

*Veterinär-Anatomisches Institut der Universität Leipzig*

## **Quantitative Veränderungen in der Kapillarisation ausgewählter Muskeln von Pute, Ente, Ratte und Schwein während der postnatalen Entwicklung**

T. KURNOTH, F.-V. SALOMON und U. GILLE

Anschrift der Autoren: Veterinär-Anatomisches Institut der Universität Leipzig,  
Semmelweisstr. 4, D-04103 Leipzig, Bundesrepublik Deutschland

*Mit 5 Abbildungen und 12 Tabellen*

*(Eingegangen im November 1992)*

### **Summary**

#### **Quantitative changes in the capillary supply of selected muscles of turkeys, ducks, rats and pigs during postnatal development**

The capillary and muscle fibre density, the ratio of capillaries to fibres and the mean diffusion distance were determined in histological cross sections of the M. pectoralis of turkeys and ducks, the M. semitendinosus of rats and the M. longissimus of pigs between hatching or birth and maturity. The data were analyzed by fitting the JANOSCHEK growth curve. The capillary and fibre density decrease asymptotically, the diffusion distance increases. The M. longissimus of the adult pig is provided with the lowest capillary density resulting in the greatest diffusion distance. The highest capillarity was found in the M. pectoralis of ducks.

### **Einleitung**

Im Gegensatz zu den zahlreichen Untersuchungen zum Kapillarisationsgrad des Skelettmuskels zu bestimmten Entwicklungszeitpunkten und physiologischen Bedingungen (Trainingszustand, Einfluß der Sauerstoffversorgung, Fasertypenkomposition des Muskels) sind wachstumsspezifische Verlaufsuntersuchungen eher selten. Der Erforschung von Anpassungsvorgängen der Muskelbestandteile an eine vermehrte Muskelbeanspruchung wird dabei in der Literatur besonderes Interesse gewidmet. Da es während des Muskelwachstums zu funktionellen und biochemischen Veränderungen kommt, berücksichtigen zeitabhängige morphologische Untersuchungen einen ganzen Komplex entwicklungsphysiologischer Prozesse. Die Ergebnisse können entsprechend umfassend interpretiert und angewandt werden. So wird zum Beispiel der M. semitendinosus der Ratte nach der Nesthockerphase zum stark beanspruchten Laufmuskel, der M. pectoralis flugfähiger Vögel zum Hauptflugmuskel. Es liegt daher nahe, durch die vergleichende Untersuchung relevanter Muskeln verschiedener Tierarten unter standardisierten Bedingungen einen komplexen Überblick über die Entwicklung des Kapillarnetzes im Muskel während der postnatalen Wachstumsphase zu geben.

Die altersabhängigen Veränderungen im Kapillarisationsgrad des Muskels bestehen nach SILLAU/BANCHERO (1978) und HUDLICKA (1984) allgemein in einer analog zum

Faserwachstum verlaufenden Kapillarzubildung, einer sinkenden Kapillardichte sowie einem Anstieg des Kapillar-Faser-Quotienten und der Diffusionsdistanz. Voraussetzung für substantielle Aussagen zu dem Problem ist die Ermittlung von möglichst vielen Einzeldaten, die in kurzen Abständen einen langen Entwicklungsabschnitt des Tieres berücksichtigen. Die Aussagen von WELT et al. (1978) zur Kapillar- und Faserdichte im M. biceps brachii der Ratte zwischen dem 6. Lebenstag (LT) und 20. Lebensmonat (LM) stützen sich auf 10 Einzelwerte. SMITH et al. (1989) geben für verschiedene Muskeln der Ratte 7 Daten zwischen der 1. und 12. Lebenswoche (LW) an und stellen diese als Polygonzüge graphisch dar. Innerhalb der ausgewerteten Literatur besitzen diese beiden Arbeiten mit Berücksichtigung eines exakten Zeitbezuges den größten Datenumfang.

