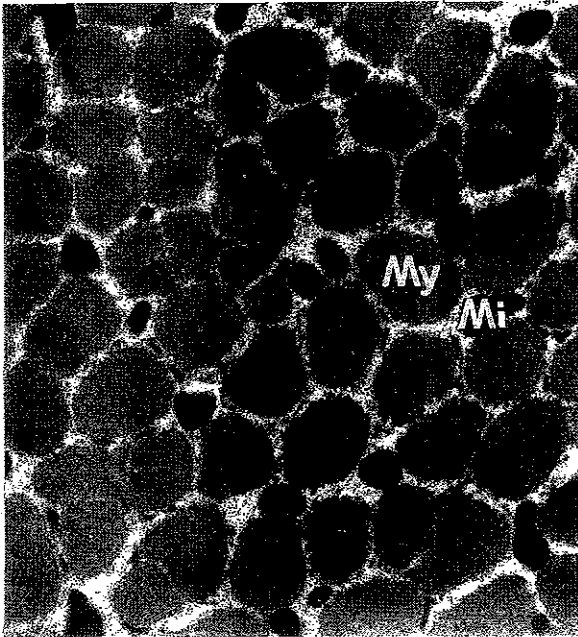


Abb. 9-5: Hier stellen sich unterschiedlich große Myofibrillen (My) und eine deutliche Vermehrung der Mitochondrien (Mi) nach der Trainingsart $V_{La4,0}$ dar.
(Pferd Nr.2, Trainingsperiode 1, Vergr. 16.000 x)

3.3.2.6 Einfluß der Zeit auf die Myofibrillen

Um darzustellen, ob die Myofibrillen eine von der Zeit abhängige Tendenz in der Entwicklung ihrer Querschnittsfläche aufwiesen, wurde die mittlere Zuwachsrate der Myofibrillenquerschnittsfläche in Abhängigkeit von der Trainingsperiode bei sämtlichen Pferden ermittelt (s. Tabelle 9-2 und die Abbildung 9-6).

Die Zuwachsrate der Myofibrillenquerschnittsfläche lag nach der ersten Trainingsperiode bei einem Wert von $0,03\mu\text{m}^2$, nach der zweiten Trainingsperiode bei $0,10\mu\text{m}^2$ und nach der dritten Trainingsperiode bei $0,35\mu\text{m}^2$.

So konnten wir die von der Zeit abhängige Tendenz in der Vergrößerung der Myofibrillenquerschnittsfläche bestätigen.

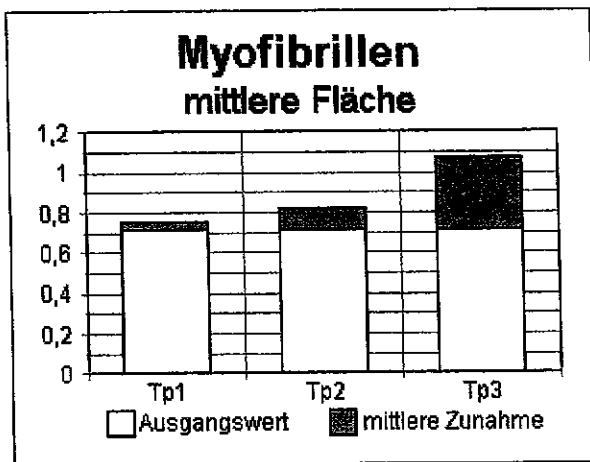


Abb. 9-6 Die von der Zeit abhängige Zuwachsrate der mittleren Myofibrillenquerschnittsfläche

Tab. 9-2 Tabellarische Darstellung der Meßergebnisse der mittleren Differenzen der Parameter in Abhängigkeit von den Trainingsperioden

Myofibrillen				
TP 1		Anzahl n	mittl. Fläche (μm^2)	Gesamtfläche (μm^2)
	Pfd1	-12,00	0,03	-2,69
	Pfd4	16,00	-0,15	-13,22
	Pfd5	-39,00	0,07	-11,35
	Pfd3	-78,00	0,25	-4,03
	Pfd2	-33,00	0,15	4,87
	Pfd6	-5,00	-0,14	-36,82
Zuwachs (TP 1)		-25,17	0,03	-10,54
Standardabweichung		32,62	0,16	14,42
TP2	Pfd5			
	Pfd1	-55,00	0,10	-9,53
	Pfd6	18,00	-0,09	-9,32
	Pfd2	-203,00	0,44	4,35
	Pfd3	19,00	0,06	27,94
	Pfd4	-41,00	-0,02	-31,33
Zuwachs (TP 2)		-52,40	0,10	-3,58
Standardabweichung		90,65	0,21	21,76
TP3				
	Pfd6	-101,00	0,34	-8,28
	Pfd2	-216,00	1,21	-46,90
	Pfd1	-98,00	0,20	-26,67
	Pfd4	-1,00	0,03	6,15
	Pfd5	8,00	-0,11	-20,39
	Pfd3	-133,00	0,46	-5,40
Zuwachs (TP 3)		-90,17	0,35	-16,92
Standardabweichung		84,18	0,46	18,68

TP: Trainingsperiode

Die Meßergebnisse wurden nach der Abfolge der Trainingsperioden differenziert.

(*Die Trainingsarten unberücksichtigt)

(s. Tab. I)

3.3.3 Effekt der Ruhephasen auf die Muskelvariablen

Um zu kontrollieren, wie stark die Rückbildung der Mitochondrien, Kapillaren und Myofibrillen während der Ruhephasen war, wurde jeweils die mittlere Differenz der gemessenen Parameter für die Ruhephase nach den vorangegangenen Trainingsperioden bei sämtlichen Probanden berechnet und als Mittelwerte dargestellt.

Wie man aus Resultaten entnehmen kann, besteht zwischen den Ruhephasen, die nach den verschiedenen Trainingsarten erfolgten, ein eindeutiger Unterschied in der Rückbildung einzelner untersuchter Parameter. Die mittleren Differenzen der untersuchten Parameter nach den Ruhephasen sind gegen die dazugehörigen Trainingsarten in den Tabellen 10-1, 11-1, 12-1 aufgetragen worden.

Weiterhin differenzierten wir die nach den Ruhephasen erhaltenen Werte der untersuchten Parameter nach der Zeit, um festzustellen, ob die gemessenen Parameter eine von der Zeit abhängige Tendenz in der Rückbildung aufwiesen. (s. Tabellen 10-2, 11-2, 12-2).

Am auffälligsten war die Rückbildung der Parameter nach der Ruhephase, die nach der Trainingsart von $V_{La1,5}$ durchgeführt worden sind. Im Gegensatz dazu fand man eine geringere Rückbildung der untersuchten Parameter nach der Ruhephase, die nach der Trainingsart von $V_{La4,0}$ folgte.

3.3.3.1 Einflüsse der Ruhephasen auf die Mitochondrien, differenziert nach Trainingsarten

Beim Vergleich zwischen den Ruhephasen konnten Unterschiede bezüglich der mittleren Differenzen der gesamten und mittleren Fläche und der Anzahl der Mitochondrien gefunden werden.

Die mittleren Differenzen der an den Mitochondrien durchgeführten Messungen nach den Ruhephasen für jedes Pferd sind in Tabelle 10-1 dargestellt. Die Ergebnisse wurden zusätzlich graphisch dargestellt.

Es ist aus der Tabelle 10-1 und Abbildungen 10-1, -2, -3 ersichtlich, daß der stärkste negative Zuwachs der Anzahl und der mittleren Fläche der Mitochondrien nach der Ruhephase, die nach der Trainingsart von $V_{La1,5}$ stattfand. Hier ergab sich die stärkste Rückbildung der gesamten Mitochondrienfläche, deren mittleren Differenzen bei einem Wert von $-6,44 \mu m^2$ lag (s. Tabelle 10-1). Zu dem Mittelwert für die Mitochondrienanzahl war nach dieser Ruhephase eine Differenz von $-9,20$ festzustellen. Die mittlere Differenz der mittleren Mitochondrienfläche nach dieser Ruhephase betrug $-0,08 \mu m^2$.

Die zweitstärkste Rückbildung der gesamten Fläche der Mitochondrien, deren mittleren Differenzen $-4,51 \mu m^2$ betrug, trat nach der Ruhephase auf, die nach der Trainingsart von $V_{La2,5}$ erfolgte. Es ist zu beobachten, daß die Rückbildung der Gesamtmitochondrienfläche nach dieser Ruhephase durch eine Abnahme der Anzahl und der mittleren Fläche der Mitochondrien zustande kam, deren mittleren Differenzen $-8,83$ für die Mitochondrienanzahl und $-0,03 \mu m^2$ für den Mittelwert der mittleren Mitochondrienfläche betrug.

Weiterhin geht aus Tabelle 10-1 hervor, daß die geringste Rückbildung der gesamten Fläche der Mitochondrien bei der Ruhephase, die nach der Trainingsart von $V_{La4,0}$ eingesetzt wurde, zu verzeichnen war, deren mittleren Differenz bei durchschnittlich $-2,21 \mu m^2$ lag. Dieses Ergebnis wurde besonders durch die Verminderung der Anzahl der Mitochondrien geprägt. Beim Vergleich zwischen den mittleren Differenzen der nach der Ruhephase und der dazu gehörigen Trainingsart ermittelten Gesamtmitochondrienfläche stellt man fest, daß die nach der Trainingsart von $V_{La1,5}$ erhaltenen Gesamtmitochondrienfläche in der folgenden Ruhephase nicht beibehalten und sich am stärksten rückgebildet hat, gefolgt von den Ruhephasen, die nach der Trainingsart von $V_{La1,5}$ bzw. $V_{La2,5}$ erfolgten.

Tab. 10-1 Tabellarische Darstellung der Meßergebnisse der mittleren Differenzen der Parameter nach den Ruhephasen, die in Abhängigkeit von den vorherigen Trainingsarten differenziert wurden

Mitochondrien				
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
VLa1,5				
Pfd 5	Rp 2			
Pfd4	Rp 1	-32,00	-0,05	-8,82
Pfd1	Rp 2	-9,00	-0,06	-6,93
Pfd3	Rp 1	-47,00	-0,01	-8,16
Pfd 6	Rp 3	18,00	-0,10	-4,11
Pfd 2	Rp 3	24,00	-0,18	-4,20
Zuwachs (VLa1,5)		-9,20	-0,08	-6,44
Standardabweichung		30,78	0,06	2,20
VLa2,5				
Pfd 6	Rp 1	4,00	-0,04	-2,34
Pfd 5	Rp 1	-13,00	0,00	-1,33
Pfd4	Rp 2	7,00	-0,08	-5,12
Pfd3	Rp 3	-18,00	-0,01	-4,28
Pfd2	Rp2	-4,00	-0,02	-3,11
Pfd1	Rp 3	-29,00	-0,05	-10,90
Zuwachs VLa2,5		-8,83	-0,03	-4,51
Standardabweichung		13,76	0,03	3,41
VLa4,0				
Pfd 2	Rp 1	-29,00	0,02	-2,56
Pfd 6	Rp 2	-16,00	0,00	-2,07
Pfd1	Rp 1	18,00	-0,01	1,61
Pfd4	Rp 3	19,00	-0,06	-0,21
Pfd3	Rp 2	0,00	-0,03	-2,99
Pfd 5	Rp 3	-45,00	0,15	-7,06
Zuwachs VLa4,0		-8,83	0,01	-2,21
Standardabweichung		25,84	0,07	2,93

Mitochondrien				
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
Ausgangswerte		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
Pfd 1	A	44,00	0,19	8,56
Pfd 2	A	81,00	0,11	8,95
Pfd 3	A	80,00	0,13	10,13
Pfd 4	A	65,00	0,19	12,03
Pfd 5	A	54,00	0,17	9,17
Pfd 6	A	51,00	0,17	8,81
durchschnittlich	A	62,50	0,16	9,61
Standardabweichung		15,50	0,03	1,30

Rp: Ruheperiode. $V_{La1,5-2,5-4,0}$: die Laufgeschwindigkeit, die im Blut eine Laktatkonzentration von 1,5, 2,5 - 4,0 mmol/l hervorruft. A: Biopsieentnahmezeitpunkt (vor Beginn des Trainingsprogrammes)

Rp nach $V_{La1,5}$ = die nach der Trainingsart $V_{La1,5}$ erfolgende Ruheperiode

Rp nach $V_{La2,5}$ = die nach der Trainingsart $V_{La2,5}$ erfolgende Ruheperiode

Rp nach $V_{La4,0}$ = die nach der Trainingsart $V_{La4,0}$ erfolgende Ruheperiode

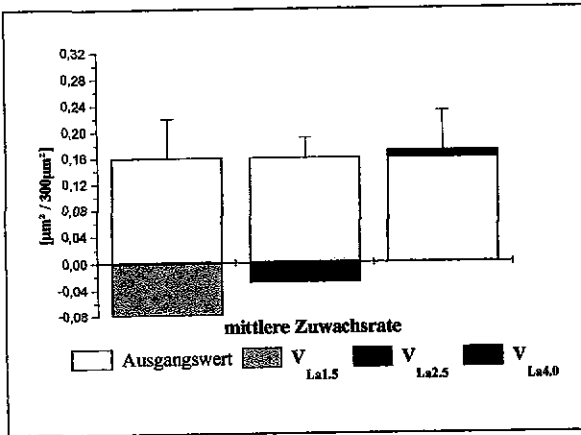


Abb. 10-1 Die Zuwachsrate der gesamten Mitochondrienfläche in Abhängigkeit von den Ruhephasen

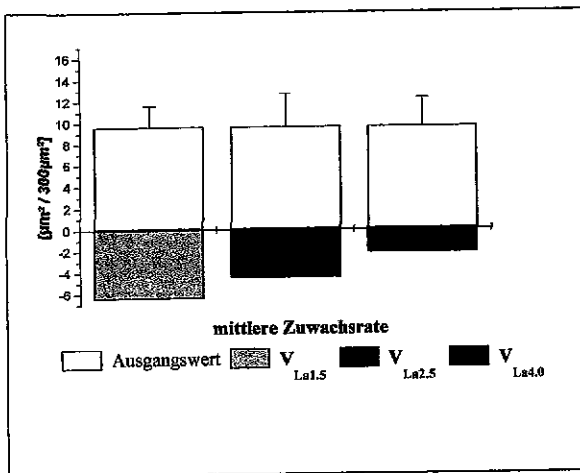


Abb. 10-2 Die Zuwachsrate der mittleren Mitochondrienfläche in Abhängigkeit von den Ruhephasen

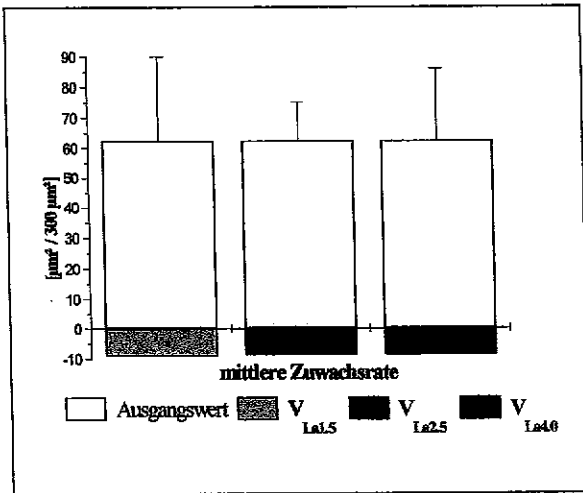


Abb. 10-3 Die Zuwachsrate der Mitochondrienanzahl in Abhängigkeit von den Ruhephasen

3.3.3.2 Einflüsse der Ruhephasen auf die Mitochondrien, differenziert nach Zeit

Man stellte die stärkste Rückbildung der Gesamtmitochondrienfläche in der dritten Ruhephase fest, die durch die Abnahme sowohl der Anzahl als auch der mittleren Fläche der Mitochondrien zustande kam. Die Abnahme der mittleren Differenz der mittleren Mitochondrienfläche betrug nach der zweiten und dritten Ruheperiode $-0,04 \mu\text{m}^2$. Die stärkste Anzahlverminderung war nach der ersten Ruheperiode zu beobachten, deren mittleren Differenzen bei einem Wert von $-16,50$ lag. Diese war bei der Beurteilung der in der ersten Ruhephase festgestellten Verminderung der gesamten Mitochondrienfläche von größerer Bedeutung. Die zweit stärkste Anzahlverminderung der Mitochondrien kam in der dritten Ruhephase zustande. Die Abnahme der mittleren Fläche der Mitochondrien war in der zweiten und dritten Ruhephase im Vergleich zu der ersten Ruhephase stärker. (s. Tabelle 10-2 und Abbildungen 10-4, -5, -6).

Tab. 10-2 Tabellarische Darstellung der Meßergebnisse der mittleren Differenzen der Parameter nach den Ruhephasen, die in Abhängigkeit von den dazugehörigen Trainingsperioden differenziert wurden

Mitochondrien				
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
Rp1		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
	Pfd1	18,00	-0,01	1,61
	Pfd4	-32,00	-0,05	-8,82
	Pfd5	-13,00	0,00	-1,33
	Pfd3	-47,00	-0,01	-8,16
	Pfd2	-29,00	0,02	-2,56
	Pfd6	4,00	-0,04	-2,34
Zuwachs (Rp 1)		-16,50	-0,01	-3,60
Standardabweichung		24,29	0,03	4,07
Rp2	Pfd5			
	Pfd1	-9,00	-0,06	-6,93
	Pfd6	-16,00	0,00	-2,07
	Pfd2	-4,00	-0,03	-3,11
	Pfd3	0,00	-0,03	-2,99
	Pfd4	7,00	-0,08	-5,12
Zuwachs (Rp 2)		-4,40	-0,04	-4,04
Standardabweichung		8,73	0,03	1,96
Rp3	Pfd6	18,00	-0,10	-4,11
	Pfd2	24,00	-0,18	-4,20
	Pfd1	-29,00	-0,05	-10,90
	Pfd4	19,00	-0,06	-0,21
	Pfd5	-45,00	0,15	-7,06
	Pfd3	-18,00	-0,01	-4,28
Zuwachs (Rp 3)		-5,17	-0,04	-5,13
Standardabweichung		29,29	0,11	3,57

Mitochondrien				
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
Ausgangswerte		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
Pfd 1	A	44.00	0.19	8.56
Pfd 2	A	81.00	0.11	8.95
Pfd 3	A	80.00	0.13	10.13
Pfd 4	A	65.00	0.19	12.03
Pfd 5	A	54.00	0.17	9.17
Pfd 6	A	51.00	0.17	8.81
durchschnittlich	A	62.50	0.16	9.61
Standardabweichung		15.50	0.03	1.30

A: Biopsieentnahmezeitpunkt (vor Beginn des Trainingsprogrammes)

Rp1 = die nach der Trainingsperiode 1 erfolgende Ruheperiode

Rp2 = die nach der Trainingsperiode 2 erfolgende Ruheperiode

Rp3 = die nach der Trainingsperiode 3 erfolgende Ruheperiode

(*vorherige Trainingsarten unberücksichtigt)

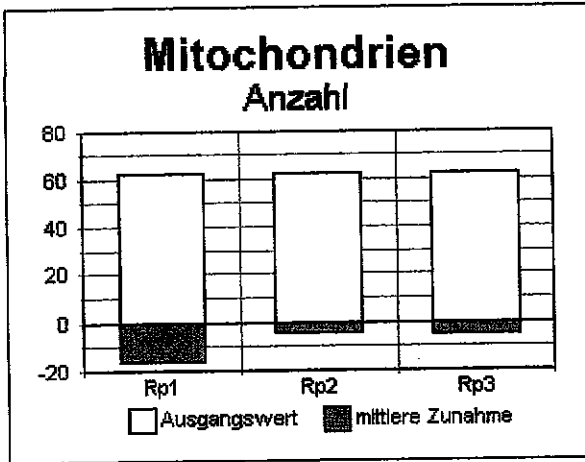


Abb. 10-4 Effekt der Ruhephasen auf die Mitochondrienanzahl, differenziert nach der Zeit

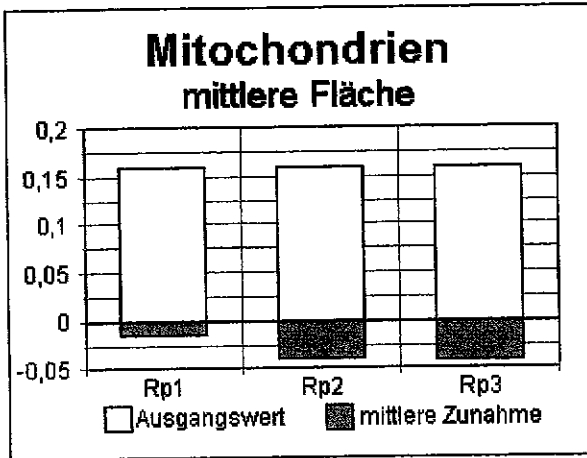


Abb. 10-5 Effekt der Ruhephasen auf die mittlere Mitochondrienfläche, differenziert nach der Zeit

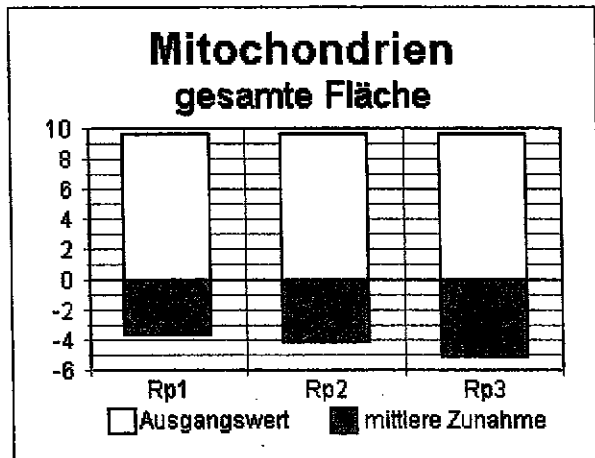


Abb. 10-6 Effekt der Ruhephasen auf die Gesamtmitochondrienfläche, differenziert nach der Zeit

3.3.3.3 Einflüsse der Ruhephasen auf die Kapillaren, differenziert nach

Trainingsarten

Tabelle 11-1 enthält die mittleren Differenzen der Ruhewerte der an den Kapillaren durchgeführten Messungen für jedes Pferd. Diese Ergebnisse wurden in einer Tabelle in Zusammenhang mit der Trainingsphase, die vor den Ruhephasen durchgeführt worden sind, zusammengefaßt und in der Abbildung 11-1 graphisch dargestellt.

Abbildung 11-1 veranschaulicht, daß die Rückbildungsraten der mittleren Kapillarfläche in Abhängigkeit von den Ruhephasen, die nach den verschiedenen Trainingsarten erfolgten, unterschiedlich waren. Die stärkste Abnahme der mittleren Differenz des Mittelwertes der Kapillarfläche trat während der Ruhephase nach der Trainingsart von $V_{La1,5}$ auf, deren Wert $-4,76 \mu\text{m}^2$ betrug, gefolgt von der Ruhephase nach der Trainingsart $V_{La4,0}$ mit einem Wert von $-2,88 \mu\text{m}^2$. Die mittlere Differenz der mittleren Kapillarfläche lag bei der Ruhephase nach der Trainingsart von $V_{La2,5}$ bei durchschnittlich $2,66 \mu\text{m}^2$.

Es ist aus Tabelle 11-1 ersichtlich, daß zwischen den die gleiche Ruhephase absolvierenden Probanden individuelle Unterschiede in der Zuwachsrate der mittleren Kapillarfläche bestanden

Nach der Ruhephase, die nach der Trainingsart von $V_{La1,5}$ erfolgte, wiesen die Pferde Nr. 3 und 2 eine Zunahme der mittleren Differenz der mittleren Kapillarfläche auf, während die Pferde Nr. 1 und 6 eine negative Zuwachsrate der mittleren Differenzen des Mittelwertes der Kapillarfläche zeigten, die beim Pferd 6 am stärksten zu verzeichnen war, gefolgt von Pferd Nr. 1 und 4.

Bei der Ruhephase nach der Trainingsart von $V_{La2,5}$ lag die mittlere Differenz der mittleren Kapillarfläche bei einem Wert von $2,65 \mu\text{m}^2$. Es wurde bei den Pferden außer von den Pferden Nr. 2 und 1 keine negativen Effekte dieser Ruhephase auf die Kapillarfläche festgestellt.

Weiterhin geht aus Tabelle 11-1 hervor, daß das Pferd Nr. 4 auf die Ruhephase, die nach der Trainingsart von $V_{La4,0}$ folgte, mit der stärksten Abnahme der mittleren Kapillarfläche reagierte, deren mittleren Differenz bei einem Wert von $-7,29 \mu\text{m}^2$ lag, gefolgt von den Pferden Nr. 3 und 5.

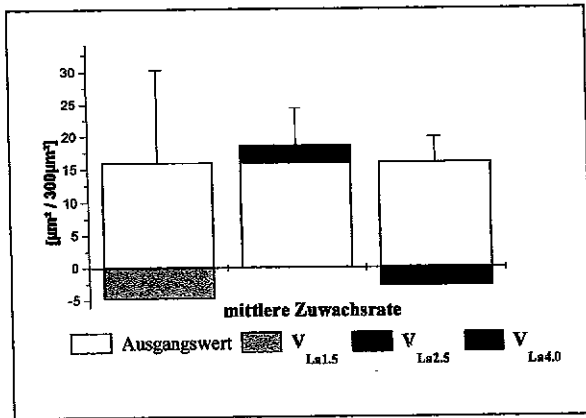


Abb. 11-1 Die Zuwachsrage der mittleren Kapillarfläche in Abhängigkeit von den Ruhephasen

Tab. 11-1 Tabellarische Darstellung der Meßergebnisse der mittleren Differenzen der Parameter nach den Ruhephasen, die in Abhängigkeit von den vorherigen Trainingsarten differenziert wurden

Kapillaren				
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
VL_{a1,5}		n	Fläche (µm ²)	(µm ²)
Pfd 5	Rp 2			
Pfd4	Rp 1	3,00	-8,75	-2,51
Pfd1	Rp 2	0,00	-12,51	-62,54
Pfd3	Rp 1	1,00	15,22	101,64
Pfd6	Rp 3	1,00	-24,97	-102,29
Pfd2	Rp 3	0,00	7,22	36,12
Zuwachs (VL_{a1,5})		1,00	-4,76	-5,92
Standardabweichung		1,22	16,02	80,37
V La_{2,5}				
Pfd6	Rp 1	1,00	0,07	-3,19
Pfd5	Rp 1	0,00	10,30	51,52
Pfd4	Rp 2	-1,00	2,88	-12,78
Pfd3	Rp 3	-1,00	9,65	19,96
Pfd2	Rp2	0,00	-1,58	-7,90
Pfd1	Rp 3	0,00	-5,39	-26,93
Zuwachs V La_{2,5}		-0,17	2,66	3,45
Standardabweichung		0,75	6,27	28,08
V La_{4,0}				
Pfd2	Rp 1	-2,00	2,89	-11,87
Pfd6	Rp 2	-2,00	1,88	-24,60
Pfd1	Rp 1	1,00	-4,23	-7,08
Pfd4	Rp 3	0,00	-7,29	-36,44
Pfd3	Rp 2	-1,00	-6,02	-52,86
Pfd5	Rp 3	2,00	-4,50	17,52
Zuwachs (V La_{4,0})		-0,33	-2,88	-19,22
Standardabweichung		1,63	4,23	24,53

Kapillaren				
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
Ausgangswerte		n	Fläche (µm ²)	(µm ²)
Pfd 1	A	6,00	20,58	123,48
Pfd 2	A	6,00	12,39	74,34
Pfd 3	A	6,00	12,99	77,94
Pfd 4	A	5,00	18,15	90,73
Pfd 5	A	5,00	12,70	63,52
Pfd 6	A	5,00	18,96	94,82
durchschnittlich (A)	Pfd 1-6	5,50	15,96	87,47
Standardabweichung		0,55	3,67	20,97

Rp: Ruheperiode. **V_{La1,5 - 2,5 - 4,0}** : die Laufgeschwindigkeit, die im Blut eine Laktatkonzentration von 1,5 - 2,5 - 4,0 mmol/l hervorruft. **A:** Biopsieentnahmezeitpunkt (vor Beginn des Trainingsprogrammes)

Rp nach **V_{La1,5}** = die nach der Trainingsart **V_{La1,5}** erfolgende Ruheperiode

Rp nach **V_{La2,5}** = die nach der Trainingsart **V_{La2,5}** erfolgende Ruheperiode

Rp nach **V_{La4,0}** = die nach der Trainingsart **V_{La4,0}** erfolgende Ruheperiode

(*Bei der Beurteilung der trainings- und ruhebedingten Veränderungen an den Kapillaren wurden nur die mittlere Kapillarfläche berücksichtigt)

3.3.3.4 Einflüsse der Ruhephasen auf die Kapillaren, differenziert nach Zeit

Wir untersuchten außerdem die durch die Ruhephase bedingten Veränderungen an den Kapillaren in Abhängigkeit von der Zeit. Die Kapillaren vergrößerten sich in der ersten Trainingsphase nicht signifikant aber wir beobachteten in der folgenden Ruheperiode eine Vergrößerung der Kapillarquerschnittsfläche, deren festgestellten Differenz bei $2,58 \mu\text{m}^2$ lag. Die Pferde Nr. 3 und 5 wiesen die stärkste Vergrößerung der mittleren Kapillarfläche in dieser Ruhephase auf. Die festgestellten mittleren Differenzen betrugen $15,22 \mu\text{m}^2$ bei Pferd 3 und $10,30 \mu\text{m}^2$ bei Pferd 5. Das Pferde Nr. 1 und Nr. 4 zeigten in dieser Ruhephase eine Verkleinerung der Kapillarfläche, deren mittleren Differenzen bei $-4,23 \mu\text{m}^2$ bzw. $-8,75 \mu\text{m}^2$ lagen.

Ausgehend von der mittleren Differenz der mittleren Kapillarfläche in Abhängigkeit von der Zeit stellten wir die zweitstärkste Flächenverminderung der Kapillaren in der zweiten Ruheperiode fest, die beim Pferd Nr. 1 am stärksten, $-12,51 \mu\text{m}^2$, gefolgt vom Pferd Nr. 3, zu beobachten war.

Während der dritten Ruhephase erfolgte die stärkste Rückbildung der mittleren Kapillarfläche, deren mittleren Differenz $-24,97 \mu\text{m}^2$ beim Pferd Nr. 6 und $-7,29 \mu\text{m}^2$ beim Pferd Nr. 4 betrugen. Die mittlere Differenz der mittleren Kapillarfläche betrug in dieser Ruhephase $7,22 \mu\text{m}^2$ beim Pferd Nr. 2 und $9,65 \mu\text{m}^2$ beim Pferd Nr. 3 (Die Ergebnisse gehen aus Tabelle 11-2 und Abbildung 11-2 hervor).

Tab. 11-2 Tabellarische Darstellung der Meßergebnisse der mittleren Differenzen der Parameter nach den Ruhephasen, die in Abhängigkeit von den dazugehörigen Trainingsperioden differenziert wurden

Kapillaren

		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
Rp1		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
	Pfd1	1,00	-4,23	-7,08
	Pfd4	3,00	-8,75	-2,51
	Pfd5	0,00	10,30	51,52
	Pfd3	1,00	15,22	101,64
	Pfd2	-2,00	2,89	-11,87
	Pfd6	1,00	0,07	-3,19
Zuwachs (Rp 1)		0,67	2,58	21,42
Standardabweichung		1,63	8,95	45,69
Rp2	Pfd5			
	Pfd1	0,00	-12,51	-62,54
	Pfd6	-2,00	1,88	-24,60
	Pfd2	0,00	-1,58	-7,90
	Pfd3	-1,00	-6,02	-52,86
	Pfd4	-1,00	2,88	-12,78
Zuwachs (Rp 2)		-0,80	-3,07	-32,14
Standardabweichung		0,84	6,32	24,36
Rp3				
	Pfd6	1,00	-24,97	-102,29
	Pfd2	0,00	7,22	36,12
	Pfd1	0,00	-5,39	-26,93
	Pfd4	0,00	-7,29	-36,44
	Pfd5	2,00	-4,50	17,52
	Pfd3	-1,00	9,65	19,96
Zuwachs (Rp 3)		0,33	-4,21	-15,34
Standardabweichung		1,03	12,37	51,21

A: Biopsieentnahmezeitpunkt (vor Beginn des Trainingsprogrammes)

Rp1 = die nach der Trainingsperiode 1 erfolgende Ruheperiode

Rp2 = die nach der Trainingsperiode 2 erfolgende Ruheperiode

Rp 3= die nach der Trainingsperiode 3 erfolgende Ruheperiode

(*vorherige Trainingsarten unberücksichtigt)

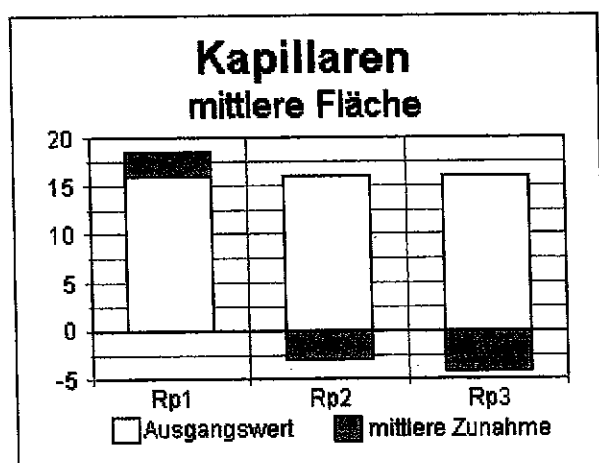


Abb. 11-2 Einflüsse der Ruhephasen auf die Kapillaren, differenziert nach der Zeit

3.3.3.5. Einflüsse der Ruhephasen auf die Myofibrillen, differenziert nach

Trainingsarten

Um die Veränderungen an den Myofibrillen in Abhängigkeit von den Ruhephasen zu beschreiben, wurden die mittleren Differenzen des Mittelwertes der Myofibrillenquerschnittsfläche nach jeder Ruhephase für jedes Pferd berechnet und in die Tabelle 12-1 eingetragen. Außerdem gibt Tabelle 12-1 eine Übersicht über die Veränderungen der Myofibrillenparameter in Abhängigkeit von der Ruhephase. Zusätzlich sind die Ergebnisse in der Abbildung 12-1 graphisch dargestellt.

Im Einklang mit den an den Mitochondrien und Kapillaren festgestellten Ergebnissen fanden wir nach sechswöchiger Ruheperiode, die nach der Trainingsart von $V_{La1,5}$ erfolgte, die stärkste Rückbildung der mittleren Myofibrillenquerschnittsfläche.

Es ist zu beobachten, daß die Rückbildung der Myofibrillenquerschnittsfläche bei der Ruhephase, die nach der Trainingsart von $V_{La1,5}$ erfolgte, stärker in Vergleich zu den anderen Ruhephasen war, deren festgestellte mittleren Differenz bei einem Wert von $-0,36 \mu\text{m}^2$ lag. Die mittlere Differenz der Ruhewerte der mittleren Myofibrillenquerschnittsfläche bei den Ruhephasen nach der Trainingsart von $V_{La2,5}$ und $V_{La4,0}$ lag bei einem fast gleichen Wert von $-0,12 - 0,10 \mu\text{m}^2$.

Die an den Myofibrillen festgestellten Ruhewerte unterschieden sich bei den einzelnen Pferden (s. Tabelle 12-1).

Es wurde bei allen Pferden außer Pferd Nr. 3 ein negativer Effekt der Ruheperiode nach der Trainingsart von $V_{La1,5}$ auf die Myofibrillenquerschnittsfläche berechnet. Diese war bei Pferd 2 am stärksten zu beobachten.

Während der Ruhephase nach der Trainingsart von $V_{La2,5}$ wurde die stärkste Abnahme der mittleren Myofibrillenquerschnittsfläche bei Pferd 1 und 3 festgestellt, deren mittleren Differenz $-0,28 \mu\text{m}^2$ bei Pferd Nr. 1 und $-0,26 \mu\text{m}^2$ bei Pferd 3 gemessen wurde.

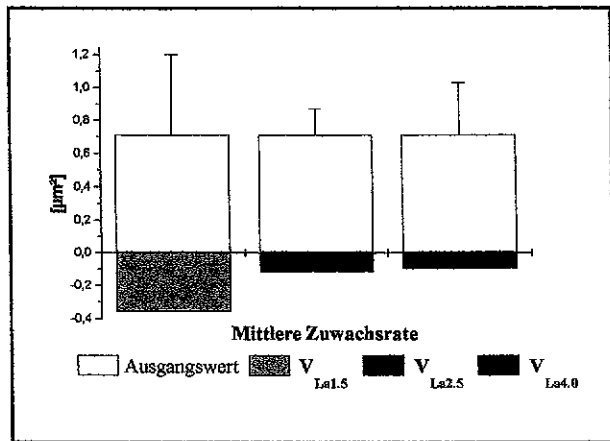


Abb. 12-1 Zuwachsrate der mittleren Myofibrillenquerschnittsfläche in Abhängigkeit von den Ruhephasen

Tab. 12-1 Tabellarische Darstellung der Meßergebnisse der mittleren Differenzen der Parameter nach den Ruhephasen, die in Abhängigkeit von den vorherigen Trainingsarten differenziert wurden

Myofibrillen				
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
VLa1,5				
Pfd 5	Rp 2			
Pfd4	Rp 1	74,00	-0,09	33,56
Pfd1	Rp 2	43,00	-0,09	7,12
Pfd3	Rp 1	-14,00	0,07	-0,73
Pfd 6	Rp 3	94,00	-0,41	-16,49
Pfd 2	Rp 3	226,00	-1,28	29,76
Zuwachs (V La 1,5)		84,60	-0,36	10,65
Standardabweichung		88,95	0,55	21,03
V2,5				
Pfd 6	Rp 1	-10,00	0,12	21,25
Pfd 5	Rp 1	87,00	-0,12	24,85
Pfd4	Rp 2	-1,00	0,06	12,97
Pfd3	Rp 3	71,00	-0,26	14,72
Pfd2	Rp2	94,00	-0,24	11,37
Pfd1	Rp 3	118,00	-0,28	13,47
Zuwachs V La2,5		59,83	-0,12	16,44
Standardabweichung		52,90	0,17	5,35
V La4,0				
Pfd 2	Rp 1	212,00	-0,47	-0,74
Pfd 6	Rp 2	24,00	0,04	24,72
Pfd1	Rp 1	87,00	-0,15	23,21
Pfd4	Rp 3	36,00	-0,07	10,07
Pfd3	Rp 2	106,00	-0,44	-18,61
Pfd 5	Rp 3	-105,00	0,48	4,26
Zuwachs V La4,0		60,00	-0,10	7,15
Standardabweichung		104,92	0,35	16,18

Myofibrillen				
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
Ausgangswerte		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
Pfd 1	A	201,00	0,70	141,20
Pfd 2	A	215,00	0,71	151,83
Pfd 3	A	247,00	0,60	147,91
Pfd 4	A	166,00	0,93	153,68
Pfd 5	A	247,00	0,64	158,22
Pfd 6	A	243,00	0,72	173,87
durchschnittlich (A)	Pfd 1-6	219,83	0,71	154,45
Standardabweichung		32,52	0,11	11,11

Rp: Ruheperiode. VLa1,5 - 2,5 - 4,0 : die Laufgeschwindigkeit, die im Blut eine Laktatkonzentration von 1,5 - 2,5 - 4,0 mmol/l hervorruft. A: Biopsieentnahmezeitpunkt (vor Beginn des Trainingsprogrammes)

Rp nach VLa1,5 = die nach der Trainingsart VLa1,5 erfolgende Ruheperiode

Rp nach VLa2,5 = die nach der Trainingsart VLa2,5 erfolgende Ruheperiode

Rp nach VLa4,0 = die nach der Trainingsart VLa4,0 erfolgende Ruheperiode

3.3.3.6 Einflüsse der Ruhephasen auf die Myofibrillen, differenziert nach Zeit

Die Meßergebnisse an den Myofibrillen, die nach der Zeit differenziert und nach jeder Ruhephase festgestellt worden sind, ergaben, daß die Rückbildung der Myofibrillen in der dritten Ruhephase stärker ($-0,30 \mu\text{m}^2$) im Vergleich zu der ersten und zweiten Ruhephase war. In diesen Ruhephasen verliefen die erhaltenen Werten der mittleren Differenzen der Myofibrillenquerschnittsfläche nahezu parallel, die nach der ersten Ruhephase $-0,11 \mu\text{m}^2$ und nach der zweiten Ruheperiode $-0,13 \mu\text{m}^2$ gemessen wurden (s. Tabelle und Abbildung 12-2).

Bei den zur Bestimmung des Einflusses der Zeit auf die Muskelfaserquerschnittsfläche durchgeführten Untersuchungen haben wir eine von der Zeit abhängige Tendenz in der Zunahme des Myofibrillenquerschnittes gefunden. Die nach der ersten und zweiten Trainingsphase festgestellte mittlere Differenz dieses Parameters betrug durchschnittlich $0,03 \mu\text{m}^2$ bzw. $0,10 \mu\text{m}^2$. Bei den folgenden Ruhephasen, wie oben erwähnt wurde, nahm die Myofibrillenquerschnittsfläche ab.

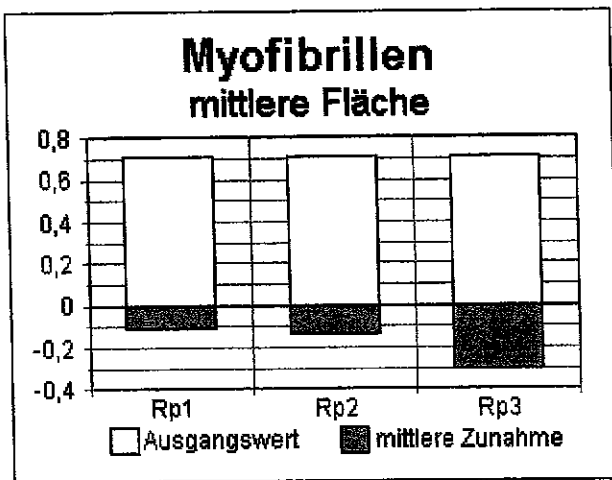


Abb. 12-2 Effekt der Ruhephasen auf die Myofibrillen, differenziert nach der Zeit

Tab. 12-2 Tabellarische Darstellung der Meßergebnisse der mittleren Differenzen der Parameter nach den Ruhephasen, die in Abhängigkeit von den dazugehörigen Trainingsperioden differenziert wurden

Myofibrillen				
		Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
Rp1		n	Fläche (μm^2)	(μm^2)
	Pfd1	87,00	-0,15	23,21
	Pfd4	74,00	-0,09	33,56
	Pfd5	87,00	-0,12	24,85
	Pfd3	-14,00	0,07	-0,73
	Pfd2	212,00	-0,47	-0,74
	Pfd6	-10,00	0,12	21,25
Zuwachs (Rp 1)		72,67	-0,11	16,90
Standardabweichung		82,67	0,21	14,29
Rp2	Pfd5			
	Pfd1	43,00	-0,09	7,12
	Pfd6	24,00	0,04	24,72
	Pfd2	94,00	-0,24	11,37
	Pfd3	106,00	-0,44	-18,61
	Pfd4	-1,00	0,06	12,97
Zuwachs (Rp 2)		53,20	-0,13	7,52
Standardabweichung		45,68	0,21	15,99
Rp3				
	Pfd6	94,00	-0,41	-16,49
	Pfd2	226,00	-1,28	29,76
	Pfd1	118,00	-0,28	13,47
	Pfd4	36,00	-0,07	10,07
	Pfd5	-105,00	0,48	4,26
	Pfd3	71,00	-0,26	14,72
Zuwachs (Rp 3)		73,33	-0,30	9,30
Standardabweichung		108,56	0,57	15,21

A: Biopsieentnahmezeitpunkt (vor Beginn des Trainingsprogrammes)

Rp1 = die nach der Trainingsperiode 1 erfolgende Ruheperiode

Rp2 = die nach der Trainingsperiode 2 erfolgende Ruheperiode

Rp 3= die nach der Trainingsperiode 3 erfolgende Ruheperiode

(*vorherige Trainingsarten unberücksichtigt)

3.3.4 Ausgangswerte der gemessenen Parameter und Effekt des neun monatigen Trainingsprogramms auf die Muskelvariablen

Zuerst wurde in diesem Abschnitt die durchschnittlichen Ausgangswerte und nach dem neunmonatigen Training erhaltenen Werte der untersuchten Parameter bei jedem einzelnen Pferd und bei sämtlichen Pferden dargestellt. Die Ergebnisse gehen aus den Tabellen und Abbildungen 13-1, -2, -3 hervor. Außerdem enthalten sie die Effekte der gesamten neunmonatigen Trainingsperiode.

Auf einer Fläche von $300 \mu\text{m}^2$ wurden die Mitochondrien, die Myofibrillen und die Kapillaren (auf einer Fläche von $750 \mu\text{m}^2$) gezählt und deren mittleren und gesamten Fläche bestimmt.