Da es vorwiegend in der englischsprachigen Literatur eine ganze Reihe von Auffassungen zum Begriff „Kapillardichte“ gibt, wobei die Meßwerte teilweise nicht miteinander vergleichbar sind, soll eingangs definiert werden, daß die Kapillardichte eines Muskels stets als Anzahl aller in einem rechtwinklig zur Muskelfaserrichtung verlaufenden histologischen Schnitt sichtbaren Kapillaren pro Flächeneinheit (Kapillaren/mm<sup>2</sup>) verstanden werden soll. Diese Definition entspricht der Auffassung von HONIG et al. (1970), HERMANSEN/WACHTLOVA (1971), ANDERSEN/KROESE (1978), AQUIN/BANCHERO (1981), HUDLICKA et al. (1986) und MERMOD et al. (1988). Die Reduzierung auf anatomische Belange schließt nicht aus, daß aus der morphologischen Zustandsbeschreibung in gewissem Umfang auf die Stoffwechselaktivität des Gewebes geschlossen werden kann (KROGH, 1929).

### Material und Methoden

Als Versuchstiere dienten bis zum 28. LT 60 und ab dem 56. LT 12 männliche Puten der mittelschweren Rasse „Große Weiße Pute“ der Zuchtlinie 06 aus der Lehr- und Versuchsstation Schlobachshof der Universität Leipzig<sup>1</sup>. Die Haltung erfolgte in Gruppen auf Tiefstreu. Futter und Wasser wurden gemäß dem Haltungs- und Fütterungsprogramm „PM 1“ ad libitum verabreicht. Die Stallklimagegestaltung entsprach den tierhygienischen Erfordernissen. Bis zum 28. LT wurden in wöchentlichen Abständen jeweils 12 Tiere durch Absetzen des Kopfes nach vorangegangener Betäubung getötet. Nach erfolgter Ausblutung wurde eine Muskelprobe aus dem M. pectoralis entnommen. Ab 56. LT sind die Untersuchungen longitudinal fortgesetzt worden, indem von 12 lebenden Tieren Schnittbiopate aus diesem Muskel entnommen wurden. Die Entnahmestelle war, je nach Größe des Tieres, 2–5 cm paramedian der Crista sterni unmittelbar an der Muskeloberfläche gelegen. Die 8 Schnittbiopsien wurden abwechselnd rechts und links durchgeführt. Der Abstand zwischen den Entnahmestellen einer Seite (Altersdifferenz von 8 Wochen) betrug in kaudaler Richtung 1 cm. Somit konnte das Untersuchungsfeld insgesamt auf eine Fläche von 12 cm<sup>2</sup> eingeschränkt werden.

Bei den insgesamt 48 Enten der Versuchsreihe handelt es sich um Halb- und Vollgeschwister eines Schlupfes einer Experimentalkreuzung aus Pekingente × Moschuserpel (Mularden). Bei allen Tieren wurden bei der anatomischen Präparation Hoden gefunden, weibliche Geschlechtsorgane fehlten. Die Enten entstammen ebenfalls der Lehr- und Versuchsstation Schlobachshof der Universität Leipzig<sup>1</sup>. Bis zur 3. LW wurden die Küken in Bodenintensivhaltung (Aufzuchtställe in Holzbauweise) bei einer Temperatur von 30–32 °C aufgezogen. Entenstarterfutter und Wasser konnten von den Tieren ad libitum aufgenommen werden. Bis zur 7. LW befanden sich die Enten in Laufstallhaltung mit Tiefstreu, die Stalltemperatur wurde kontinuierlich bis auf 20 °C gesenkt. Entenmastfutter und Wasser wurden ad libitum angeboten. Ab der 8. LW befanden sich die Tiere am Tage im Auslauf (Freigelände) und nachts im Laufstall. Gefüttert wurde ein protein- und energieärmeres Zuchtentenfutter und im Auslauf Grünfutter. Im Untersuchungszeitraum (1. bis 165. LT) wurden an 12 Zeitpunkten jeweils 4 Tiere aus der Herde zufällig ausgewählt und in Ethernarkose durch Eröffnen der Vv. jugulares ausgeblutet. Von jedem Tier wurde aus dem M. pectoralis in gleicher Lokalisation wie bei den Puten eine Muskelprobe für die histologische Untersuchung gewonnen.

<sup>1</sup> Für die Bereitstellung der Versuchstiere danken wir Herrn Prof. Dr. habil. PINGEL sowie Herrn Dr. KLEMM.

Es standen weiterhin 180 männliche Wistarratten aus dem Zuchtstamm der Versuchstierproduktion Schönwalde zur Verfügung. Für die Altersgruppen 1.–30. LT wurden trächtige weibliche Ratten erworben und im Versuchstierstall des Veterinär-Anatomischen Institutes der Universität Leipzig gehalten. Nach Geburt der Jungtiere verblieben diese bis zum Versuchstag bei den Muttertieren. Für die Altersgruppe 40.–250. LT wurden Jungtiere (30–35 Tage alt) gekauft und bis zum entsprechenden Versuchstag im oben genannten Versuchstierstall untergebracht.