Vor dem Trainingsprogramm hatten Haflinger durchschnittliche gesamte Fläche der Mitochondrien von $9,61 \mu\text{m}^2$, im Mittel wurden 62,50 Mitochondrien gezählt und die mittlere Fläche lag bei $0,15 \mu\text{m}^2$ (s. Tab. 13-1 und Abb. 13-1, -2, -3).

Der durchschnittliche Ausgangswert für die mittlere Kapillarfläche betrug $15,96 \mu\text{m}^2$ und $0,71 \mu\text{m}^2$ für die mittlere Myofibrillenfläche (s. Tab. und Abb. 13-1, -2, -3).

In den Tabellen 13-1, -2 zeigt sich, daß es zwischen den Probanden ein eindeutiger Unterschied in Bezug auf den Gehalt an Mitochondrien, der mittleren Kapillarfläche besteht.

Die Gesamtmitochondrienfläche schwankte zwischen $8,56 \mu\text{m}^2$ - $12,03 \mu\text{m}^2$. Sie war am größten bei Pferd Nr. 4 und am niedrigsten beim Pferd Nr. 1. Das Pferd Nr. 1 wies die geringste Anzahl und einen größeren Mittelwert der Fläche der Mitochondrien auf, deren Werte bei durchschnittlich 44 bzw. $0,19 \mu\text{m}^2$ lagen.

Im Vergleich zu den Pferden Nr. 2 und 3 zeigte das Pferd Nr. 4 eine geringere Mitochondrienanzahl, die bei einem Wert von 65 lag. Trotzdem besaß dieses Versuchstier die größte Gesamtmitochondrienfläche im Vergleich zu den an den Untersuchungen beteiligten Pferden, die $12,03 \mu\text{m}^2$ betrug. Die Werte der mittleren Fläche der Mitochondrien lag bei den Pferden Nr. 1 und 4 bei $0,19 \mu\text{m}^2$.

Das Pferd 3 wies die zweitgrößte Gesamtmitochondrienfläche auf, gefolgt vom Pferd Nr. 5, bei den die gemessene gesamte Fläche der Mitochondrien bei einem Wert von $10,13 \mu\text{m}^2$ bzw. $9,17 \mu\text{m}^2$ lag.

Die Pferde Nr. 3 und 2 besaßen eine höhere Anzahl der Mitochondrien im Vergleich zu den anderen Probanden (Pferd Nr. 2, 81 und Pferd Nr. 3, 80).

Das Pferd Nr. 6 hatte eine Mitochondrienanzahl von 51 mit einer mittleren Fläche von $0,17 \mu\text{m}^2$ und eine Gesamtfläche von $8,81 \mu\text{m}$.

Da die Untersuchungen an den Kapillaren zur Bestimmung der Kapillarisation bei diesen Pferden in Spanien von Prof. Dr. RIVERO durchgeführt werden, berücksichtigten wir in unserer Studie lediglich die mittlere Kapillarenfläche, um festzustellen, ob sich die Kapillaren durch das Training vergrößerten. Des weiteren wurde untersucht wie stark die Veränderungen der Ultrastrukturen der Kapillaren in Bezug auf die verschiedenen Trainingsarten waren.

Zu Beginn des Trainingsprogrammes lag der Mittelwert der mittleren Kapillarfläche bei $15,96 \mu\text{m}$. Die mittlere Kapillarfläche vor dem Training war beim Pferd Nr. 1 am größten. Sie betrug $20,58 \mu\text{m}^2$. Es fällt auf, daß die Ausgangswerte der mittleren Kapillarfläche bei den Pferden Nr. 2, 3, 5 nahezu gleich sind ($12,39 \mu\text{m}^2$ - $12,99 \mu\text{m}^2$). Die zweit höchste mittlere Kapillarfläche ($18,96 \mu\text{m}^2$) wies das Pferd 6 vor seinem Trainingsprogramm, gefolgt vom Pferd Nr. 4 mit einem Wert von $18,15 \mu\text{m}^2$ (s. Tab. 13-2) auf.

Die Tabelle 13-3 veranschaulicht anhand der Einzelwerte, daß vor dem Training die Werte für die mittlere Fläche des Myofibrillenquerschnittes im Vergleich zu den anderen untersuchten Parameter zwischen den Pferden (außer Pferd Nr. 4, das die größte mittlere Myofibrillenquerschnittsfläche besaß) nicht stark streuen. Vor dem Trainingsprogramm lag der durchschnittliche Wert der mittleren Myofibrillenquerschnittsfläche bei sämtlichen Proben bei $0,71 \mu\text{m}^2$ und nach dem Trainingsprogramm bei $0,69 \mu\text{m}^2$. Die mittlere Myofibrillenquerschnittsfläche war bei den Pferden Nr. 1, 2, 6 identisch, deren Werte lagen zwischen $0,70 \mu\text{m}^2$ - $0,72 \mu\text{m}^2$. Dieser Wert betrug $0,60 \mu\text{m}^2$ bei Pferd Nr. 3 und $0,64 \mu\text{m}^2$ bei Pferd 5.

Unter Berücksichtigung der von uns gemachten Feststellungen und erhaltenen Ergebnissen stellten wir die Morphometrie als eine wertvolle Beurteilungsmöglichkeit für die oxidative Kapazität der Muskelzelle dar, die zur Beurteilung der Trainierbarkeit auf Ausdauerleistungen von Bedeutung ist. Der Einfluß des neunmonatigen Trainings auf die

gesamte und mittlere Fläche sowie die Anzahl der Mitochondrien, der Kapillaren und der Myofibrillen ist in den Abbildungen 13-1, -2, -3 graphisch dargestellt.

Nach neunmonatigem Trainingsprogramm fanden wie eine Erhöhung der gesamten Fläche der als ein Maß für die oxydativen Kapazität der Muskelzelle herausziehbaren Mitochondrien sowie eine Vergrößerung der mittleren Kapillarquerschnittsfläche (s. Abb. 13-1, -3).

Die am Anfang und am Ende des Trainingsprogramms festgestellten Mittelwerte der Mitochondrienparameter gehen aus Tabelle 13-1 hervor.

Am Ende des Trainingsprogramms beobachteten wir eine Zunahme des Anteils der gesamten Mitochondrienfläche bei allen Probanden. Nach dem Trainingsprogramm lag die durchschnittliche mittlere Differenz der gesamten Mitochondrienfläche bei einem Wert $14,91 \mu\text{m}^2$. Die Werte der gesamten Mitochondrienfläche streuten nach dem gesamten Trainingsprogramm zwischen $13,14 \mu\text{m}^2$ und $15,94 \mu\text{m}^2$. Das Pferd Nr. 2 besaß am Ende des Trainingsprogramms den höchsten Anteil der interfibrillären Mitochondrien, um $5,31 \%$, gefolgt von Pferd Nr. 3 und Pferd Nr. 4. mit einem gleichen Wert von $5,25 \%$. Diese war bei Pferd Nr. 6 am geringsten (um $4,38 \%$).

Es ist aus den Abbildungen 13-1, -2, -3 ersichtlich, daß die Erhöhung der Gesamtfläche der Mitochondrien durch eine Vermehrung und / oder Vergrößerung der Mitochondrien zustande kam. Am Ende des Trainingsprogramms war die stärkste Vergrößerung der mittleren Mitochondrienfläche, um das Dreifache, bei Pferd Nr. 5 zu verzeichnen, gefolgt vom Pferd Nr. 2, um beinahe das Doppelte. Das Pferd Nr. 1 wies die höchste Vermehrung der Mitochondrien, auf, gefolgt vom Pferd Nr. 6.

Am Ende des Trainingsprogramms konnte eine durch das Training bedingte Kapillarvergrößerung bei allen Probanden, außer Pferd Nr. 1, nachgewiesen werden. Die vor und nach dem Trainingsprogramm festgestellten Werte der Kapillarquerschnittsfläche gehen aus Tabelle 13-2 hervor.

Die vor dem Trainingsprogramm an den Kapillaren gemessene mittlere Flächen schwankten zwischen $12,39 \mu\text{m}^2$ und $20,58 \mu\text{m}^2$. Die Werte betrugen nach dem Trainingsprogramm zwischen $17,09 \mu\text{m}^2$ und $37,97 \mu\text{m}^2$ (s. Abb. 13-1 und Tab. 13-2).

Die durchschnittliche mittlere Differenz der mittleren Kapillarfläche lag nach dem Trainingsprogramm bei einem Wert von $26,14 \mu\text{m}^2$.

Es war zu beobachten, daß alle Pferde, außer Pferd Nr. 1, auf das Ausdauertraining mit einer Vergrößerung der Kapillaren reagierten. Die Zunahme der mittleren Kapillarfläche war bei den Pferden Nr. 2 und 3 am stärksten, Erhöhung um das Dreifache im Vergleich zu den Ausgangswerten, gefolgt von den Pferden Nr. 4 und 6.

Am Ende des gesamten Trainingsprogramms beobachteten wir bei den Pferden Nr. 1, 2, 4 und 6 eine Abnahme der Myofibrillenquerschnittsfläche, bei denen jedoch die Anzahlerhöhung der Myofibrillen auf der gleichen Fläche von $300 \mu\text{m}^2$ zu unterstreichen ist. Gleichzeitig reagierten die Pferde Nr. 3 und 5 auf das Ausdauertraining mit einer Vergrößerung der Myofibrillenquerschnittsfläche (s. Tab. 13-3).

Die Effekte der gesamten neunmonatigen Trainingsperiode wurden in den Abbildungen 13-1, -2, -3 dargestellt. Hierbei wurden die Ausgangswerte mit den Werten, die nach der dritten Ruhephase an den Mitochondrien, Kapillaren und Myofibrillen berechnet worden sind, verglichen. So ergab sich eine durch das Training induzierte Vergrößerung der mittleren Mitochondrienfläche und eine Vermehrung der Mitochondrien, die zu einer Erhöhung der Gesamtmitochondrienfläche führte. Weiterhin ist aus diesen Abbildungen ersichtlich, daß sich die Kapillaren durch das Training vergrößerten. Nach neunmonatigem Training stellten wir die geringste Veränderungen an den Myofibrillen fest. Die mittlere Myofibrillenquerschnittsfläche änderte sich ganz gering, sie betrug vor dem Training $0,71 \mu\text{m}^2$ und nach der gesamten Trainingsperiode $0,69 \mu\text{m}^2$.

Tab. 13-1 Effekt des neunmonatigen Trainingsprogramms auf die Mitochondrien

Mitochondrien						
			Anzahl	mittl.	Gesamtfläche	Gesamtfläche
			n	Fläche (µm²)	(µm²)	(%)
Pfd1	A		44,00	0,19	8,56	2,85
		K	81,00	0,17	14,10	4,70
Differenz (A-K)			37,00	-0,02	5,54	
Pfd2	A		81,00	0,11	8,95	2,98
		K	76,00	0,21	15,94	5,31
Differenz (A-K)			-5,00	0,10	6,99	
Pfd3	A		80,00	0,13	10,13	3,37
		K	87,00	0,18	15,76	5,25
Differenz (A-K)			7,00	0,05	5,63	
Pfd4	A		65,00	0,19	12,03	4,01
		K	85,00	0,19	15,75	5,25
Differenz (A-K)			20,00	0,00	3,73	
Pfd5	A		54,00	0,17	9,17	3,05
		K	35,00	0,42	14,79	4,93
Differenz (A-K)			-19,00	0,25	5,62	
Pfd6	A		51,00	0,17	8,81	2,93
		K	86,00	0,15	13,14	4,38
Differenz (A-K)			35,00	-0,02	4,33	
durchschnittlich	Pfd 1-6	A	62,5	0,15	9,61	
standardabweichung			15,50	0,03	1,30	
durchschnittlich	Pfd 1-6	K	75	0,22	14,91	
standardabweichung			20,01	0,10	1,12	

A - K : Biopsientnahmezeitpunkte

A: vor Beginn des Trainingsprogramms

K: am Ende des neunmonatigen Trainingsprogramms

Tab. 13-2 Effekt des neunmonatigen Trainingsprogramms auf die Kapillaren

Kapillaren					
			Anzahl n	mittl. Fläche (µm²)	Gesamtfläche
Pfd1	A		6,00	20,58	123,48
		K	5,00	17,09	85,44
Differenz (A-K)			-1,00	-3,49	-38,04
Pfd2	A		6,00	12,39	74,34
		K	5,00	36,96	184,82
Differenz (A-K)			-1,00	24,57	110,48
Pfd3	A		6,00	12,99	77,94
		K	5,00	37,97	189,84
Differenz (A-K)			-1,00	24,98	111,89
Pfd4	A		5,00	18,15	90,73
		K	5,00	22,28	111,41
Differenz (A-K)			0,00	4,14	20,69
Pfd5	A		5,00	12,70	63,52
		K	7,00	20,01	140,07
Differenz (A-K)			2,00	7,31	76,55
Pfd6	A		5,00	18,96	94,82
		K	6,00	22,56	135,33
Differenz (A-K)			1,00	3,59	40,51
durchschnittlich	Pfd 1-6	A	5,5	15,96	87,47
standardabweichung			0,55	3,67	20,97
durchschnittlich	Pfd 1-6	K	5,5	26,14	141,15
standardabweichung			0,84	8,99	40,74

A - K : Biopsienentnahmezeitpunkte

A: vor Beginn des Trainingsprogramms

K: am Ende des neunmonatigen Trainingsprogrammes

Tab. 13-3 Effekt des neunmonatigen Trainingsprogrammes auf die Myofibrillen

Myofibrillen					
			Anzahl	mittl.	Gesamtfläche
			n	Fläche (µm²)	(µm²)
Pfd1	A		201,00	0,70	141,20
		K	284,00	0,51	146,12
Differenz (A-K)			83,00	-0,19	4,92
Pfd2	A		215,00	0,71	151,83
		K	295,00	0,52	154,53
Differenz (A-K)			80,00	-0,18	2,70
Pfd3	A		247,00	0,60	147,91
		K	218,00	0,74	161,81
Differenz (A-K)			-29,00	0,14	13,90
Pfd4	A		166,00	0,93	153,68
		K	249,00	0,69	171,87
Differenz (A-K)			83,00	-0,24	18,19
Pfd5	A		247,00	0,64	158,22
		K	140,00	1,08	151,56
Differenz (A-K)			-107,00	0,44	-6,65
Pfd6	A		243,00	0,72	173,87
		K	263,00	0,57	148,93
Differenz (A-K)			20,00	-0,15	-24,94
durchschnittlich	Pfd 1-6	A	219,83	0,71	154,45
standardabweichung			32,52	0,11	11,11
durchschnittlich	Pfd 1-6	K	241,50	0,69	155,80
standardabweichung			56,64	0,21	9,54

A - K : Biopsienentnahmezeitpunkte

A: vor Beginn des Trainingsprogrammes

K: am Ende des neunmonatigen Trainingsprogrammes

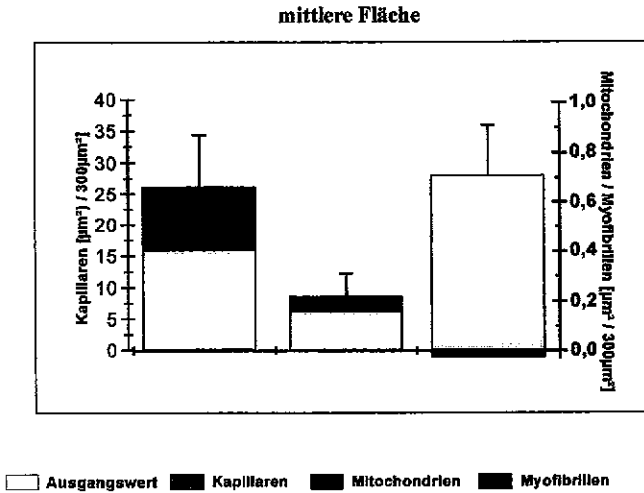


Abb. 13-1 Effekt des neunmonatigen Trainingsprogramms auf die mittlere Fläche der Kapillaren, Mitochondrien und Myofibrillen

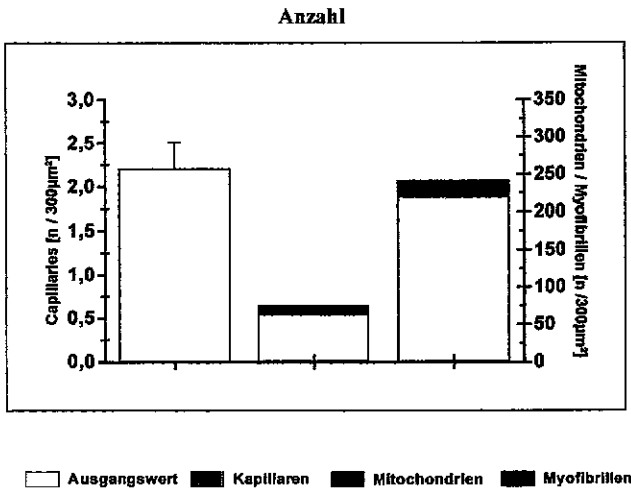


Abb. 13-2 Effekt des neunmonatigen Trainingsprogramms auf die Anzahl der Kapillaren, Mitochondrien und Myofibrillen

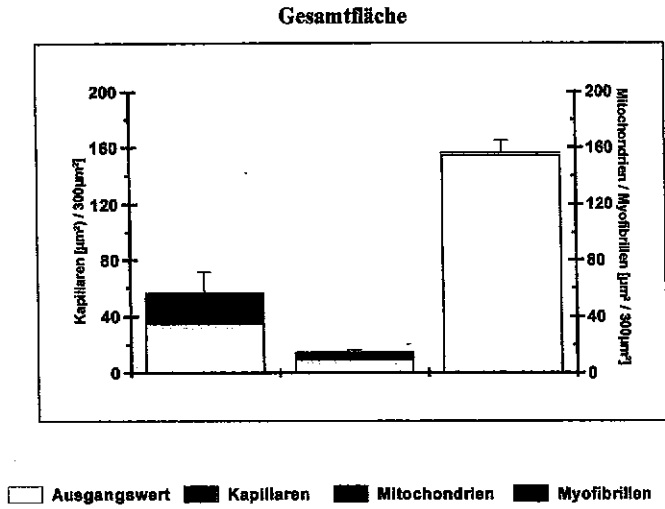


Abb. 13-3 Effekt des neunmonatigen Trainingsprogramms auf die gesamte Fläche der Kapillaren, Mitochondrien und Myofibrillen

3. 4 Untersuchungsergebnisse der wiederholten Biopsieentnahme an gleicher Lokalisation:

In der von November 1993 bis September 1994 in Neubulach (Baden Württemberg) durchgeführten Untersuchungen stellten LINDNER und seine Arbeitsgruppe (1994) fest, daß die individuelle Trainingsintensität mittels den in Belastungstests ermittelten Kennwerten relativ genau festgelegt werden kann.

Dabei zeigte sich in der Tendenz, daß eine 11- malige Wiederholung von Training über 25 Minuten Dauer bei einer Geschwindigkeit, die 4 mmol Laktat im Liter Blut hervorrufen sollte ($V_{La4,0}$), eine stärkere positive Veränderung der Ausdauerleistungsfähigkeit hervorruft, als 5- und 15- minutige Belastungen bei $V_{La2,5}$ (Geschwindigkeit, bei der theoretisch im Blut 4 bzw. 2,5 mmol/l Laktat gemessen werden; LINDNER et al. 1995).

Unter Berücksichtigung der hier vorangegangenen licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen stellten wir die Biopsieentnahmemethode nach BERGSTRÖM (1962, 1975) als zuverlässig und geeignet für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen dar. Exzisionsartefakte treten relativ selten auf.

Von sieben Tieren konnten insgesamt 52 Proben auf die Entwicklung der Gewebsmorphologie, die durch die Biopsieentnahme bedingt ist, licht- und transmissionselektronenmikroskopisch an der Entnahmestelle und am angrenzenden Gewebe untersucht werden.

Die Technik für die wiederholte Biopsieentnahme des M. glutaeus medius bei den Probanden verursachte keine Probleme. Am Tag der Entnahme konnten die Probanden sich frei bewegen und wiesen keine Funktionsstörung auf. Es bestand keine Wundinfektion und bei den Tieren zeigten sich keine Probleme hinsichtlich der Wundheilung.

Die Muskelbiopsieentnahmen wurden in achtwöchigen Abstand wiederholt. Für die Untersuchung standen die letzten Biopsien zur Verfügung. Bis zum Zeitpunkt „G“ (

letzte Biopsieentnahme aus dem linken M. gluteus medius) bzw. „H“ (letzte Biopsieentnahme aus dem rechten M. gluteus medius) wurden in der Nähe dieser Stelle mit einem Durchmesser von 5 cm dreimal Biopsien gewonnen. Zwischen den Stichkanälen betrug die Distanz jeweils 2 cm.

Die aufeinanderfolgenden Biopsieentnahmen sind in einer Distanz von 2 cm im Bezug zu der vorherigen Biopsieentnahmestelle durchgeführt worden. Es wurde ein kleines Muskelstück mit einem Gewicht von 50-100 mg entnommen, so daß die Wahrscheinlichkeit, die vorherige Entnahmestelle zu treffen, geringfügig bestand.

Die Ergebnisse der lichtmikroskopischen Untersuchungen, bei denen die Ausbildung des Granulationsgewebes und des faserreichen Bindegewebes bzw. des Narbengewebes an der Biopsieentnahmestelle berücksichtigt worden sind, wurden in die unten gegebene Tabelle eingetragen.

Tab. 14

Pfd Nr	Probe im Juli (Zeitpunkt G)				Probe im August (Zeitpunkt H)			
	2 cm Tiefe 20 cm entfernt	2 cm Tiefe 25 cm entfernt	6 cm Tiefe 20 cm entfernt	6 cm Tiefe 25 cm entfernt	2 cm Tiefe 20 cm entfernt	2 cm Tiefe 25 cm entfernt	6 cm Tiefe 20 cm entfernt	6 cm Tiefe 25 cm entfernt
1	-	-	Narben- gewebe	-	Narben- gewebe	-	-	-
2	-	Narben- gewebe	ggr. Kollagenfaser- ausbildung	-	Narben- gewebe	-	-	Narben- gewebe
3	Narben- gewebe	Narben- gewebe	-	-	-	-	-	-
4	ggr. fokale nicht eitrige Entzündung	-	Narben- gewebe	-	-	-	-	-
5	keine Probe	keine Probe	keine Probe	keine Probe	Narben- gewebe	-	-	-
6	-	ggr. Granulations- gewebe	hgr. Granulations- gewebe	-	-	-	-	-
7	-	-	ggr. Kollagenfaser- ausbildung	-	-	-	-	-

Unter Berücksichtigung der an den Semidünnschnitten durchgeführten lichtmikroskopischen Untersuchungen wurden folgende Feststellungen gemacht:

Die Entnahme der Muskelbiopate verursachte keine Wundinfektionen. Außerdem stellten wir die durch Entnahme bedingt geringe akute Blutungen und Ödembildung fest. Diese Befunde wiesen auf Prozesse der Wundheilung hin. Diese war sowohl licht- als auch elektronenmikroskopisch festzustellen.

Bei den elektronenmikroskopischen Untersuchungen waren die Muskelabschnitte von Interesse, in welchen lichtmikroskopisch ein Granulationsgewebe oder ein Bindegewebe bzw. ein Narbengewebe festgestellt wurden. In folgenden wurden die an den Semidünnschnitten festgestellten Veränderungen am Transmissionselektronenmikroskop untersucht.

14 Proben wiesen patho- morphologische Veränderungen auf. Zwei dieser Proben zeigten Ausbildung von Granulationsgewebe, 9 Proben die Ausbildung eines Narbengewebes an der Entnahmestelle und zwei Proben geringfügige Ausbildung von Kollagenfasern. Nur an einer Probe wurde eine fokale geringgradige Entzündung mit Beteiligung der mononukleären Zellen festgestellt (s. Abb. 18a und b).

Auf Grund der Abbildungen die durch die Entnahme bedingten Gewebsveränderungen an der Entnahmestelle waren festzustellen, wie z.B. Abbildung 17. In dieser Abbildung findet man ein Granulationsgewebe, das vorwiegend aus Fibroblasten und Fibrozyten besteht, zwischen denen man Lymphozyten und Makrophagen erkennen kann, sowie einzelne Gefäßsprosse.

Weiterhin, wie beispielsweise Abbildung 17, findet man die Reste der Muskelfaser, die aber hier atrophisch sind und untergehen.

Beispielsweise findet man in Abb. 18a und b eine fokale Entzündung, in deren Zentrum sich ein nekrotischer Bezirk befindet, wobei sich die angrenzenden Muskelfasern ebenfalls Druckatrophie erkennen lassen. Dieser nekrotischen Bezirk wird von fast palisadenartig angeordneten Makrophagen, Lymphozyten und einzelnen Plasmazellen umgeben. Weiterhin findet man in diesem Bereich vermehrt Kapillarsprosse, die in das Granulationsgewebe vordringen.

Die am Lichtmikroskop festgestellten Gewebsveränderungen an der Entnahmestelle beobachtete man auch am Transmissionselektronenmikroskop, wie z. B. in Abbildung 19, welche eine elektronenmikroskopische Aufnahme eines Granulationsgewebe ist. Hier sieht man Makrophagen mit Vakuolen und Lysosomen im Zytoplasma und einzelne Plasmazellen, sowie einige Fibroblasten. Angrenzende Muskelfaser stellen sich normal dar.

Wie oben erwähnt wurde, wiesen neun Proben die Ausbildung eines Narbengewebes an der Entnahmestelle der Biopsien auf, wie z. B. die Abbildung 21a und b. In dieser Abbildung sieht man ein faserreiches Narbengewebe mit Fibrozyten und Kollagenfasern, Weiterhin sieht man hier eine deutliche Zerstörung der Muskulatur.

Außerdem war zu beobachten, daß die dem Granulationsgewebe oder dem faserreichen Bindegewebe angrenzenden Muskelfasern patho- morphologische Veränderungen aufwiesen, wie beispielsweise in Abbildung 21a und b. Man beobachtet hier am Übergangsbereich zu den normalen Muskelzellen viele degenerierte Muskelfasern. Weiterhin ist aus Abbildung 21b deutlich zu sehen, daß die dem Narbengewebe angrenzende Muskelfaser eine hyalinschollige Degeneration zeigt. In Abbildung 22b sieht man eine Druckatrophie der dem Narbengewebe angrenzenden Muskelfasern.

Unten werden die Ergebnisse mit Hilfe der licht- und elektronenmikroskopischen Bilder wiedergegeben.

Abb. 14a und b Lichtmikroskopische Aufnahme von unveränderten quer- und

längsgetroffenen Muskelfasern. Die einzelnen Muskelfasern (Mf) sind vom Endomysium, das einzelne Kapillaren (Pfeile) enthält, umgeben.

a- quergeschnittene Muskelfasern

(Beschriftung der Proben: 1G6- 25 cm; Tier Nr. 1; Tiefe: 6 cm;

Zeitpunkt: G, Entfernung: 25 cm; Semidünnschnitt,

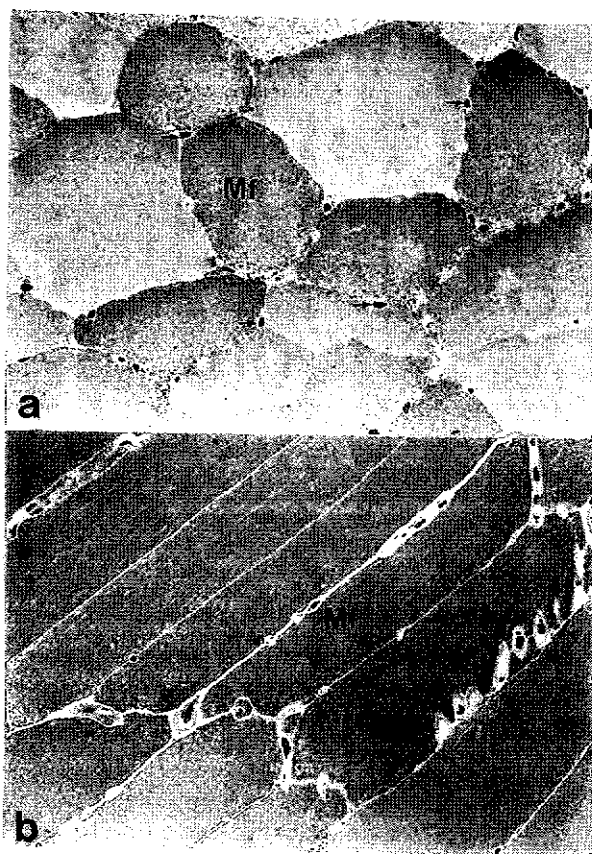
Toluidinblaufärbung, Vergr.: 350 x)

b- längsgeschnittene Muskelfasern

(Beschriftung der Proben: 1G6- 20 cm; Tier Nr. 1; Tiefe: 6 cm;

Zeitpunkt: G; Entfernung: 20 cm; Semidünnschnitt,

Toluidinblaufärbung, Vergr.: 350 x)



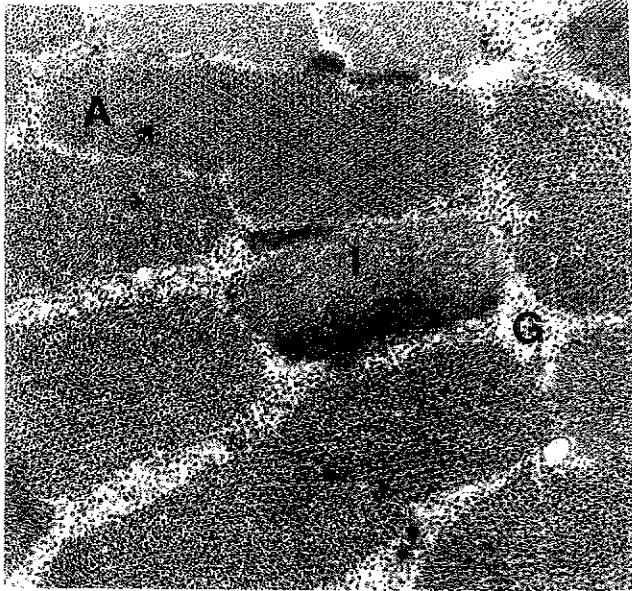


Abb. 15 Elektronenmikroskopische Aufnahme einer normalen querschnittenen Muskelfaser mit einzelnen Myofibrillen in den verschiedenen Bandabschnitten. Die dickere schwarzen Punkten stellen Myosinfilamente (dicke Pfeile) dar, daneben dünnere Aktinfilamente (dünne Pfeile)
(Beschriftung der Proben: 1H2- 20 cm; Tier Nr. 1; Tiefe: 2 cm; Zeitpunkt: H; Entfernung: 20 cm; Vergr.: 32.000 x)

A: A- Band

G: Glykogen

I: I- Band

Z: Z- Band

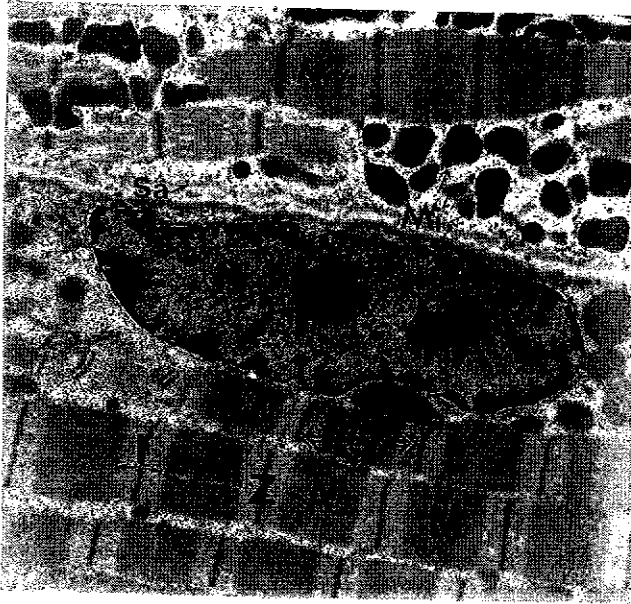


Abb. 16 Längsschnitt durch zwei Muskelfasern mit Sarkolemm (Sa), Nukleus (N), sowie zahlreichen Mitochondrien (Mi) und mehreren Sarkomeren (S). Je ein Z-Streifen (Z) begrenzt ein Sarkomer.

I: I-Band; A: A-Band; M: M-Streifen

(Beschriftung der Proben: 1G2- 25 cm; Tier Nr. 1; Tiefe: 2 cm; Zeitpunkt: G; Entfernung: 25 cm; Vergr.: 10 080 x)

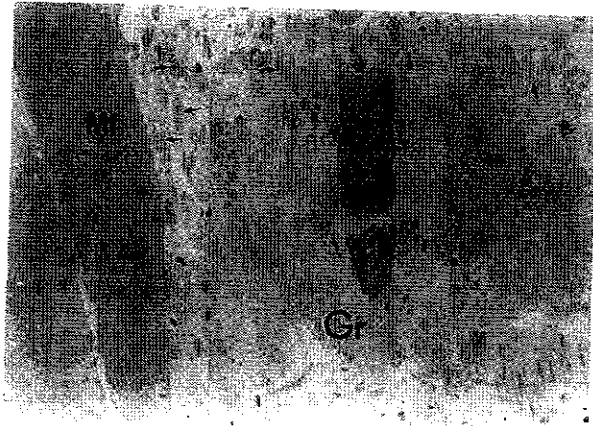


Abb. 17

Lichtmikroskopische Aufnahme aus der Muskulatur nach Biopsieentnahme mit deutlicher Ausbildung von Granulationsgewebe (Gr), das zwei Monate alt ist.

Wir finden in großer Menge Fibroblasten (Fb) und Fibrozyten (Fz), sowie im Zentrum eine degenerierte Muskelfaser (DM) und Ausbildung von Entzündungszellen besonders Lymphozyten und Histiozyten. Die angrenzenden Muskelfasern lassen eine geringe Atrophie erkennen.

(Beschriftung der Proben: 6G6- 20 cm; Tier Nr. 6; Tiefe: 6 cm; Zeitpunkt: G; Entfernung: 20 cm; Semidünnschnitt, Toluidinblaufärbung, Vergr.: 350 x)

Abb. 18a und 18b

Lichtmikroskopische Aufnahme aus einem Entzündungsbereich des M. glutaeus medius zwei Monate nach Biopsieentnahme. Im Zentrum ist eine Nekrose (N) zu erkennen, die von palisadenartig angeordneten Makrophagen (M) umgeben wird. Weiterhin sind zur Muskulatur angrenzend vermehrt Kapillaren (dünne Pfeile) nachweisbar. Die angrenzenden Muskelzellen (Mf) zeigen eine geringgradige Atrophie (dicke Pfeile).

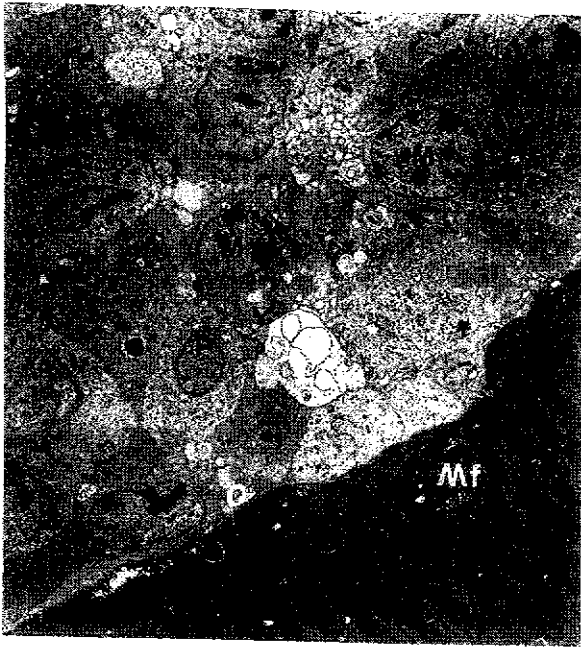
Bild 18b

Ausschnittsvergrößerung aus Bild 18a

(Vergr.: 875)

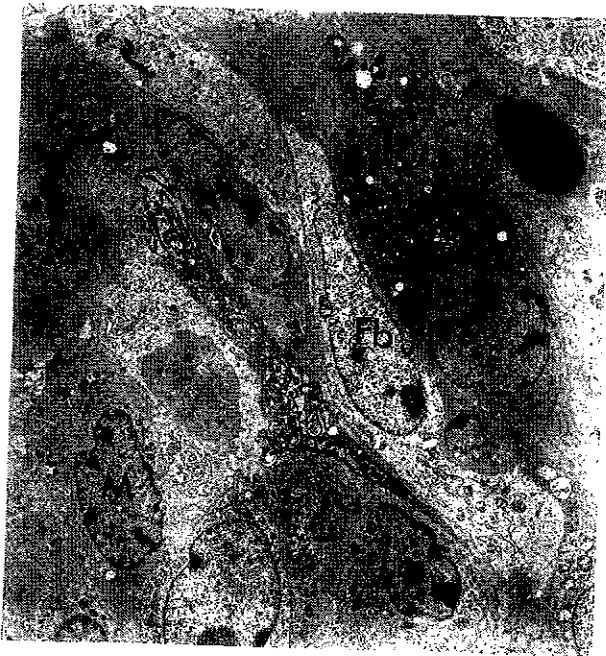
(Beschriftung der Proben: 4G2- 20 cm; Tier Nr. 4; Tiefe: 2 cm; Zeitpunkt: G;
Entfernung: 20 cm; Semidünnschnitt, Toluidinblaufärbung, Vergr.: 350 x)



**Abb. 19:**

Elektronenmikroskopische Aufnahme aus dem Randgebiet eines Granulationsgewebes mit der benachbarten Muskulatur (Mf). Im Bereich des Granulationsgewebes sind zahlreiche Makrophagen (M) mit Vakuolen und Lysosmen zu beobachten, sowie einzelne Plasmazellen (P) mit deutlichem rauhen endoplasmatischen Reticulum (Pfeil). Die angrenzende Muskelfaser zeigt normale Querstreifung.

(Beschriftung der Proben: 6G6- 20 cm; Tier Nr. 6; Tiefe: 6 cm; Zeitpunkt: G; Entfernung: 20 cm; Vergr.: 2560 x)

**Bild 20**

Elektronenmikroskopische Aufnahme aus einem Granulationsgewebe des gleichen Tieres mit zahlreichen Fibroblasten (Fb), wobei die benachbarte Zelle besonders viele Schläuche des rauhen endoplasmatischen Retikulums enthält. Weiterhin können hier Makrophagen (M) und ein Kapillaranschnitt mit Erythrozyt beobachtet werden.

(Beschriftung der Proben: 6G6- 20 cm; Tier Nr. 6; Tiefe: 6 cm; Zeitpunkt: G; Entfernung: 20 cm; Vergr.: 3200 x)

Abb. 21a und 21b**Abb. 21a**

Lichtmikroskopische Aufnahme am Semidünnschnitt mit zentraler deutlicher Zerstörung der Muskulatur, wobei am Übergang zu normalen Muskelzellen (Mf) mehrere degenerierte Muskelzellen (DM) zu beobachten sind.

(Vergr.: 175 x)

Abb. 21b

Abbildung 21b ist von dem gleichen Tier. In dieser Abbildung sieht man vermehrt Kollagenfibrillen (Kf), sowie degenerierte Muskelzellen (DM) und Entzündungszellen. Die angrenzende Muskelfaser zeigt ebenfalls hyalinschollige Degeneration. Weiterhin sind in diesem Narbengewebe (Na), das vorwiegend aus Kollagenfibrillen besteht, auch Nekrosen darstellbar.

(Beschriftung der Proben: 1H2- 20 cm; Tier Nr. 1; Tiefe: 2 cm; Zeitpunkt: H; Entfernung: 20 cm; Semidünnschnitt, Toluidinblaufärbung; Vergr.: 875 x)

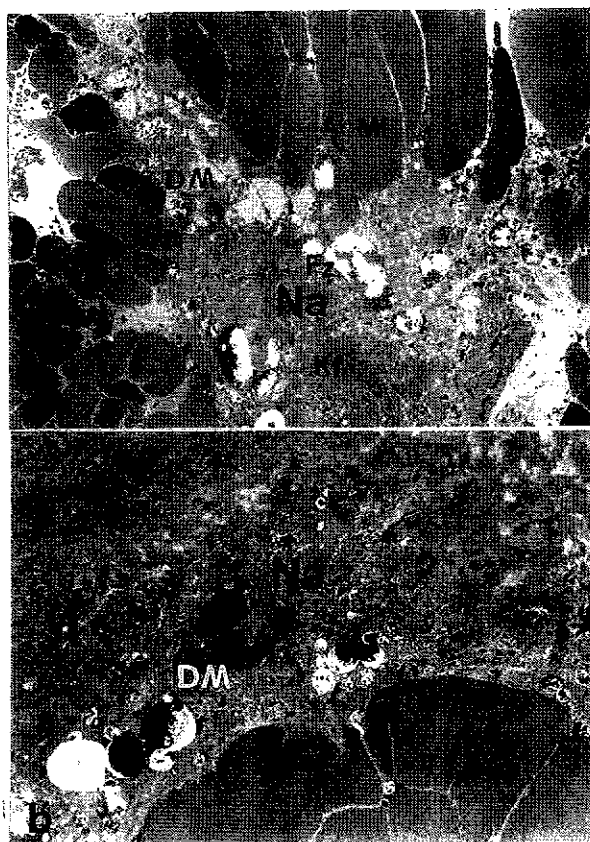


Abb. 22a:

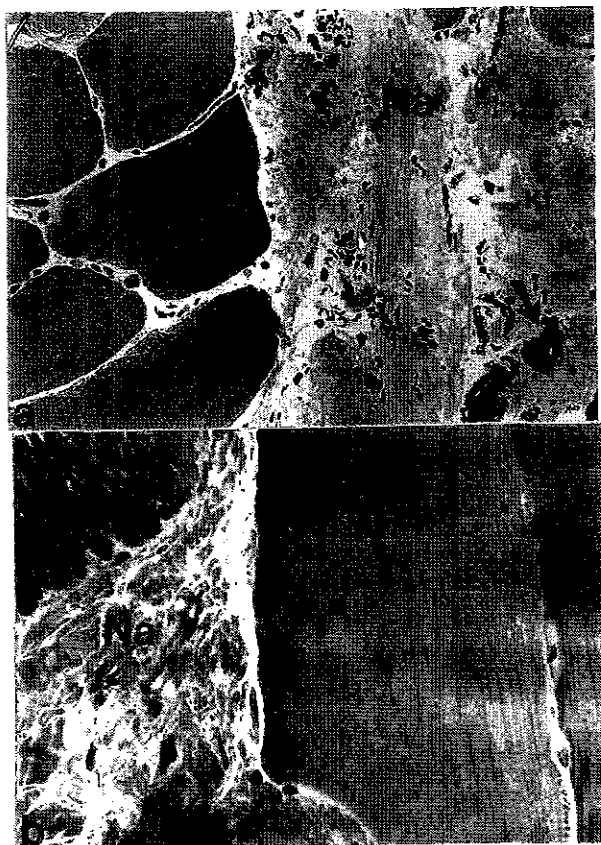
Lichtmikroskopische Aufnahme eines Semidünnschnittes aus einer Muskelnarbe (Na) im Bereich der Biopsiestelle. Noch zwei Monate nach Biopsie sind hier Bindegewebssepten aus Kollagenfibrillen (Kf), Blutungen und untergehende Muskelzellen (Pfeile) zu beobachten.

(Beschriftung der Proben: 1G6- 20 cm; Tier Nr. 1; Tiefe: 6 cm; Zeitpunkt: G; Entfernung: 20 cm; Semidünnschnitt, Toluidinblaufärbung, Vergr.: 350 x)

Abb. 22b:

Lichtmikroskopische Aufnahme aus einer Muskelnarbe (Na). Die angrenzende Muskelzelle läßt eine Druckatrophie erkennen.

(Beschriftung der Proben: 3G2- 25 cm; Tier Nr. 3; Tiefe: 2 cm; Zeitpunkt: G; Entfernung: 25 cm; Semidünnschnitt, Toluidinblaufärbung, Vergr.: 875 x)



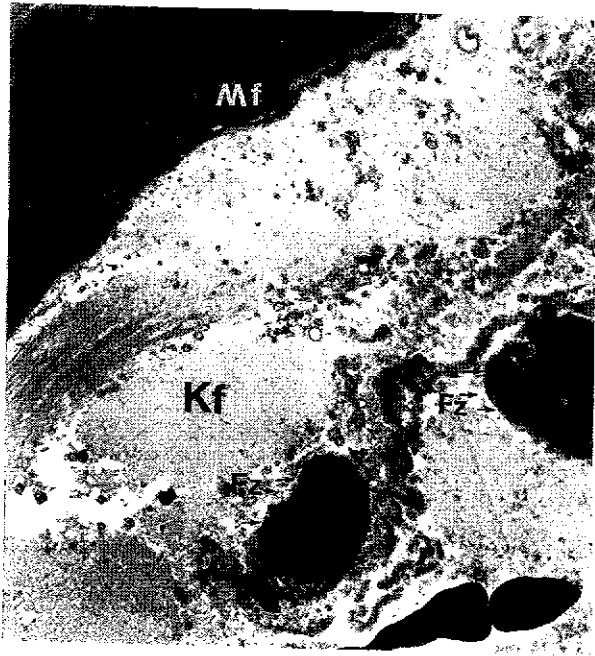


Abb. 23:

Elektronenmikroskopische Aufnahme aus Narbengewebe (Na) nach Muskelbiopsie mit zahlreichen quer- und längsgetroffenen Kollagenfibrillen (Kf) sowie einzelnen Fibrozyten (Fz). Die angrenzende Muskelfaser (Mf) zeigt normale Querstreifung.