Die Haltung erfolgte in standardisierten Rattenkäfigen. Bei Muttertieren mit hoher Wurfgröße wurden Jungtiere auf andere Muttertiere mit geringerer Wurfgröße umgesetzt, um einen gleichmäßigen Besatz zu gewährleisten. Bei den abgesetzten Tieren nach dem 30. LT befanden sich 8 Tiere in einem Käfig, nach Eintritt der Geschlechtsreife waren es jeweils 5 Tiere pro Käfig. Die Tagesmitteltemperatur im Versuchstierstall betrug 18–22 °C, die relative Luftfeuchte 60–70 %. Als Lichtquelle diente Tageslicht, über den Wurfneuern wurden Infrarotstrahler im Dauerbetrieb eingesetzt. Am Versuchstag wurden jeweils 10 Tiere der entsprechenden Altersgruppe zufällig aus verschiedenen Würfen bzw. Käfigen ausgewählt. Die Tiere wurden durch Ethernarkose getötet und der *M. semitendinosus* freipräpariert. Anschließend erfolgte die Entnahme einer etwa 5 mm breiten Scheibe aus der Mitte des Muskels für die histologische Untersuchung.

Die Untersuchungen des *M. longissimus* erfolgten an 32 weiblichen Schweinen der Landrasse. Die Ferkel im Alter von 1.–58. LT stammten aus der Lehr- und Versuchsstation Oberholz der Universität Leipzig<sup>2</sup>, die Schweine im Alter zwischen dem 90. und 270. LT aus dem Landwirtschaftsgut Müheln. Am 634. LT (1 Tier) und am 1075. LT und 1218. LT (jeweils 2 Tiere) standen Sauen aus der Lehr- und Versuchsstation Oberholz zur Verfügung. Zwischen 1. und 270. LT bildeten jeweils 3 Tiere eine Altersgruppe. Haltung und Fütterung der Tiere entsprachen in allen Altersabschnitten den tierhygienischen und technologischen Anforderungen der normalen Produktionsstruktur eines Sauenzucht- bzw. Schweinemastbetriebes. Die Versuchstiere hungerten vor der Tötung 24 Stunden, die neugeborenen Ferkel (1. LT) waren nicht gesäugt. Die Tiere der Altersgruppen 1.–270. LT wurden durch Ausbluten mittels Herzpunktion unter Narkose getötet. Die Sauen wurden kurz nach dem Absetzen der Ferkel geschlachtet. Aus dem rechten *M. longissimus* wurde in Höhe des 13. Interkostalraumes je nach Alter bzw. Größe des Tieres 1–6 cm paramedian ein etwa 1 × 1 cm großer Muskelblock zur histologischen Untersuchung entnommen.

Aus den bei den 4 Tierarten entnommenen Muskelproben wurde jeweils in frischem Zustand ein Würfel von 5 × 5 mm Kantenlänge geschnitten und dieser unter der Präparierlupe mit senkrecht verlaufender Faserrichtung auf eine Korkscheibe in Traganth aufgeblickt. Nach der Abdeckung mit Talkum zum Schutz vor Gefrierschäden wurde die Probe in flüssigem Stickstoff schockgefroren und darin bis zur histologischen Aufbereitung aufbewahrt. Von den gefrorenen Muskelproben wurden 10 µm dünne Kryostatschnitte angefertigt. Die Anfärbung der Kryostatschnitte erfolgte bei Pute, Ente und Schwein mit der Enzymkombination (ATPase-NADHOX-Reaktion) nach ZIEGAN (1979) bei pH 4,1 und bei der Ratte mit der SDH-Reaktion (histochemischer Nachweis der Sukzinatdehydrogenase nach SELIGMANN/RUTENBERG, 1951). Die Kapillar- und Faserzählungen erfolgten am Lichtmikroskop „JENAMED variant“ bei 32- bis 1000facher Vergrößerung. Für die ersten Altersgruppen wurde das Binokular mit eingesetztem Okularnetzmikrometer entsprechend den Anwendungshinweisen von ROMEIS (1968) benutzt, ab der 4. LW konnte auf Grund des klareren histologischen Bildes die Auswertung am Demonstrationstabus, bei dem das Mikroskopbild auf eine Streuscheibe projiziert wird, vorgenommen werden. Bei einer Probezählung ergaben sich zwischen diesen zwei Varianten keine signifikanten Unterschiede. Auf den Streuschirm wurde analog zum Netzmikrometer ein Quadratraster gezeichnet. Die Anzahl Kapillaren bzw. Fasern in einer Fläche bekannter Größe wurde als Primärwert definiert, die am linken und oberen Rand der Fläche angeschnittenen Kapillaren und Fasern wurden nicht mitgezählt.