(Beschriftung der Proben: 3G2- 25 cm; Tier Nr. 3; Tiefe: 2 cm; Zeitpunkt: G; Entfernung: 25 cm; Vergr.: 8000 x)

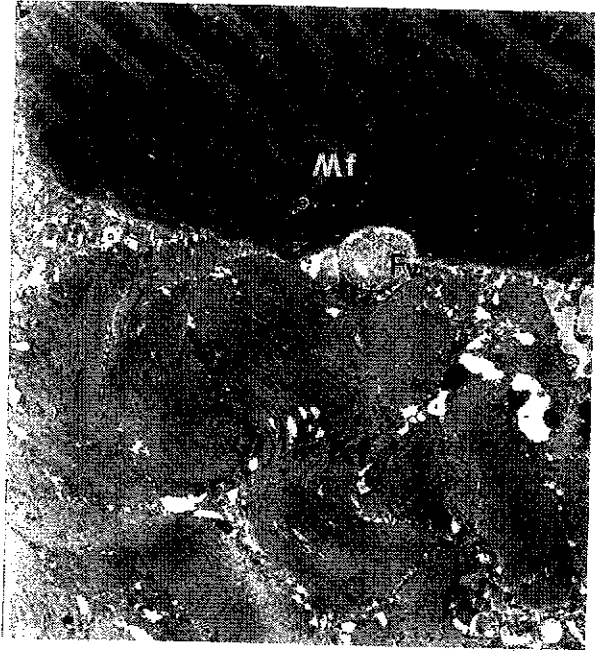


Abb. 24

Ausgereiftes Narbangewebe mit zahlreichen Kollagenfibrillen (Kf), in Nachbarschaft einer normal strukturierten Muskelzelle (Mf), Fettvakuolen (Fv) zwischen dem Narbangewebe und der Muskelzelle.

(Beschriftung der Proben: 1H2- 20 cm; Tier Nr. 1; Tiefe: 2 cm; Zeitpunkt: H; Entfernung: 20 cm; Vergr.: 3200 x)

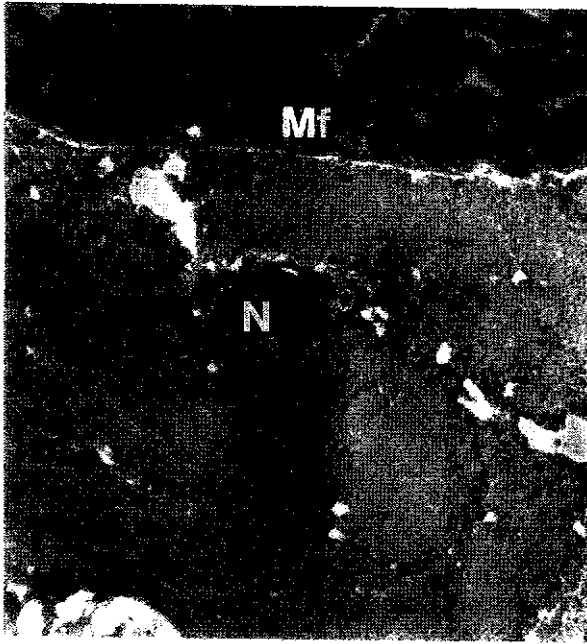


Abb. 25

Hochgradige Ansammlung der Kollagenfibrillen im Bereich der Biopsieentnahmestelle. Neben den Kollagenfibrillen (Kf) lassen sich in diesem Narbengewebe zwei Monate nach Biopsie noch Nekrosen (N) darstellen. Die angrenzende Muskelzelle (Mf) ist normal strukturiert.

(Beschriftung der Proben: 1H2- 20 cm; Tier Nr. 1; Tiefe: 2 cm; Zeitpunkt: H; Entfernung: 20 cm; Vergr.: 10 080 x)

4. DISKUSSION

Das Ziel unserer Studie bestand darin, die Ausdauerleistungsfähigkeit von Pferden und die durch das Training bedingten Veränderungen in der Skelettmuskulatur mit Hilfe der morphometrischen und morphologischen Untersuchungen zu beurteilen sowie die bei verschiedenen Blutlaktatkonzentrationen durchgeführten Trainingsarten nach ihrer Effizienz zueinander zu vergleichen und die Möglichkeit des optimalen Aufbaus des Trainingsprogramms des Pferdes zur Diskussion zu stellen. Ziel dieser Untersuchung ist ein optimiertes Trainingsprogramm für Pferde zu erreichen.

Die Untersuchungen wurden an sechs 2-jährigen Pferden der Rasse Haflinger durchgeführt. Die Tiere wurden mit drei verschiedenen Trainingsarten trainiert. Die Muskelbiopsien wurden vor und nach jeder Trainingsphase und nach der letzten Ruhephase aus dem M. gluteus medius in einer Tiefe von 6 cm entnommen.

Anhand der Muskelbiopsien können der Trainingzustand und das Leistungsvermögen eines Pferdes quantitativ und objektiv abgeschätzt werden (RIVERO, 1996). Er konnte 77 % der Beobachtungen unter Berücksichtigung der morphometrischen und enzymhistochemischen Untersuchungsergebnisse eindeutig den Wettkampferfolgen des Pferdes zuordnen.

Die bei vielen Studien nach BERGSTRÖM (1962, 1975) angewandte Methode der Muskelbiopsienentnahme hat sich bei den hier durchgeführten licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen als geeignet erwiesen. Unsere Beobachtungen über die Biopsieentnahmemethode stimmen mit den von EDWARDS et al., 1973; LINDHOLM, 1974 und STRAUB, 1981 gemachten Erfahrungen überein.

Zur Beurteilung der Ausdauerleistungsfähigkeit des Pferdes und der oxidativen Kapazität der Muskelzelle und deren trainingsbedingten Veränderungen wurden die in der hier vorliegenden Studie angewandte morphometrische Untersuchungen an den Mitochondrien, den Kapillaren und den Myofibrillen durchgeführt.

Die in der hier vorliegenden Studie berücksichtigten Parameter:

- 1- Die Anzahl und die gesamte und mittlere Fläche der interfibrillären Mitochondrien vor und nach jeder Trainingsphase, die durch Belastungs- und Ruhephase bedingten Anpassungsvorgänge in der Muskelzelle zu erfassen und eine bestimmte Aussage über das momentane Ausdauerleistungsvermögen und dessen Beeinflussung durch Training und Ruhe zu machen.
- 2- Die mittlere, maximale und minimale Fläche der Kapillaren, die für die Versorgungssituation von großer Bedeutung sind.
- 3- Die mittlere, maximale und minimale Fläche des Myofibrillenquerschnittes, die zur Darstellung der Muskelkraft aussagekräftig ist.

Zur Quantifizierung der oxidativen Kapazität der Muskelzelle erweisen sich die morphometrischen Untersuchungen der Mitochondrien als zuverlässig. Dabei können anhand der morphometrischen Untersuchungsergebnisse die Funktion der Skelettmuskeln mit den Strukturen korreliert werden, wie die HOPPELER et al. (1973); BYLUND et al. (1977); MATHIEU et al. (1981) und WEIBEL et al. (1981) postuliert sind, somit stellt die Morphometrie der Mitochondrien als eine aussagekräftige Untersuchungsmethode zur Bewertung der aeroben Kapazität der Muskelzelle dar.

Dabei konnte am Ende des neunmonatigen Trainingsprogrammes bei sämtlichen Probanden eine durch das Training bedingte Erhöhung des Anteils der interfibrillären Mitochondrienfläche festgestellt werden.

Bei den morphometrischen Untersuchungen ergab sich eine trainingsbedingte Zunahme der gesamten Mitochondrienfläche, die sich aus der Anzahl und der mittleren Fläche der Mitochondrien berechnete abhängig von den bei verschiedenen Blutlaktatkonzentrationen durchgeführten Trainingsarten.

Wie beim Menschen (HOPPELER et al., 1973) und beim Pferd (STRAUB et al., 1975 und STRAUB 1981) fanden wir auch im Muskel des trainierten Pferdes eine Vermehrung und / oder Vergrößerung der Mitochondrien in verschiedenem Ausmaß in Abhängigkeit von den durchgeführten Trainingsarten.

STRAUB (1981) stellte beim Pferd fest, daß die Myofibrillen und Zytoplasma keine vom Trainingzustand abhängigen Unterschiede zeigen. Unter Berücksichtigung der vor und nach der Trainingsphase an den Myofibrillen erhaltenen Meßergebnisse fanden wir hingegen einen trainingsabhängigen Unterschied in der Myofibrillenquerschnittsfläche. Auch der Vergleich der Meßergebnisse der Myofibrillenquerschnittsfläche vor und nach der Ruhephase zeigte eine Veränderung der Querschnittsfläche.

KRZYWANEK u. WITKE (1986) schrieben, daß das Verteilungsverhältnis von "langsamen,, zu "schnellen,, Fasern den Arbeitsmodus eines Muskels in Bezug auf Kraft und Schnelligkeit der Kontraktionen bedingt. Die Verstärkung der Muskulatur im Zuge einer Arbeitsanpassung ist keine Hyperplasie, sondern eine Faserhypertrophie mit Multiplikation der kontraktilen Myofibrillen. Die Vergrößerung des Muskelfaserquerschnittes wurde im Rahmen von verschiedenen Untersuchungen sowohl beim Menschen als auch beim Pferd festgestellt (HERMANSEN u. WACHTLOVA, 1971; TAYLOR u. BRASSARD, 1981; GUSTAVSSON et al., 1983; HENCKEL, 1983). Wegen der hier nicht vorliegenden Untersuchungen am Muskelfaserquerschnitt konnte die trainingsabhängige Veränderung der Muskelfaserquerschnittsfläche nicht beurteilt werden. Betrachtet man bei diesen Versuchen die Querschnittsfläche der Myofibrillen vor und nach der Trainingsphase bzw. vor und nach jeder Ruhephase, so zeigt sich bei den trainierten Probanden eine Vergrößerung und in den folgenden Ruhephasen eine Verkleinerung der Myofibrillen. Jedoch konnte eine Anzahlerhöhung in unterschiedlichem Ausmaß bezogen auf die verschiedenen Trainingsarten nachgewiesen werden. Diese kann so interpretiert werden, daß das Ausdauertraining eine Zunahme des Myofibrillenquerschnitts zur Folge haben kann und daß die in der Trainingsphase vergrößerten Myofibrillen sich in der folgenden Ruhephase multiplizieren. Dadurch kann eine Vergrößerung der Faserquerschnittsfläche zustande kommen.

Ebenfalls sehr ausschlußreiche Resultate lieferte uns die Untersuchung der Mitochondrien. In der Verbesserung der oxidativen Kapazität konnte eine durch Training induzierte Zunahme der gesamten Mitochondrienfläche im unterschiedlichen Ausmaß in Abhängigkeit von den durchgeführten Trainingsarten gefunden werden.

Unsere Ergebnisse bestätigen, daß die morphometrischen Untersuchungen an den Mitochondrien ein wertvolles Beurteilungskriterium zur Darstellung der oxidativen Kapazität der Muskelzelle sind, wie von HOPPELER et al. (1973), BYLUND et al. (1977), MATHIEU et al. (1981), STRAUB (1981), STRAUB et al. (1983) und GYSIN (1983) geschrieben wurde.

Die subsarkolemmalen Mitochondrien zeigen ein typisches Verteilungsmuster in der Muskelzelle. Sie sind am Rand der Muskelfaser und in der Nähe der Kapillare vermehrt anzutreffen (HOPPELER et al., 1981; KAYAR et al. 1988b). Um einen individuellen Irrtum bei den Messungen zu vermeiden, wurden in dieser Arbeit subsarkolemmale Mitochondrien nicht gemessen.

Elektronenmikroskopie und die an den elektronenmikroskopischen Bildern durchgeführte Morphometrie erwiesen sich weder für die Auswertung der Kapillarisierung noch für die Auswertung der Kapillardichte als geeignet, da die am Elektronenmikroskop aufgenommene Faserfläche und davon abhängig, die Anzahl der fotografierten Kapillaren so gering sind, daß die Kapillarisierung und die Kapillardichte nicht beurteilbar ist. Aus diesem Grund wurde in der hier vorliegenden Arbeit zur Bestimmung der vom Trainingszustand abhängigen Veränderungen die mittlere Kapillarfläche gemessen.

Die trainingsbedingte erhöhte Kapillardichte und verbesserte Kapillarisierung sind wichtige Anpassungsmöglichkeiten des trainierten Muskels, wobei die Sauerstoffdiffusionsstrecken verkürzt werden und das in den Fasern bereitgehaltene und beim Pferd besonders reichlich vorhandene Myoglobin die Sauerstoffdiffusion erheblich zu beschleunigen vermag.

Wie von GYSIN (1987) beschrieben wurde, variiert die Leistungsfähigkeit nicht nur bei verschiedenen Leistungstypen stark, sondern es bestehen in den individuellen Leistungsgruppen Unterschiede. Aus diesem Grund sollte jedes Pferd einzeln getestet

werden. Man muß sich dabei stets im klaren darüber sein, daß für die wissenschaftliche Beurteilung der Leistungskapazität wiederholte Messungen notwendig sind. Wir beobachteten nach den hier vorgelegten Meßergebnissen sowohl vor als auch nach dem neunmonatigen Trainingsprogramm einen individuellen Unterschied zwischen den einzelnen Probanden in der Gesamtmitochondrienfläche, so daß davon ausgegangen werden kann, daß zwischen den Ausdauerleistungskapazitäten die einzelnen Pferde Unterschiede aufweisen. Die Werte der gesamten Mitochondrienfläche schwankten vor dem Trainingsprogramm zwischen $8,56 - 12,03 \mu\text{m}^2$, nach dem neunmonatigen Trainingsprogramm zwischen $13,14 - 15,94 \mu\text{m}^2$. Beim Vergleich zwischen den Probanden konnte man feststellen, daß das Pferd Nr. 4 am Anfang des Trainingsprogrammes mit einer höheren Gesamtmitochondrienfläche wahrscheinlich auch eine höhere Ausdauerleistungskapazität besaß, als die anderen Pferde.

In der Verbesserung der oxidativen Kapazität wiesen die Pferde individuelle Unterschiede auf. Unter Berücksichtigung der nach neunmonatigem Trainingsprogramm gemessenen Werte der Gesamtmitochondrienfläche stellte man fest, daß das Pferd Nr. 2 seine Ausdauerleistungskapazität mehr erweiterte, als die anderen Probanden. Dagegen hat das Training einen sehr geringeren Effekt auf diesen Parameter bei Pferd Nr. 4. Obwohl dieses Pferd am Anfang des Trainingsprogrammes die höchste Gesamtmitochondrienfläche besaß, zeigte es keinen großen Anstieg der Gesamtmitochondrienfläche in der Verbesserung der oxidativen Kapazität.

Wir konnten eine vom Training abhängige Zunahme der Gesamtmitochondrienfläche feststellen. Diese Ergebnisse stimmen mit den Ergebnissen von KIESSLING et al. (1971); MORGEN et al. (1971); HOPPELER et al. (1973); HOWALD et al. (1975); STRAUB et al. (1975); INGJER (1979); STRAUB (1981); TRENDAFILOV u. TANUSCHEV (1981); GYSIN (1983) überein.

Jedoch sind in Literaturangaben keine Untersuchungen zu finden, in denen gleichzeitig zwei oder mehrere Trainingsarten verglichen worden sind. Anhand der Meßergebnisse der von uns berücksichtigten Parameter wurden jedoch Unterschiede zwischen den Trainingsarten festgestellt.

Bei der Trainingsart von $V_{La1,5}$ war die Zunahme der gesamten Mitochondrienfläche in einer Größenordnung von etwa 63,89 % nachzuweisen. Dies kam fast ausschließlich

durch die Vergrößerung der mittleren Mitochondrienfläche, um 54,22 %, zustande. Bei dieser Trainingsart vermehrten sich die Mitochondrien um 4,10 % geringfügig.

Es war zu beobachten, daß die Werte der Erhöhung der gesamten Mitochondrienfläche nach den Trainingsarten von $V_{La1,5}$ und $V_{La2,5}$ nahezu parallel verliefen.

Dabei konnten wir bei der Trainingsart von $V_{La2,5}$ bei allen Pferden, außer bei Pferd Nr. 2, eine Erhöhung der totalen Mitochondrienfläche feststellen. Die durchschnittliche Zunahme bei sämtlichen Pferden betrug 62,88 %. Bei dieser Trainingsart war die Vergrößerung der mittleren Mitochondrienfläche und eine Vermehrung der Mitochondrien in der Größenordnung von 19,80 % und 29,07 % festzustellen. Bei dieser Trainingsart waren eine Vergrößerung und Vermehrung der Mitochondrien, die zu einer Erhöhung der gesamten Mitochondrienfläche führte, von größerer Bedeutung.

Bei der Trainingsart von $V_{La4,0}$ erfolgte die geringste Zunahme der gesamten Mitochondrienfläche unter den untersuchten Trainingsarten. Der prozentuale Wert lag bei durchschnittlich 50,14 %. Bei dieser Trainingsart war die zweitstärkste Anzahlerhöhung der Mitochondrien mit 16,27 % zu verzeichnen.

Es wird deutlich, daß sich bei den Mitochondrien bei den Trainingsarten von $V_{La4,0}$ und $V_{La2,5}$ sowohl ihre mittlere Fläche als auch ihre Anzahl erhöhte. Dies induzierte eine Zunahme der gesamten Mitochondrienfläche, während bei der Trainingsart von $V_{La1,5}$ die Anzahlerhöhung der Mitochondrien geringfügig, um 4,16 %, blieb.

Bei den Mitochondrien ist einerseits mit einer erhöhten oxidativen Kapazität der Muskelzelle zu rechnen und andererseits wird der Diffusionsweg für Sauerstoff und andere Substrate zu den energieumsetzenden Zentren der Zelle verkürzt.

Beim Vergleich der Ausgangswerte der mittleren Kapillarfläche zu den Werten, die nach den Trainingsphasen gemessen worden sind, konnte eine trainingsbedingte Kapillarvergrößerung in verschiedenem Ausmaß in Abhängigkeit von den Trainingsarten nachgewiesen werden.

Bei unseren Untersuchungen wurde der Mittelwert der Kapillarfläche berücksichtigt. Nach allen Trainingsarten erweiterten sich die Kapillaren. Die höchste Zunahme der

mittleren Kapillarfläche um 72,04 % fand sich bei der Trainingsart von $V_{La1,5}$, gefolgt von der Trainingsart $V_{La2,5}$, deren prozentualen Wert bei 38,24 % lag.

Im Einklang mit den Ergebnissen, die an den Mitochondrien und den Myofibrillen festgestellt wurden, fand sich die geringste Zunahme der mittleren Kapillarfläche, um 5,47 %, bei einer Trainingsart von $V_{La4,0}$.

GYGIN (1983) stellte eine durch ein Intervalltraining bedingte Faserquerschnittvergrößerung fest. Nach mehrwöchigen Schwimm- und Lauftraining bei den Ratten konnten KRAUS u. KIRSTEN (1969) keine Veränderung der Muskelfaserquerschnittsfläche finden. Von STRAUB (1981) wurde die Abhängigkeit der Muskelfaserquerschnittsvergrößerung vom Wachstum bei Halbblutpferden festgestellt.

HELANDER (1969) konnte nach einem vier Monate dauernden Lauftraining von Meerschweinchen keine Hypertrophie der Muskulatur, aber eine Strukturverschiebung innerhalb der Muskellzelle nachweisen. Dies bedeutete, daß der leistungssteigernde Effekt des Trainings somit nicht in einer Hypertrophie des Muskels, sondern in einer Anpassung des oxidativen Stoffwechsels erfolgt, wodurch vermehrt Energie bereitgestellt wird.

Uns interessierte vor allem, ob die von STRAUB (1981) bei Halbblutpferden gemachten Feststellungen bezüglich der Wachstumsabhängigkeit der Muskelfaserquerschnittsfläche, auf die von uns untersuchten Pferde übertragbar war. Deshalb wurde die mittlere Zuwachsrate der Myofibrillenquerschnittsfläche sowohl in Abhängigkeit von der Zeit als auch in Abhängigkeit von den geprüften Trainingsarten bei sämtlichen Pferden berechnet.

Es konnten folgende Feststellungen gemacht werden:

Der höchste Anstieg des mittleren Myofibrillenquerschnittes wurde bei der Trainingsart bei $V_{La1,5}$ nachgewiesen, deren prozentualen Wert bei 49,10 % lag, gefolgt von der Trainingsart $V_{La2,5}$, bei der die prozentuale Zunahme 23,43 % betrug. Die geringste Zunahme der Myofibrillenquerschnittsfläche war bei der Trainingsart von $V_{La4,0}$, um 9,32 %, zu verzeichnen.

Es ist festzustellen, daß der größte Anstieg der mittleren Myofibrillenquerschnittsfläche bei jedem Pferd mit Ausnahme von Pferd Nr. 5 nach der dritten Trainingsperiode zustandekam. Außerdem war die durchschnittliche Zuwachsrates der Myofibrillenquerschnittsfläche nach der dritten Trainingsphase bei allen Pferden größer als nach den anderen Trainingsphasen.

Diskussion über die wiederholte Biopsieentnahme an der gleichen Muskellokalisation:

Die perkutane Muskelbiopsietechnik nach BERGSTRÖM (1962) ist heute weltweit anerkannt.

Die Biopsieentnahme an den Probanden wurde von Dr. Lindner und seinen Mitarbeitern in Neubulach durchgeführt. Sie stellten fest, daß die wiederholte Biopsie des M. gluteus medius keinerlei Probleme bereitete und Wundinfektionen in keinem Fall entstanden. Eine Bewegung der Tiere unter dem Reiter, auch am Tag der Biopsie, ist möglich. Dies stimmt mit den Beobachtungen von BERGSTRÖM (1975), LINDHOLM u. PIEHL (1974), SALOMON et al. (1983), HODGSON (1987) überein.

Unter Berücksichtigung unserer licht- und transmissionselektronenmikroskopischen Untersuchungen ist die perkutane Entnahmetechnik der Muskelbiopsie als geeignet zur Bewertung der oxidativen Kapazität und / oder der trainingsabhängigen, morphologisch erfassbaren Skelettmuskelveränderungen (EDWARDS, 1975) anzusehen.

Unsere Untersuchungen haben ergeben, daß die Biopsie nur eine geringgradige entzündliche Reaktion verursacht. Bei zahlreichen Proben, die an der gleichen Stelle nach einigen Wochen wieder entnommen worden sind, konnten wir dieses Granulationsgewebe nicht finden, da es nur ein zu geringes Ausmaß hatte.

Nur neun der von uns geprüften 52 Proben wiesen Narbengewebe im Endstadium der Wundheilung, zwei Proben ein Granulationsgewebe, eine Probe eine fokale Entzündung und zwei Proben geringe Ausbildung der Kollagenfibrillen auf. Im Bereich des Granulationsgewebes konnten degenerierte Muskeln beobachtet werden. Weiterhin

waren vermehrt Makrophagen auch einige lymphozytäre Zellen und Fibroblasten, die Kollagenfibrillen synthetisieren, nachweisbar. Das Narbengewebe bestand vielfach aus Kollagenfibrillen und nur wenigen Entzündungszellen. Die angrenzenden Muskelzellen zeigten höchstens eine geringe Druckatrophie, in der Regel waren sie auch elektronenmikroskopisch normal strukturiert. Wenn beispielsweise die Laktat-Untersuchung von einer Probe abläuft, die zu 20 % aus Granulationsgewebe besteht, so ist diese Parameter nicht gut auswertbar. Da jedoch die Wahrscheinlichkeit, daß direktes Granulationsgewebe angestochen wird, sehr gering ist, kann die Biopsie an der gleichen Stelle nach unserer Meinung erfolgen. Sollte jedoch bei biochemischen Untersuchungen (Laktatbestimmung, Enzymbestimmung) ein Ergebnis erzielt werden, das relativ unwahrscheinlich ist, so muß daran gedacht werden, daß zufällig Granulationsgewebe zur Untersuchung kam.



5. ZUSAMMENFASSUNG

Das Ziel dieser Studie bestand darin, mit Hilfe von morphologischen und morphometrischen Untersuchungen die trainingsbedingten Skelettmuskelveränderungen in Abhängigkeit von den bei verschiedenen Blutlaktatkonzentrationen durchgeführten Trainingsarten festzustellen. Auf dieser Weise soll ein Beitrag zur Optimierung des Trainings und der Ausdauer von Pferden geleistet werden.

Es wurden insgesamt sechs zweijährige Pferde der Rasse Haflinger verwendet. Die Pferde wurden vor Versuchsbeginn auf der Weide gehalten. Keines der Pferde war vorher an Versuchen beteiligt. Die Testphase, die eine Trainings- und eine Ruhephase enthielt, war das eigentliche Kernstück des Versuchs. Sowohl Trainingsphase als auch Ruhephase hatten eine Dauer von 6 Wochen. Die Trainingsphasen bestanden aus 21 Trainingseinheiten, in denen die Pferde an jedem zweiten Tag bei der Geschwindigkeit und Dauer der vorgesehenen Trainingsart liefen. Die Pferde wurden während einer sechswöchigen Trainingsperiode ausschließlich mit einer von drei Trainingsarten belastet. Im Laufe des Versuchs durchlief jedes Pferd die drei zu prüfenden Trainingsarten.

Bei der Trainingsart $V_{La4,0}$ liefen die Pferde bei einer Geschwindigkeit, die im Belastungstest eine Blutlaktatkonzentration von 4 mmol/l hervorrief, über eine Dauer von 25 Minuten. Bei den Belastungen $V_{La1,5}$ bzw. $V_{La2,5}$ liefen die Pferde bei einer Geschwindigkeit, die im Belastungstest 1,5 bzw. 2,5 mmol/l Blutlaktat hervorriefen. Der Trainingszeitraum hatte eine Dauer von 45 Minuten.

Die Reihenfolge der Trainingsarten für jedes Pferd wurde randomisiert, um den Effekt der Jahreszeit und des Wachstums auf die Ergebnisse zu verringern und eventuelle Einflüsse einer der Trainingsarten auf die Ergebnisse einer anderen Trainingsart zu vermeiden.

Zu Beginn und am Ende jeder Trainingsperiode wurde von den Pferden Muskelbiopsien aus dem M. gluteus medius in 6 cm Tiefe entnommen.

An den Toluidinblau-gefärbten Semidünnschnitten erfolgte eine lichtmikroskopische Untersuchung. Von jeder Lokalisation wurden mindestens fünf elektronenmikroskopische Aufnahmen bei einer Grundvergrößerung von 6300 x für die Beurteilung der Kapillaren und bei 10.000-facher Grundvergrößerung für die morphometrische Auswertung der Mitochondrien und der Myofibrillen angefertigt. Die morphometrische Auswertung erfolgte am halbautomatischen Bildanalyseauswertungsgerät ASM 68 K.

Vor und nach dem gesamten Trainingsprogramm bestand zwischen den Probanden ein eindeutiger individueller Unterschied in Bezug auf den Gehalt an Mitochondrien und die mittlere Kapillarfläche. Im Gegensatz dazu streuten die Werte für die mittlere Fläche des Myofibrillenquerschnittes zwischen den Pferden nicht stark. Der durchschnittliche Wert der mittleren Myofibrillenquerschnittsfläche bei allen Probanden lag bei $0,71 \mu\text{m}^2$.

Die Gesamtmitochondrienfläche schwankte vor dem Trainingsprogramm zwischen $8,56 \mu\text{m}^2$ - $12,3 \mu\text{m}^2$ und nach dem gesamten Trainingsprogramm zwischen $13,14 \mu\text{m}^2$ und $15,94 \mu\text{m}^2$. Die vor dem Trainingsprogramm an den Kapillaren gemessenen Werte der mittleren Fläche schwankten zwischen $12,39 \mu\text{m}^2$ und $20,58 \mu\text{m}^2$. Nach dem Trainingsprogramm streuten deren Werte zwischen $17,09 \mu\text{m}^2$ und $37,97 \mu\text{m}^2$. Es war festzustellen, daß die Erhöhung der Gesamtfläche der Mitochondrien durch eine Vermehrung und / oder Vergrößerung der Mitochondrien zustande kam, die mit der durchgeführten Trainingsart zusammenhing.

Die an den Mitochondrien festgestellten Meßergebnisse spiegeln damit wieder, daß die durch das Training bedingten Veränderungen an den Mitochondrien nicht im gleichen Ausmaß und in der gleichen Weise zustande kamen. Anhand der an den Mitochondrien festgestellten Ergebnisse waren die Trainingsarten $V_{L_{a1,5}}$ und $V_{L_{a2,5}}$ mit einer Trainingszeit von 45 Minuten die effizientesten. Bei diesen verlief die mittlere Zuwachsrate der Gesamtmitochondrienfläche nahezu gleich. Es ist zu beobachten, daß die Erhöhung der gesamten Mitochondrienfläche bei diesen Trainingsarten nicht in gleicher Weise zustande kam. Die bei der Trainingsart von $V_{L_{a1,5}}$ festgestellte Vergrößerung der mittleren Fläche der Mitochondrien führte zu einem Anstieg der Gesamtmitochondrienfläche, während bei den Trainingsarten $V_{L_{a2,5}}$ und $V_{L_{a4,0}}$ sowohl eine Vergrößerung als auch eine Vermehrung der Mitochondrien zu der Erhöhung der Gesamtmitochondrienfläche beitrugen. Bei der Trainingsart von $V_{L_{a2,5}}$ war die Anzahlerhöhung der Mitochondrien am stärksten, gefolgt von der Trainingsart $V_{L_{a4,0}}$.

Für die Beurteilung der oxidativen Kapazität und der Ausdauerleistungsfähigkeit ist die Zuwachsrate der Mitochondrien von größten Bedeutung. Demnach verbesserten die Pferde bei den Trainingsarten $V_{L_{a1,5}}$ und $V_{L_{a2,5}}$ ihre Ausdauerleistungsfähigkeit stärker, als bei der $V_{L_{a4,0}}$.

Die morphometrischen Untersuchungen ergaben eine durch das Training induzierte Vergrößerung des Kapillarlumens. Außerdem konnten individuelle Unterschiede in den

Veränderungen der Kapillarfläche in Abhängigkeit von den untersuchten Trainingsarten festgestellt werden. Es ist zu beobachten, daß sich die Zuwachsraten der mittleren Kapillarfläche, die nach verschiedenen Trainingsarten berechnet worden sind, relativ stark unterscheiden. Die Zuwachsrate der mittleren Kapillarfläche war bei $V_{La1,5}$ größer im Vergleich zu den anderen Trainingsarten.

Es ist zu sagen, daß die Versuchstiere ihre Kapillarfläche bei den Trainingsarten von $V_{La1,5}$ und $V_{La2,5}$ stärker vergrößerten, als bei der Trainingsart $V_{La4,0}$, bei der die Veränderungen der Kapillarfläche geringfügig waren.

Die Rückbildungsraten der mittleren Kapillarfläche waren in Abhängigkeit von den Ruhephasen, die nach den verschiedenen Trainingsarten erfolgten, unterschiedlich. Die stärkste Abnahme der mittleren Kapillarfläche trat bei der Ruhephase nach der Trainingsart $V_{La1,5}$ auf, gefolgt von der Ruhephase nach der Trainingsart $V_{La4,0}$ mit einem Wert von $-2,88 \mu m^2$. Die mittlere Differenz der mittleren Kapillarfläche lag während der Ruhephase nach der Trainingsart $V_{La2,5}$ bei durchschnittlich $2,65 \mu m^2$.

Die durchschnittliche Zuwachsrate der Myofibrillenquerschnittsfläche lag nach der Trainingsart $V_{La1,5}$ bei $0,35 \mu m^2$, nach der Trainingsart von $V_{La2,5}$ bei $0,16 \mu m^2$.

Im Einklang mit den Ergebnissen, die an den Mitochondrien und Kapillaren festgestellt wurden, fand man nach sechswöchiger Ruheperiode, die nach der Trainingsart $V_{La1,5}$ durchgeführt wurde, die stärkste Rückbildung der mittleren Myofibrillenquerschnittsfläche im Vergleich zu den anderen Ruhephasen.

Die Trainingsarten $V_{La1,5}$ und $V_{La2,5}$ sind für eine Steigerung der Ausdauerleistung besser als die Trainingsart $V_{La4,0}$.

Die morphologischen Ergebnisse sind doch nicht so eindeutig, daß sie ohne morphometrische Ergebnisse erfaßt werden können. Nur mit einer morphometrischen Untersuchung kann eine deutliche Differenzierung zwischen den einzelnen Trainingsarten vorgenommen werden.

Zusammenfassung der wiederholten Biopsieentnahme an gleicher

Muskellokalisation:

In einem zweiten Teil der Dissertation sollte geklärt werden, ob die wiederholte Entnahme von Muskelbiopsien an der gleichen Stelle Einfluß auf die Gewebemorphologie hat. Die Untersuchungen wurden an sieben englischen

Vollblutpferden durchgeführt. Die Biopsieentnahme erfolgte nach BERGSTRÖM (1962, 1975).

Es standen uns 52 Muskelbiopsieproben aus der linken und rechten Seite des M. gluteus medius zur Verfügung. Die Biopsien wurden jeweils (im Juli) aus der linken und (im August) rechten Seite des M. gluteus medius entnommen. Insgesamt wurden in der Nähe der Entnahmestelle vier Biopsien in einen zeitlichen Abstand zur vorherigen Biopsieentnahme von je 8 Wochen gewonnen. Zwischen den Stichkanälen betrug der Abstand jeweils 2 cm.

Bei den licht- und transmissionselektronenmikroskopischen Untersuchungen zeigten sich durch die Entnahme bedingte Wundheilung an der Muskulatur. Sie war jedoch nicht stark ausgeprägt.

Weiterhin konnten bei unseren Untersuchungen nur in 14 von 52 Lokalisationen pathomorphologische, entzündliche Alterationen zur Darstellung gebracht werden.

Bei dem Teil der Tiere wurde Granulationsgewebe mit Kapillaren, Fibroblasten, Makrophagen und einzelne degenerierte Muskelzellen beobachtet. Die angrenzenden Muskelfasern zeigten weitgehend ein normales, morphologisches Bild, wobei vereinzelt geringgradige Druckatrophien nachweisbar waren.

Neun Proben ließen ein Narbengewebe erkennen, das vorwiegend aus Kollagenfibrillen bestand und wenige Zellen enthielt.

Nach unseren Untersuchungen kann gesagt werden, daß an gleicher Lokalisation eine Muskelprobe entnommen werden kann. Nur in 25 % der Biopsien war eine geringgradige entzündliche Reaktion im Biopat nachweisbar. Werden diese Biopsien für biochemische Untersuchungen verwandt, so muß bei abweichenden Ergebnissen daran gedacht werden, daß zufällig Narbengewebe einer vorherigen Biopsie untersucht worden sein kann.

6. SUMMARY

Training abundant morphological findings in skeletal muscles of the horse

The present study focuses on the adaptative response and the effects of training induced ultrastructural changes in skeletal muscles depending on different forms of training in Thoroughbred horses (Haflinger). By the use of morphological and morphometrical investigations the study tries to demonstrate optimal training schedules to increase the equine endurance capability.

Six two- year old Haflinger horses were used in this study. None of them was used in tests before. The test period was composed of three alternating training and three periods of rest. The periods of training and following rests lasted 6 weeks. The horses were exposed to the 3 different forms of exercises each second day during the six weeks training period. The duration of each training unit lasted 45 minutes for the exercise $V_{La\ 1,5}$ and $V_{La\ 2,5}$ and 25 minutes for the $V_{La\ 4,0}$ training mode. The training modes were of three different intensities $V_{La\ 1,5} / V_{La\ 2,5} / V_{La\ 4,0}$. Where $V_{La(x)}$ meant a specific speed, that induced a blood lactate concentration of 1.5 / 2.5 respectively 4.0 mmol/l. The sequence of different training forms of each horse was randomized, in order to reduce the effect of time span of the year and growth factors on the results as well as the effect of one training form on the other.

The biopsies for ultrastructural morphometry of the M. gluteus medius were obtained before and after each period of training and six weeks after the last period of training at a depth of six centimeters. Semithin sections of these muscle samples, stained with toluidin blue, were examined under the light microscope. The light microscopic examination was used to choose and lokalise areas of the samples containing cross-sectional areas, from which ultra-thin slices prepared for further electron microscopic examination.

Five electron microscopic pictures of each muscle localization were taken with a 6300 X objektive lens for the determination of the capillaries and 10 000 X enlargement for the assessment of the mitochondria and the myofibrils. Five different muscle fibres were chosen for each electron microscopic picture. The morphometric assessments were done with a semi automatic frame measuring instrument LEITZ ASM 68K.

Interfibrillar mitochondria and capillaries, as well as myofibrils in each EM- section were counted, their surface areas, minimal and maximal diameters were estimated.

The mean difference of the parameters depending on the training forms and the following rest periods for every horse have been calculated to compare the effects of the three different training forms and of the following rest periods on skeletal muscle. Analysis of the parameters of the biopsies from horses demonstrated: Training abundant effects of gluteal muscle tissue resulting from an endurance training program with a nine month duration. A great inter-individual variation in the total area and the number of the mitochondria and in the mean area of the capillary was seen in the horses before the beginning of the training program. This variability reflects the different individual endurance capacity of haflinger horses. In opposite the measured individual variability of the mean myofibrillar area was relatively low. The mean average of the mean myofibrillar area of all tested animals was bei $0,71 \mu\text{m}^2$. the total mitochondrial area varied between $8,56 \mu\text{m}^2$ and $12,3 \mu\text{m}^2$ before the training program measured and between $13,14 \mu\text{m}^2$ and $15,94 \mu\text{m}^2$ after the training program. The mean kapillary area before the traning program varied between $12,39 \mu\text{m}^2$ and $20,58 \mu\text{m}^2$, after the program between $17,09 \mu\text{m}^2$ and $37,97 \mu\text{m}^2$.

The increase of the total mitochondria area was due to an increase of mitochondrial numbers and or to mitochondrial size, depending on the mode of training. Concerning the mitochondrial measurements, $V_{La1,5}$ and $V_{La2,5}$ over 45 minutes were the most efficient forms of training. Here the mean increase of mitochondrial area was nearly ientical. In $V_{La1,5}$ the increase of the mean mitochondrial area, whereas in $V_{La2,5}$ and $V_{La4,0}$ an increase as well of mean mitochondrial area and mean mitochondrial number caused an increase of the total mitochondrial area. In $V_{La2,5}$ the increase of the mitochondrial number was highest, followed by $V_{La4,0}$. The mitochondrial increase is of importance of the oxydative capacity, in $V_{La1,5}$ and $V_{La2,5}$ horses improved their endurance capacity more than in $V_{La4,0}$. The morphometric investigations revealed an training abundant incese of the capillary luminal and interindividual differences depeding on the mode of training. The increase of the mean capillary area varied depending on the mode of training. Compared to $V_{La4,0}$, a in $V_{La1,5}$ and $V_{La2,5}$ a higher increase was measured. The highest decrease was measured during resp. after phases of rest after ode of training of

$V_{La1,5}$, followed by $V_{La4,0}$ ($-2,88 \mu m^2$). The mean difference of the mean capillary area during the rest phase after $V_{La2,5}$ was $2,65 \mu m^2$. The mean increase of the myofibrillar area after $V_{La1,5}$ was $0,35 \mu m^2$, after $V_{La2,5}$ $0,16 \mu m^2$.

Similar to the results of mitochondria and capillaries, after six weeks of rest after $V_{La1,5}$ the highest decrease of the mean myofibrillar area was measured. This means, that the modes $V_{La1,5}$ and $V_{La2,5}$ are better for the increase of the endurance capacity than $V_{La4,0}$.

By morphometric investigations a differentiation of training abundant effects on the muscle parameters are possible.

Effect of repeated biopsying on muscle tissue in horses:

In a second part of this work, the effects of repeated biopsying on the morphology of muscle tissues was investigated. The investigations were done on seven English thoroughbred horses. The technique of biopsying was the technique of BERGSTRÖM (1962, 1975).

52 muscle biopsies from the left and right *M. gluteus medius* were investigated.

Samples from the left were taken in July, samples from the right were taken in August from the *M. gluteus medius*. Totally four samples were taken of one localization were taken after each eight weeks. The distance between the samples was two centimeters.

The light and transmission electron microscopical investigations showed a minimal to moderate wound healing due to the sampling method. Fourteen of 52 localisations investigated revealed inflammatory alterations.

In some cases granulation tissue with capillaries, fibroblasts, macrophages and few degenerated muscle cells were seen. The surrounding muscle fibres were normal. In cases a minimal pressure atrophy was visible. Most of the biopsies showed a scar tissue, mainly composed of collagen fibres few cells.

Our investigations show, that a repeated biopsy sampling in nearly identical localisation of the *M. gluteus medius* is possible. The only 25 % of the biopsies a minimal inflammatory reaction was seen. The use of these biopsies for biochemical investigations should take this into account.

7. ÖZET (türkische Zusammenfassung)

At çizgili kasında antrenman sonucu oluşan morfolojik değişiklikler

Bu araştırma, haflinger atlarında değişik formlarda antrenmana tabi tutulmaları sonucu, çizgili kaslarında meydana gelen morfolojik değişiklikleri saptamak ve bunun neticesinde atların performansını arttıracak optimal antrenman koşullarının tespiti amacıyla yapıldı. Bu çalışma morfolojik ve morfometrik araştırmaların yardımıyla yürütüldü.

Bu araştırmada iki yaşında altı adet haflinger atı kullanıldı.

Dokuz aylık araştırma süresi boyunca atlar, üç koşu periodu ve üç dinlenme dönemine tabi tutuldular. Her koşu hem de dinlenme dönemleri altı hafta sürüyordu. Her altı haftalık koşu dönemini, bir altı haftalık dinlenme dönemi izliyordu. Atlardan her biri denenen üç koşu metodundan biri ile bir koşu dönemi boyunca koşuyordu. İkinci koşu döneminde aynı atın tabi tutulduğu koşu metodu birinci dönemdekinden farklı olmak zorundaydı.

Koşu metodları, üç değişik hız varyansına bağlı olarak kanda belirlenen laktat düzeylerine dayandırıldı. Bu laktat varyansları $V_{La1,5}$, $V_{La2,5}$, $V_{La4,0}$ sembolleri ile ifade edildi. $V_{La(x)}$ sembollerinin anlamları kısaca şöyle tanımlanabilir;

$V_{La(x)}$: belirli bir koşu hızında ulaşılan kanlaktat düzeyi.

Koşu formlarından biri olan $V_{La4,0}$ ' de atlar belirli bir hızda 25 dakika süreyle koşturuluyor ve bu hızda kanda ölçülen laktat düzeyi 4 mmol/lit olarak belirleniyor.

Diğer koşu formlarında ($V_{La1,5}$ ve $V_{La2,5}$), belirli bir hızda, 45 dakika süreyle koşan atların kanlarındaki laktat düzeyleri 1,5 ve 2,5 mmol/ lit olarak belirleniyor.

Atlar, bir koşu perioduna girmeden önce teste tabi tutularak, antrenman periodundaki koşu hızları tesbit edildi.

Atlar, bu araştırma boyunca yukarıda açıklanan üç koşu formundan hepsiyle antrenmana tabi tutuldular. Ama her koşu periodunda atlara yaptırılan koşu formu değişiyordu. Örneğin; Birinci at, 1. koşu periodunda denenen koşu formlarından $V_{La4,0}$ ile, 2. koşu periodunda $V_{La1,5}$ ile ve 3. koşu periodunda $V_{La2,5}$ ile koşuyordu (tablo G). Bu uygulama her at için geçerliydi.

Bu uygulamadaki amaç, koşu formlarının birbirleri üzerine olan olası etkilerini ortadan kaldırmak ve her koşu formunu bağımsız olarak değerlendirmekti.

Her çalışma periodundan önce ve sonra koşu formlarına bağlı olarak M.gluteus medius kasındaki morfolojik değişikliklerin tespiti amacıyla, her koşu periodundan önce ve sonra biopsi örnekleri 6 cm derinlikten alındı.

Bu kas örneklerinin enine kesitleri toluidin mavisi ile boyanarak ışık mikroskopu altında incelenmiştir. Kas lokalizasyonları ışık mikroskopunda tespit edilerek elektron mikroskopta incelenmek üzere hazırlandılar.

Farklı kanlakat konsantrasyonlarında yapılmış olan koşu çeşitlerinin ve bunu takip eden dinlenme fazlarının *M.gluteus medius* kasında yol açacağı morfolojik değişiklikleri hesaplayabilmek bunun yanında antrenman formları arasında etki dereceleri açısından karşılaştırma yapabilmek için morфометrik araştırmaların odak noktasını mitokondri, kapilar ve miyofibriller yürütülen ölçümler oluştuyordu.

Elektron mikroskopta beş farklı kas lifi fotoğraflandı. Bu beş fotoğrafın toplam alanı 300 μm^2 olarak belirlendi. Bu sabit alandaki interfibriller mitokondri ve miyofibriller sayılarak bunların yüzeyleri ölçüldü. Ölçümler her antrenman öncesi ve sonrası yapıldı. Her antrenman dönemi öncesi ve sonrası elde edilen bu değerlerin ortalaması alınarak birbirleriyle karşılaştırıldı.

Koşu programının sonunda atların hepsinde mitokondrilerde yüzey artışı tespit edildi. Koşu programının öncesi ve sonrasında, mitokondri sayı, yüzeyi ve bunun yanında kapilar damar ortalama yüzeyi bakımından atlar arasında bireysel farklılık saptandı. Buna karşılık miyofibril ortalama yüzeyi attan at'a fazla bir farklılık göstermiyordu. Miyofibrillerin ortalama yüzey'i 0,71 μm^2 olarak ölçüldü. Mitokondri yüzeyi koşu programı öncesinde 8,56 μm^2 - 12,3 μm^2 arasında ve koşu programı sonrasında 13,14 μm^2 - 15,94 μm^2 arasında değişiyordu. Koşu programı öncesinde kapilar damarların ölçümlerin ortalama değerleri 12,39 μm^2 - 20,58 μm^2 arasında değişiyordu. Program sonrasında değerler 17,09 μm^2 - 37,97 μm^2 arasında dağılıyordu.

Araştırmaya başlamadan önce, kapilar damarların ortalama tespit edilmiş yüzeyi 12,39 μm^2 - 20,58 μm^2 arasında değişiyordu. Bu anılan değerler, 17,09 - 37,97 μm^2 arasında saptandı. Araştırma sonunda mitokondrilerin büyüklüklerinin ve sayılarının arttığı tesbit edildi. Mitokondrilerde tesbit edilen değişikliklerin derecesi uygulanan koşu formuna bağlı olarak farklılık gösteriyordu. Mitokondrilerde yapılan ölçümler sonucunda koşu formları $V_{L1,5}$ ve $V_{L2,5}$ atların oksidasyon kapasitelerinin gelişiminde en etkili koşu formları olarak belirlendi. Bu iki koşu formunda ortalama olarak belirlenen mitokondrilerin toplam yüzey ölçüsü artışı birim olarak birbirine çok yakındı (yüzey artışı; $V_{L1,5}$ de 6,14 μm^2 ve $V_{L2,5}$ de 6,04 μm^2).

Atların „uzunmesafe koşu kapasitesi“ de mitokondrilerdeki sayı ve büyüklük artışı orantılı değerlendirilebilir. Bir hücre içinde Mitokondrilerin sayı ve büyüklüğünün artışı hücrenin oksidasyon kapasitesi artışı ile direk orantılıdır. Buradan yola çıkarak söylenebilir ki;

atların performansının artmasında 1,5 ve 2,5 mmol/lit kan- Laktat düzeyinde yol açan ve 45 dakika süreyle devam ettirilen koşu formları $V_{La1,5}$ ve $V_{La2,5}$ en etkili koşu formları olarak tespit edildiler. Bu iki koşu formunda mitokondrilerdeki yüzey büyümesi fazladır.

Morfometrik araştırmalar sonucunda (antrenmana bağlı olarak) kapilar damarların genişlediği tespit edildi. Kapilar damarda tespit edilen değişikliklerin derecesi uygulanan koşu formuna bağlı olarak farklıydı.

Kapilar damardaki genişleme oranı $V_{La1,5}$ de uygulanan koşu formunda diğer koşu formlarında saptanan orandan yüksek bulundu. $V_{La4,0}$ de uygulanan koşu formunda küçük bir oranda kapilar damar büyümesi (genişlemesi) saptandı.

Koşu periodunun ardından uygulanan dinlenme döneminde kapilar damarlarda değişik oranlarda küçülme (daralma) meydana geliyordu. Ve kapıların küçülmesi değişik oranlardaydı. Uygulanan $V_{La1,5}$ koşu formunu takip eden dinlenme döneminde kapilar küçülmesi (daralması) oranı yüksekti.

Miyofibrillerdeki yüzey artışı oranı, $V_{La1,5}$ da uygulanan antrenman formunda $0,35 \mu m^2$ ve $V_{La2,5}$ koşu formundan sonra $0,16 \mu m^2$ tespit ediliyordu. Miyofibriller $V_{La2,5}$ koşu formunu takip eden altı haftalık dinlenme periodunda küçülüyorlardı.

Koşu formları $V_{La1,5}$ ve $V_{La2,5}$, atların performansının artmasında en iyi antrenman şekilleri olarak belirlendi.

Bu araştırmadaki morfolojik çalışmaların sonuçları, morfometrik araştırmaların sonuçları olmaksızın saptanabilecek kadar net değildi. Yalnızca morfometrik araştırma ile koşu formları arasındaki belirli fark gözlenebilir.

Aynı kas lokalizasyonundan tekrarlanan Biopsi alımı:

Bu çalışmanın ikinci bölümünde, aynı kas lokalizasyonundan tekrarlanan biopsi alımının doku morfolojisi üzerine etkisi olup olmadığı araştırıldı. Bu çalışmada altı tane safkan ingiliz atı kullanıldı.

Biopsi alınması BERGSTRÖM- tekniğe göre uygulandı. Biopsiler M. gluteus mediusun sol tarafından (temmuz ayında) ve sağ tarafından (ağustos ayında) alındı. İnceleme için M. gluteus mediusun sağ ve sol tarafından alınan biopsie sayısı 52 taneydi. Bu biopsi alımından önce dört kere aynı yerden biopsi alınmıştı. Bu biopsiler, bir önceki batırma yerine 2 cm uzaklıkta ve sekiz haftalık zaman aralıklarıyla kazandı.

Işık ve transmisyonelektron mikroskopik araştırmalar, muskulatürden biopsi esnasında meydana gelen yaranın iyileşmesini gösteriyordu.

Bununla beraber arařtırmaımızda, 52 lokalizasyondan sadece 14'ünde patomorfolojik, deęişimler gösterilebiliyordu.

İki biopside granülasyon dokusu tespit edildi. Bu dokuda yeni oluřan kapılar damarlarla birlikte, fibroblast hücreleri, makrofajlar ve dejenere olmuř kas hücreleri gözlemlendi. Granülasyon dokusuna komřu olan kas hücreleri normal morfolojik görünüme sahiplerdi, bununla birlikte bunlarda hafif oranda basınç atrofiisi tespit edildi.

Biopsinin birinde lokal yangısal deęişiklikler tespit edildi. İki örnekte biopsinin alındığı yerde az oranda kollagen fibril artışı tespit edildi

Dokuz biopsi numunesi skatriks dokusuna sahipti. Bu doku daha ziyade kollagen fibril ve az sayıda hücre içeriyordu.

Arařtırmaımızın sonucuna göre, aynı lokalizasyondan biopsi alınmasının tekrarlanabileceğı söylenebilir. Biopsilerin yalnız %25'inde hafif bir yangısal reaksiyon tespit edildi. Biokimyasal incelemeye tabi tutulmak üzere kaslardan biopsi alımı durumunda eđer beklenene aykırı sonuçlar elde edilirse skatriks dokusunun incelenenilmiş olabileceğı göz önünde tutulmalıdır.

8. LITERATURVERZEICHNIS

ADOLFSSON J., LJUNGQVIST A., TORNLING G., UNGE G. (1981)

Capillary increase in the skeletal muscle of trained young and adult rats.

Physiol. 310, 529-532

ANDERSEN P., HENRIKSSON J. (1977a)

Training induced changes in the subgroups of human type 2 skeletal muscle fibers.

Acta Physiol. Scan. 99,123-125

ANDERSEN P., HENRIKSON J. (1977b)

Capillary supply of the quadriceps femoris muscle of man.

Physiol. 270, 677-690

ARMSTRONG R.B., ESSEN-GUSTAVSSON B., JONES J.R., KAYAR S. R.,

LAUGHLIN S.R.M. (1992)

O₂ delivery at V_{O2}max. and oxidative capacity in muscles of standardbred horses.

Appl. Physiol. 73 (6), 2274-2282

BARNARD R., EDGERTON V. R., PETER J. B.(1970)

Effect of exercise on skeletal muscle biochemical properties.

Appl. Physiol. 28, 762-768

BECHTEL P., KLINE K. (1987)

Muscle fiber type changes in the gluteus medius of quarter and standardbred horses from birth through one year of age.

In: Equine Exercise Physiology 2. Eds J. R. Gillespie and N. E. Robinson- Davis,

ICEEP Publications. pp. 265-270

BERGSTRÖM J. (1962)

Muscle electrolytes in man determined by neutron activation analysis on needle biopsy specimens, a study on normal subjects, kidney patients, and patients with chronic diarrhoea.

Scand. J. Clin. Lab. Invest. 14, 1-110

BERGSTRÖM J. (1975)

Percutaneous needle biopsy of skeletal muscle in physiological and clinical research.

Scand. J. Clin. Lab. Invest. 35, 609-616

BOWERS W. D. A., HUBBARD R.W., SMOAKE J.A., DAUM R.C., NILSON E. (1974)

Effects of exercise on the ultrastructure of skeletal muscle.

Am. J. of Physiol. 227, 313-315

BRENDA R., EISENBERG, KUDA A. M. (1976)

Discrimination between fiber populations in mammalian skeletal muscle by using ultrastructural parameters.

Journal of Ultrastructure Research. 34, 76-88

BRODAL P., INGJER F., HERMANSEN L. (1976)

Capillary supply of skeletal muscle fibers in untrained and endurance-trained men.

Acta Physiol. Scan. Suppl. 440, 178-183

BRODAL P., INGJER F. (1977)

Capillary supply of skeletal muscle fibers in untrained and endurance trained men.

Am. J. Physiol. 232, H705- H712

BROOKE M. H., ENGEL W.K. (1969)

The histographic analysis of human muscle biopsies with regard to fiber types.

Neurology. 19, 221-233

BROOKE M. H., KAISER K.K. (1970)

Muscle fiber types: How many and what kind.

Arch. Neurol. 23, 369-379

BROWN M. D., COTTER M. A., HUDLICKA O., VRBOVA G. (1976)

The effect of different Patterns of Muscle Activity on Capillary Density,
Mechanical Properties and Structure of Slow and Fast Rabbit Muscles.

Pflügers Arch. 361, 241-250

BRUCE V., TUREK R. J. (1985)

Muscle fibre variation in the gluteus muscle of the horses.

Eq. Vet. Journal. 17 (4), 317-321

BRUCE V. L., SCHURG W. A. (1990)

Muscle fiber architecture and nerve innervation in the gluteus medius of the horse.

Anat. Histol. Embryol. 19, 77-95

BYLUND A. C., BJURO T., HOLM J., LINDHOLM K., AENGQUIST K.A.,
SCHERSTEN T. (1977)

Physical training in Man : Skeletal muscle metabolism in relation to muscle
Morphology and running ability.

Eur. J. Appl. Physiol. 36, 151-169

CASTELLANO, G., PIANTADOSI, C. (1994)

Biopsy of gluteus medius in the horse: considerations about the various methods

Atti 48. Congress Soc. Ital. Sci. Vet.

Giardini Naxos, Italia

COSTILL D. L., FINK W. J., POLLOCK M. L. (1976)

Muscle fiber composition and enzyme activities of elite distance runners.

Med. Sci. Sports 8, 96-100

COTTIER H. (1980)

Pathogenese 1

Wundheilung, Reparation und ihre Störungen.

Band 2, Teil 12, 1358-1369

Springer Verlag Berlin Heidelberg New York

CUTMORE C. M. M., SNOW D. H., NEWSHOLME (1985)

Activities of key enzymes of aerobic and anaerobic metabolism in middle gluteal Muscle from untrained and trained horses.

Equ. Vet. J. 17 (5), 354-356

DAVID R., HODGSON H (1987)

Basic muscle muscle physiology. Histochemistry, biochemistry and muscle biopsy techniques.

In: Equine Exercise Physiology 2. Eds J. R. Gillespie and N. E. Robinson- Davis, ICEEP Publications. 35-41

DENNY-BROWN D. (1964)

Experimental studies pertaining to hypertrophy, regeneration and degeneration.

In : Adams, R. D.; Eaton, L. M.; Shy, A. M. : Proceedings of association for research in nervous and mental disease. Baltimore, 147-152

DURCHENNE G. B (1855)

In: De l'électrisation localisée et son application à la pathologie et à la thérapeutique
Ballière et Fils, Paris

EDSTRÖM L., EKBLOM B. (1972)

Differences in sizes of red and white fibers in vastus lateralis of musculus quadriceps femoris of normal individuals and athletes. Relation to physical performance.

Scand. J. Clin. Lab. Invest. 30, 175-181

EDWARDS R. H. T., LEWIS C., PEARSE A. G. E. (1973)

Percutaneous needle biopsy in the diagnosis of muscle diseases.

Lancet. 2, 1070- 1081

EDWARDS R. H. T., JONES D. A., MAUNDER C. A.; BATRA G. H. (1975)

Needle biopsy for muscle chemistry.

Lancet 1, 736-740

EHRLEIN H. J., ENGELHARD W., HÖRNICKE H., TOLKMITT G., DUSEK J. (1970)

Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Herzschlagfrequenz und Leistung bei Pferden.

Zbl. Vet. Med. A.17, 577-591

EISENBERG B. R. Ü., KUDA A.M.. (1976)

Discrimination between fiber populations in mammalian skeletal muscle by using ultrastructural parameters.

Ultrastructure Res.54, 76-88

ENGELHARDT W. V., HÖRNICKE H.;EHRLEIN H. J; SCHMIDT E. (1973)

Lactat,Pyruvat,Glucose und Wasserstoffionen im venösen Blut bei Reitpferden in unterschiedlichen Trainingszustand.

Zbl. Vet. Med. A. 20, 173-187

ESSEN B. A., LINDHOLM A., THORNTEN J. (1980)

Histochemical properties of muscle fiber and enzyme activities in skeletal muscle of standardbred trotters of different ages.

Equ. Vet. J. 12(4), 175-180

FOGD JORGENSEN P., HYLDGAARD JENSEN J. F. (1975)

The effect of physical training on skeletal muscle enzyme and composition in pigs.

Acta Vet. Scan. 16, 368-378

FOREMANM J. H.; BAYLY H., ALLEN W. M., MATOBA M., GRANT B. D.,
GOLLNICK P. D. (1990)

Muscle responses of thoroughbreds to conventional race training and detraining.
Am. J. Vet. Res. 51, 909-913

GERLACH E. (1967)

Stoffwechsel der Skelettmuskulatur.

Wien. klin. Wschr. 79, 229-

GOLDSPINK G.(1964)

The combined effects of exercise and reduced food intake on skeletal muscle fibers
Cell Comp. Physiol. 63, 206- 301

GOLLNICK D., KING DOUGLAS W. (1969)

Effect of exercise and training on mitochondria of rat skeletal muscle.

American journal of physiology. vol. 216, No. 6, 1502-1509

GOLLNICK P. D., IANUZZO C. D., KING D. W. (1971)

Ultrastructural and enzyme changes in muscle with exercise

In: Muscle Metabolism During Exercise, 69-85 New York, London, Plenum Pres

GOLLNICK P. D., ARMSTRONG R.B., SAUBERT C.W, PIEHL K.,

SALTIN B.(1972)

Enzyme activity and fiber composition in skeletal muscle of untrained and trained men

Appl. Physiol. 33, 312-319

GOLLNICK P. D., R.B. ARMSTRONG, B. SALTIN, C.W.SAUBERT 4, W.L.

SEMBROWICH, E. SHEPHERD (1973)

Effect of training on enzyme activity and fiber composition of human skeletal muscle.

Appl. Physiol. 1, 107-111

GOLLNICK P. D., BAYLY W. M. , HODGSON D. R. (1986)

Exercise intensity training, diet and lactate concentration in muscle and blood.
Med. Sci. Sports Exerc. 18, 334-340

GORDON E. E., KOWALSKI K., FRITTS M.(1967)

Protein changes in quadriceps muscle of rat with repetitive exercises.
Arch phys Med & Rehabil. 48, 296-

GREEN H. J., THOMSON J. A., DAUB W. D., HOUSTON M. E.,
RANNEY D. A. (1979)

Fiber composition , fibre size and enzyme activities in vastus lateralis of elite
athletes involved in high intensity exercise .
Eur. J. Appl. Phy. 41, 109-117

GROSS W., RING K., LODEMAN E.(1989)

Physiologische Chemie
Edition Medizin, 409- 508

GUNN H. M. (1978)

Differences in the histochemical properties of skeletal muscle of different breeds of
horses and dogs.
Journal of Anatomy 127, 615-634

GUSTAVSSON B. E., LINDHOLM A., MCMIKEN D., PERSSON G. B.,
THORNTON J. (1983)

Skeletal muscle characteristics of young standardbreds in relation to growth and
early Training.
Snow, Persson and Rose (eds), Cambridge: Granta editions.
Equine Exercise Physiology 1, 200-210

GUSTAVSSON B., E., KARLSTRÖM K., LINDHOLM A. (1984)

Fiber types, enzyme activities and substrate utilisation in Skeletal muscle of horses competing in endurance rides.

Equ. Vet. J. 16(3): 197-202

GUSTAVSSON B. E., MCMIKEN D., KARLSTRÖM K., LINDHOLM A.,
PERSSON S., THORNTON J. (1989)

Muscular adaptation of horses during intensive training and detraining.

Equine Vet. J. 21(1), 27-33

GUY P. S., D.H. SNOW. (1977)

The effect of training and detraining on muscle composition in the Horse.

Physiol. 269, 33-51

GYSIN. J. (1983)

Arbeits- und trainingsbedingte Anpassungsprozesse im Stoffwechsel von
Halbblutpferden.

Diss. Med. Vet., Bern

GYSIN J., ISLER R., STRAUB R. (1987)

Beurteilung der Leistungskapazität und Festlegung der Trainingsintensität bei
Sportpferden mittels Pulsfrequenzaufzeichnungen und Plasmalaktatbestimmungen.
Pferdeheilkunde.3, 193-200

HELANDER E. A. S (1961)

Effect of training on the muscle mitochondria

Biol. J. 78, 478-483

HENCKEL P. (1983)

Training and growth induced changes in the middle gluteal muscle of young Standardbred
trotters.

Eq. Vet. J. 15 (2), 134-140

HENCKEL P. (1983a)

A histochemical assessment of the capillary blood supply of the middle gluteal muscle of Thoroughbred horses.

Snow, Persson and Rose (eds), Cambridge: Granta editions.

Equine Exercise Physiology 1, 225-228

HERMANSEN L., WACHTLOVA M. (1971)

Capillary density of skeletal muscle in well-trained and untrained men.

Appl. Physiol. 30, 860-863

HODGSON D. R., ROSE R. J., DIMAURO J., ALLEN J. R. (1986)

Effects of training on muscle composition in horses.

Am. J. Vet. Res. 47, 12-15

HODGSON D. R. (1987)

Basic musclephysiology, histochemistry, biochemistry and muscle biopsy techniques.

In: Equine Exercise Physiology 2. Eds J. R. Gillespie and N. E. Robinson- Davis,

ICEEP Publications. s. 18-23

HODGSON D. R., ROSE R. J (1987)

Effects of a nine- month endurance training programme on muscle composition in the horses.

Vet. Rec. 121, 271-274

HOLLMANN W. (1963)

Höchst- und Dauerleistungsfähigkeit des Sportlers.

München J. A. Barth

HOLLMANN W., HETTINGER T. (1990)

Sportmedizin: Arbeits- und Trainingsgrundlagen

Schattauer Verlag, Stuttgart - New York

HOLLOSZY J. O. (1967)

Effects of exercise on mitochondrial oxygen uptake and respiratory activity in skeletal muscle

Biol. Chem. 242, 2278-2282

HOLLOSZY J. O., DON I. J., MOLE P. A. (1970)

Mitochondrial citric acid cycle and related enzymes: Adaptive response to exercise.

Biophys. Res. Commun. 40 (6), 1368-1373

HOLLOSZY J. O. (1975)

Adaptation of skeletal muscle on endurance exercise.

Med. Sci. Sports. 7, 155-164

HOLLOSZY J. O., BOOTH F. (1976)

Biochemical adaptations to endurance exercise in muscle.

A Rev. Physiol. 38, 273-291

HOPPELER H., LÜTHI P., CLAASSEN H., WEIBEL E. R (1973)

The ultrastructure of the normal human skeletal muscle. A morphometric analysis on untrained and trained orienteers

Pfl. Arch. 344, 217- 232

HOPPELER H., MATHIEU O. I., KRAUER R., CLAASSEN H., ARMSTRONG R., WEIBEL E. R (1981)

Desing of mammalian respiratory system. Distrubition of mitochondria and capillarie in various muscles.

Res. Physiol. 44, 87-107

HOPPELER H., CLAASSEN H., HOWALD H., STRAUB R. (1983)

Correlated histochemistry and morphometry in equine skeletal muscle.

In: Snow D. H., Persson S. G. B., and Rose R. J.

Equine Exercise Physiology I, s. 184-192 Granta Editions. Cambridge,

HOPPELER H., LINDSTEDT S. L., UHLMANN E., NIESEL A., CRUZ-ORIVE M., WEIBEL E. R. (1984)

Oxygen consumption and the composition of skeletal muscle tissue after training and inactivation in the european woodmouse.

Comp. Physiol B.155, 51-61

HOPPELER H., JONES J. H., LINDSTEDT S. L., CLAASEN H., LONGWORTH E., TAYLOR C. R., STRAUB R., LINDHOLM A. (1987)

Relating maximal oxygen consumption to skeletal muscle mitochondria in horses.

In: Equine Exercise Physiology 2, s: 278-289, Eds. J. R. Gillespie and N.

E.Robinson.

ICEEP Publications, Edwards Brothers, Ann, Arbor, USA

HOPPELER H., KAYAR S.R. (1988)

Capillarity and oxidative capacity of muscles.

Am. Physiol. Soc. 3, 113-116

HORN V. (1976)

Lehrbuch der Veterinärphysiologie

In: Schneunert A.; Trautmann A. Physiology der Bewegung, vol. 6

Berlin / Hamburg: Paul Parey, 794- 799

HOWALD H. (1974)

Auswirkungen sportlicher Aktivität auf den Stoffwechsel.

Schweiz. Med. Wschr. 104, 1535-1538

HOWALD H., JABERG P., JENOURS P., SCHIFFER G., SCHMIDT P., SCHÖNHOLZER G., SEGESESSER B., WEISS V. (1975)

Sportmedizin.

Turn- und Sportschule Magglingen Sportschule Magglingen: Script Eidg.

INGJER F., P.BRODAL. (1978)

Capillary supply of skeletal muscle fibers in untrained and endurance trained women.

Europ. J. Appl. Physiol. 38, 291-299

INGJER F. (1979)

Capillary supply and mitochondrial content of different skeletal muscle fibre types in untrained and endurance-trained men.

Eur. J. Appl. Physiol. 40, 197-209

JAKOWLEW N. N. (1978)

Biochemische und morphometrische Veränderungen der Muskelfasern in Abhängigkeit von der Art des Trainings

Med. u. Sport 18, 161-165

JAMES N. T. (1979)

Studies on the responses of different types of muscle fibre during surgically induced compensatory hypertrophy.

Journal of Anatomy 129(4), 769-776

JANSSON E., KAIJSER L.(1977)

Muscle adaptation to extreme endurance training in man.

Acta Phys. Scan. 100, 315-324

JANSSON E., SJÖDIN B., THORSTENSSON A., HULTEN B., FRITH K. (1978)

Changes in muscle fiber type distribution in man after physical exercise: A sign of fibre type transformation?

Acta Physiol. Scan. 104, 235-237

JERUSALEM F., ZIERS S. (1991)

Muskelerkrankungen, 110-115

Georg Thieme Verlag, Stuttgart Newyork

JUNQUEIRA L. C., CARNEIRO J. (1986)

Übersetzt, überarbeitet und Ausgabe von

SCHIEBLER T. H., PEIPER U., SCHNEIDER F (1986)

Histologie

Lehrbuch der Cytologie, Histologie und mikroskopischen Anatomie des Menschen

Zweite Auflage, Seite:197

Springer Verlag, Berlin- Heidelberg - New York - London - Paris - Tokyo

KAYAR S. R., CLAASEN H., HOPPELER H., WEIBEL R. (1986)

Mitochondrial distrubition in relation to changes in musclev mrtabolism in rat soleus.

Resp. Phy. 64, 1-11

KAYAR S. R., HOPPELER H., GUSTAVSSON B. E., SCHWERZMANN K. (1988a)

The similarity of mitochondrial distribution in equine skeletal muscles of differing oxidative capacity.

Exp. Biol.137, 253-263

KAYAR S., HOPPELER, L. MERMOD, E.R.WEIBEL (1988b)

Mitochondrial size and shape in equine skeletal muscle.

The Anatomical Record. 222, 333-339

KAYAR S. R., HOPPELER H., LINDSTEDT S. L., CLAASSEN H., B. ESSEN-GUSTAVSSON, C.R.TAYLOR A.W. (1989)

Total muscle mitochondrial volume in relation to aerobic capacity of horses and steers.

Pfl. Arc. 413, 343-347

KEUL J., DOLL E., KEPPLER D. (1969)

Muskelstoffwechsel

Johann - Ambrosius - Barth, München

KIESSLING K. H., PIEHL K., LUNDQUIST C. G. (1971)

Muscle metabolism during exercise. Effect of physical training on ultrastructural features in human skeletal muscle

Vol. 11. New York- London Plenum Press: Eds. B. Pernow and B. Saltin

KRAUS A., KIRSTEN R. (1969)

Die Wirkung von Schwimm- und Lauftraining auf die zelluläre Funktion und Struktur des Muskels.

Pflügers Arch. 308, 57-79

KRSTIC R. V. (1977)

Human Microscopic Anatomy.

Berlin - Heidelberg - New York - London- Paris: Springer

KRZYWANIEK H., WITTKE G. (1986)

Laktazidose bei Trabrennpferden nach definierter Belastung als Kriterium der Leistungsfähigkeit

Berl. Münch. Tierärztl. Wschr., 99, 189-194

LINDHOLM A. (1974)

Metabolic response and muscle metabolites during different exercise intensities in trotting horses.

Acta Phys. Scan. (suppl), 396-

LINDHOLM A., PIEHL K. (1974)

Fibre composition, enzyme activity and concentrations of metabolites and electrolytes in muscles of standardbred horses.

Acta Vet. Scand. 15, 287-309

LINDHOLM A., BJEENELD H., SALTIN B. (1974)

Glycogen depletion pattern in muscle fibre of trotting horses.

Acta Physiol. Scand. 90, 475-484

LINDHOLM A., ESSEN-GUSTAVSSON, B., MCMIKEN D., PERSSON S. (1983)

Muscle histochemistry and biochemistry of Thoroughbred horses during growth and training.

In: Snow D. H., Persson S. G. B., and Rose J. (eds): Equine exercise physiology 1, Granta Editions, Cambridge, s: 211-217

LINDNER A., SOBOTTA M., WERKMANN J., DIETRICH A., KORFF S. M., WITTKE P. (1994)

Horses can be galloped for 25 minutes without harm at speed controlled by blood lactate.

Eur. J. Appl. Physiol. Suppl. 69, 3-33

LINDNER A., SOBOTTA M., WERKMANN J., DIETRICH A., KORFF S. M., GUHL A., VON WITTKE P. 1995)

Vorhersage der Blutlaktatkonzentration nach Belastungen unterschiedlicher Intensität und Dauer beim Pferd.

Deutsche Veterinärmedizin-Gesellschaft eV 21 Kongress Teil 2

Leithema: Aktuelle Forschung. 21

LOVELL, D. K., ROSE R. J. (1991)

Changes in skeletal muscle composition in response to interval and high intensity training

In: Equine exercise physiology 3. Ed. S. G. B. Persson, A. Lindholm and L. B.

Jeffcott, ICEEP Publication, Davis, California, 215-222.

LYNIS DOHM G., RICHARD L. HUSTON, ASKEW E.W., WEISER P.C.

(1972)

Effects of exercise on activity of heart and muscle mitochondria.

Am. J. Physiol. 223, 783-787

MAINWOOD G., RAKUSAN K. (1982)

A model for intracellular energy transport.

Physiol. Pharmacol. 60, 98-102

MATHIEU O., KRAUER R., HOPPELER H., GEHR P., LINDSTEDT S. L.,

TAYLOR C. R., WEIBEL E. R. (1981)

Design of the mammalian respiratory system: VII. Scaling mitochondrial volume in skeletal muscle to body mass.

Respir. Physiol. 44, 113-128

MILL J., LEHMANN R. (1969)

Training of 2-year-old race horses under veterinary conditions. Studies and reasons of training for endurance.

Monatsch. Veterinärmed. 24 (23), 908-912

MORGAN T. E., COBB L. A., SHORT F. A., ROSS R. (1971)

Effects of long term exercise on human muscle mitochondria.

In: B. Pernow and B. Saltin (Edit.) Muscle metabolism during exercise.

New York - London: Plenum Press

NICKEL R., SCHUMMER A. (1992)

Lehrbuch der Anatomie der Haustiere

Vol. 1, 6th edn. Berlin, Hamburg: Paul Parey; 500-502

NIMMO M. A., SNOW D. H., MUNRO C. D. (1982)

Skeletal muscle composition in the exercising animal.

Equine Vet. J. 14, 229-237

NIMMO M. A., SNOW D. H. (1988)

Time course of ultrastructural changes in skeletal muscle after two types of exercise.

Am. Phys. 239, 910-913

PADYKULA H. A., HERMAN E. (1955)

The specificity of the histochemical method of adenosine triphosphate.

Histochem. Cytochem. 3, 170-195

PAUL H. (1952)

Cyclophorase System XXIII. Correlation of Cyclophorase Activity and Mitochondrial Density in Striated Muscle.

Proc. Soc. Exp. Biol. 79, 352-354

PERSSON S. G. B., ROSE R. J. (1983)

Factors affecting the activity of adenosine triphosphate and other evaluation of exercise tolerance and fitness in the performance horse.

In: Snow D. H., Persson S. G. B., and Rose J. (eds): Equine exercise physiology 1, Granta Editions, Cambridge, s: 441-457

PIEPER K. S., KABISCH-WAND H., RADON M., FEUSTEL G. (1977)

The adaptation of the skeletal muscle fibre types to extensive and intensive loading forms - a review (author's transl).

Anat. Anz. 142, 108-111

PORRO J., JOHNSON M. A., WEIGHTMANN D., APPLETON D. (1973)

Needle biopsy of skeletal muscle: a phase and electron microscopic evaluation of its usefulness in the study of muscle disease.

Neuropathol. Exp. Neurol. 28, 229-242

- PRINCE F. P., HIKIDA R. S., HAGERMAN F. C., STARON R. S., ALLEN W. H. (1981)
A morphometric analysis of human muscle fibers with relation to fiber types and adaptations to exercise.
J. Neurological Sci. 49, 165-179
- RAUB R. R., BECHTEL P. J., LAWRENCE I. M. (1985)
Variation in the distribution of muscle fiber types in equine skeletal muscles.
Equine Vet. Sci. 5, 34-37
- REYNOLDS E. S. (1963)
The use of lead citrate at high pH as an electron- opaque stain in electron microscopy.
Cell. Biol. 17, 208-212
- RIVERO J. L. L., AGÜERA E., MONTERDE J. G., RODRIGUEZ-BARBUDO M. R., MIRO M. R. (1989)
Comparative study of muscle fiber type composition in the gluteal muscle of andalusian, thoroughbred and arabian horses.
Equine Sportmedicine, 337-340
- RIVERO J. L., AGÜERA E., VIVO J., DIZ A., MIRO F. (1990)
Histochemical and morphometrical study of the middle gluteal muscle in arabian horses.
Equine Vet. Science. 144-147
- RIVERO J. L. L., AGÜERA E., MONTERDE J. G., VIVO J., BARBUDO M. R. (1992)
Skeletal muscle size in untrained and endurance trained horses.
Am. J. Res. 53, 847-849
- RIVERO J. L. L., SERRANO A. L., HENCKEL P., AGÜERA E. (1993a)
Muscle fiber type composition and fiber size in successfully and unsuccessfully endurance-raced horses.
Am. Physiol. Societ. 244, 1758-1766
-
-

RIVERO J. L. L., GALISTEO A. M., AGÜERA E., MIRO F. (1993b)

Skeletal muscle histochemistry in male and female Andalusian and Arabian horses of different ages.

Res. Vet. Science. 54, 160-169

RIVERO J. L. L., DIZ A. M., MONTERDE J.G., AGÜERA E.(1993c)

Intramuscular distribution of fiber types in the gluteus medius of the horse.

Anat. Histol. Embryol. 22, 233-240

RIVERO J. L. L., SERRANO A. L; .DIZ A. M., MORALES J. L. (1993d)

Changes in cross- sectional area and capillary supply of the muscle fiber population in equine gluteus medius muscle as a function of sampling depth

Am. J. Vet. Res., 78-83

RIVERO J. L. L., DIZ A. M., AGÜERA A., SERRANO A. L. (1993e)

Endurance training and muscle fiber types in Andalusian and Arabian horses.

Equine Practice-Physiology 15, 13-17

RIVERO J. L. L., RUZ M. C., SERRANO A. L., DIZ A. M. (1995)

Effects of 3 month endurance training programme on skeletal muscle histochemistry in Andalusian, Arabian, Anglo Arabian, horses.

Equ. Vet. J. 27, 51-59

RIVERO J. L. L.(1996)

Muscle biopsy as a tool for assessing muscular adaptation to training in horses.

Am J Vet: Res., 1412-1416

RONEUS M., LINDHOLM A. (1991)

Muscle characteristics in Thoroughbreds of different ages and sexes.

Equ. Vet. J. 23, 207-210

RONEUS M., GUSTAVSSON B. E., LINDHOLM A., PERSSON S. G. B. (1992)
Skeletal muscle characteristics in young trained and untrained standardbred trotters.
Equ. Vet. J. 24, 292-294

SALTIN B., BLOMQVIST G., MITCHELL H., JOHNSEN R. L.,
CHAPMAN W. J. K. (1968)
Response to exercise after bed rest and after training. A longitudinal study of adaptive
changes in oxygen transport and body composition.
Circulation Suppl. 7, 37-38

SALTIN B. (1973)
Metabolic fundamentals in exercise.
Med. Sci. Sports 5, 137-146

SALTIN B., NAZAR K., COSTILL D. L., STEIN E., JANSSON E., ESSEN B.,
GOLLNICK P. D. (1976)
The nature of the training response : peripheral and central adaptations to on elegged
exercise.
Acta Physiol. Scan. 96, 289-305

SALTIN B. (1977)
The interplay between peripheral and central factors in the adaptive response to exercise and
training.
Ann. NY Acad. Sci. 301, 224-231

SALTIN B., GOLLNICK P. D. (1983)
Handbook of Physiology
Skeletal muscle adaptability significance for metabolism and performance, 555-565
Baltimore: Eds L.D. Peachy; R. Adrian and S. R. Geiger

SALOMON F. V., SCHNEIDER J., GERICKE A. (1983)

Zu Fragen der Muskelbiopsie bei Sportpferden

Mh. Med. Vet. 38, 904-908

SERRANO A L., PETRIE J. L., LOPEZ- RIVERO J. L., HERMANSON, J.W. (1996)

Myosin isoforms and muscle fiber characteristics in equine gluteus medius muscle.

Anat. Rec. 244, 444-451

SEWEL D. A., HARRIS R. C., MARLIN D. J. (1994)

Skeletal muscle characteristics in 2 year old race-trained thoroughbred horses.

Comp. Biochem. Physiol 108A, 87-96

SCHMALBRUCH H. (1970)

Die quergestreiften Muskelfasern des Menschen.

In: Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Vol. B-43 Heft 1.

Berlin - Heidelberg - New York: Springer

SINHA A. K., RAY S. P., ROSE R. J. (1991)

Effect of training intensity and detraining on adaptation in different skeletal muscles.

Equine Exercise Physiology 3, 223-230

SNOW D. H., GUY P. S. (1976)

Percutaneous needle muscle biopsy in the Horse.

Equ. Vet. J. 8, 150-155

SNOW D. H., MACKENZIE G. (1977)

Some metabolic effects of maximal exercise in the horse and adaptations with training.

Equine Vet. J. 9 (3), 134-140

SNOW D. H., GUY P. S. (1979)

The effect of training and detraining on the activity of a number of enzymes in horse skeletal muscle.

Arch. Int. Physiol. Biochem. 87, 87-93

SNOW D. H., GUY P. S. (1980)

Muscle fibre type composition of a number of limb in different types of horse.

Res. Vet. Sci. 28, 137-144

SNOW D. H. (1981)

Muscle fibre composition and glycogen depletion in horses competing in an endurance ride.

Vet. Rec. 108, 374-348

SNOW D. H. (1987)

Assessment of fitness in the horse

In: Practise. 9 (1), 26-30

SNOW D.H., VOGEL C. (1987)

Equine fitness, the care and training of the athletic horse

David & Charles Publ., Newton Abbot, London.

STRAUB R., HOWALD H., GERBER H. (1975)

Ultrastrukturelle und enzymatische Untersuchungen an trainierten und untrainierten Pferdeskelettmuskeln

Schweiz. Arch. Tierheilk. 117, 453-457

STRAUB R.(1981)

Das Leistungsvermögen des Sportpferdes. Untersuchungen am M.semitendineus des Pferdes.

Postdoctoral Thesis, Vet. Med. Bern

STRAUB R., HOPPELER H., DETTWILER M., ISLER R., GYSIN J. (1982)

Beurteilung der Trainierbarkeit und der momentanen Leistungskapazität mit Hilfe von Muskeluntersuchungen beim Pferd.

Schweiz. Arch.Tierheilk.124, 529-548

STRAUB R., DETTWILER R. M., HOPPELER H., CLAASSEN H.(1983)

The use of morphometry and enzyme activity measurements in skeletal muscles for the assessment of the working capacity of horses.

In : Snow D. H., Persson S. G. B. and Rose R. J. (Eds): Equine exercise physiology 1. Granta Editions, Cambridge: 193-199

STRAUB R., ISLER R.(1984)

Parameter zur Beurteilung der Ausdauer des Pferdes.

Tierärztl. Prax. 12, 499-504

TAYLOR A. W., BRASSARD, L (1981)

Skeletal muscle fiber distribution and area in trained and stalled standardbred horses. Can. J. Animal Sci. 61, 601-605

THORNTON J. R., TAYLOR W. (1983)

Skeletal muscle characteristics of foals at two four weeks and eight months of age.

In: Snow D. H., Persson S. G. B. and Rose R. J. (Eds): Equine exercise physiology 1. Granta Editions, Cambridge: 218-224

THORNTON R. J. (1985)

Exercise testing.

Vet. Clin. North Am., Equine Pract.1, 573-595

TRENDAFILOV B., TANUSCHEV M. (1981)

Morphometrische Untersuchungen an Skelettmuskeln von Wettkämpfern im Rudern

Med. u. Sport 21, 265-269

VALBERG S. (1987)

The effect of training on skeletal muscle.

In: Gillespie J. R. and Robinson N. E. (eds.): Equine Exercise Physiology 2, s.: 20-22

ICEEP Publications, Davis, CA

WERKMANN J., LINDNER A., SASSE H. H. L. (1996)

Conditioning effects in horses of exercise of 5, 15, or 25 minutes duration at two blood lactate concentrations.

Pferdeheilkunde 12, 474-479

WEIBEL E. (1981)

Design of the mammalian respiratory system

Res. Phy. 44, 87-107

WEISHAUPT M. A. (1992)

Die oxidative Kapazität lokomotorischer Muskeln bei Pferd und Rind. Mathematisch-statistische Beziehungen zwischen lokalen funktionellen morphologischen und biochemischen Parameter.

Diss. Vet. Med. Bern

WILSON R. G., ISLER R. B., THORNTON J. R. (1983)

Heart rate, lactic acid production and speed during a standardized exercise test in Standardbred horses.

In: Snow D. H., Persson S. G. B. and Rose R. J. (Eds): Equine exercise physiology 1.

Granta Editions, Cambridge: 487-491

WILSON R. G., J.R. THORNTON, S. INGLIS, J. AINSCOW (1987)

Skeletal muscle adaptation in

Racehorses following high intensity interval training.

In: Gillespie J. R. and Robinson N. E. (eds.): Equine Exercise Physiology 2, 367

ICEEP Publications, Davis, CA

WITTKE. P. VON (1991)

Training von Galopprennpferde und dessen Einfluß auf die Ergebnisse eine
Zweistreckentests.

Diss. Vet. Med. Hannover

WOOD C. H.; ROSS T.T.; B.ARMSTRONG J., HALL D.C. (1988)

Variations in the muscle fiber composition between successfully and un-
successfully raced horses.

Equine Vet. Science 8, 217-220

9. ANHANG

Cacodylatpuffer, 0,1 M, pH 7,2

Stammlösung:

- 21,4 g Dimethylarsinsäure (Art. 820670, Fa. Merck, Darmstadt)
 1000ml Aqua dest.

Gebrauchlösung:

- 500 ml Stammlösung
 41,5 ml 0,1 N Salzsäure (Art. 9057, Fa. Merck, Darmstadt)
 450 ml Aqua dest.

Cacodylatgepuffertes Glutaraldehyd (2,5 %ig)

- 25 ml 25 %ige Glutaraldehydlösung (Art. 4239, Fa. Merck, Darmstadt)
 225 ml Cacodylatpuffer

Osmiumsäure (1 %ig)

- 1 g 1 g Osmiumtetroxid (Art. 08100320, Fa. Paesel + Lorey, Frankfurt)
 50 ml Aqua dest.
 50 ml Cacodylatpuffer

Epon

Mischung A:

- 62 ml Glycidether 100 (Art. 21045, Fa. Serva, Heidelberg)
 100 ml Dodecenylnbernsteinsäureanhydrid (DDSA, Art. 20755, Fa. Serva, Heidelberg)

Mischung B:

- 100 ml Glycidether 100 (Art. 21045, Fa. Serva, Heidelberg)
 89 ml Methylnadiccanhydrid (MNA, Art. 29452, Fa. Serva, Heidelberg)

Infiltrationsgemisch:

- 4 Teile Mischung A + 6 Teile Mischung B

Epon- Einbettung:

1. Spülen in Cacodylatpuffer (0,1 M); 2x30 Min. bei 4°C
2. Nachfixieren in 1 %igem Osmiumtetroxid
3. Erneutes Spülen (siehe 1)
4. Dehydrieren in aufsteigender Alkoholreihe bei 4°C
5. Verbringen in reines Propylenoxid als Intermedium; 2x30 Min. bei 4°C
6. Infiltration mit Propylenoxid-Epon 2:1; 1h bei 10°C
7. Infiltration mit Propylenoxid-Epon 1:1; 1h bei 10°C
8. Infiltration mit Propylenoxid-Epon 1:2; 1h bei 10°C
9. Infiltration mit reinem Epon; 2x4h bei 20°C

Toluidinblau-O-Lösung (0,25 %ig)

Stammlösung:

2,5 g Natriumhydrogencarbonat (NaHCO_3 , Art. 31437, Fa. Riedel- de Hean, Seelze)

1g Toluidinblau-O (Art. 1073, Fa. Merck, Darmstadt)

Gebrauchlösung:

1 Teil Stammlösung + 3 Teile Aqua dest.

Danksagung

Meinem Doktorvater, Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. mult. W. Drommer, danke ich herzlich für die Überlassung des interessanten Themas, die jederzeit gewährte Hilfe und Unterstützung bei der Anfertigung dieser Arbeit sowie für die Betreuung während meines Aufbaustudiums.

Mein besonderer Dank gilt auch Herrn Dr. rer. nat. Dr. med. vet. U. Hetzel für seine immer gewährte wissenschaftliche Betreuung sowie sehr gute freundschaftliche Zusammenarbeit.

Herrn Dr. A. Lindner möchte ich für die zur Verfügung gestellten Proben, die Diskussionsbereitschaft und die kritische Durchsicht des Manuskriptes danken.

Bei Herrn Dr. K. Rohn aus dem Institut für Biometrie und Epidemiologie bedanke ich mich für die Hilfe bei der statistischen Auswertung der Meßergebnisse.

Eine spezielle Erwähnung verdienen an dieser Stelle Frau K. Franke und Frau K. Rohn. Ihnen verdanke ich die gute methodische Einarbeitung in die elektronenmikroskopischen Techniken und die Unterstützung bei der Anfertigung der Dünnschnitte.

Bei Frau B. Behrens, Frau C. Birkholz und Herrn H. Thöneböhn möchte ich mich für die Anfertigung des Bildmaterials bedanken.

Nicht zuletzt aber gilt mein herzlichster und besonderer Dank meinen Eltern für ihren persönlichen Rückhalt sowie ihr Vertrauen.

Ein besonderer Dank auch an Nural Erol für die aufmunternden Worte.

Und natürlich danke ich Dilek, Gülay, Erkut, Feridun und Eyüphan für die moralische Hilfe.