Die statistische Versuchsplanung entsprechend den Empfehlungen von WILLER (1982) erbrachte folgende notwendige Mindestanzahl von Primärwerten pro Altersgruppe ( $\alpha = 5\%$ ): Pute 96, Ente 80, Ratte 100 und Schwein 60. In die Befunderhebung wurden alle Tiere einer Altersgruppe gleichrangig einbezogen. Die Präparate wurden zunächst im Überblick beurteilt und von den 4–6 auf einem Objektträger befindlichen Kryostatschnitten nach folgenden Kriterien der beste ausgewählt: Schnittrichtung senkrecht zum Faserverlauf, keine Überlappungen oder Zerreißen, keine Gefrierschäden, gute und gleichmäßige Anfärbung. Dieser Schnitt wurde mäanderförmig durchmustert und die Kapillaren und Fasern pro Flächeneinheit ausgezählt. Nach Erreichen der notwendigen Anzahl von Primärwerten wurde für die Altersgruppe der Mittelwert gebildet und dieser auf Kapillaren bzw. Fasern pro mm<sup>2</sup> umgerechnet.

<sup>2</sup> Für die Bereitstellung der Versuchstiere danken wir Herrn Prof. Dr. habil. v. Lengerken.

Aus den Primärwerten der Kapillar- und Faserdichte wurden der Kapillar-Faser-Quotient (Kapillaren/Fasern) und die mittlere Diffusionsdistanz berechnet. Bei versetzter Anordnung der Kapillaren und gleichem Abstand untereinander wird die Muskelquerschnittsfläche modellhaft in hexagonale Teilflächen zerlegt, deren Mittelpunkt jeweils eine Kapillare bildet (weitere Ausführungen und Skizzen zu dem Modell siehe bei PORTER/BANKSTON, 1987). Die ungleich großen, polymorphen Fasern werden in dem Modell zu regelmäßigen Prismen mit sechseckiger Grundfläche normiert. In dem Falle läßt sich die mittlere Diffusionsdistanz (R) aus der Kapillaranzahl (n) pro Flächeneinheit (A) wie folgt berechnen (Methode nach KROGH modifiziert durch THEWS, 1960):

$$R = \sqrt{\frac{2A}{3\sqrt{3}n}} \quad (1)$$

Bei Angabe der Kapillardichte als n/mm<sup>2</sup> folgt daraus näherungsweise:

$$R = \frac{0,62}{\sqrt{n / \text{mm}^2}} 10^3 \text{ in } \mu\text{m} \quad (2)$$

Die mathematische Aufbereitung der Datensätze erfolgte durch eine wachstumsspezifische Approximation. Die von JANOSCHEK (1957) aus dem reaktionskinetischen Grundgesetz deduzierte und durch SAGER (1984) erweiterte Wachstumsfunktion in der fallenden Variante

$$W = A + (W_0 - A) e^{-kt^p} \quad (3)$$

(W Wachstumsgröße  
A Asymptote  
W<sub>0</sub> W bei t = 0 (Initialwert)  
t Zeit  
k und p dimensionslose Parameter)

wurde auf ihre Eignung überprüft und durch nichtlineare Regression an die Originalwerte der Kapillar- und Faserdichte angepaßt. Für die Wachstumsgeschwindigkeit  $\dot{W}$  gilt

$$\dot{W} = -pk(W - A)t^{p-1} \quad (4)$$

und für die Wachstumsbeschleunigung  $\ddot{W}$

$$\ddot{W} = \dot{W}(p-1)\frac{1}{t} - pk\dot{W}t^{p-1} \quad (5)$$

Die Koordinaten  $t_w$  und  $W_w$  des Wendepunktes sind

$$t_w = \left( \frac{p-1}{pk} \right)^{\frac{1}{p}} \quad (6)$$

und

$$W_w = A + (W_0 - A)e^{-\frac{(p-1)}{p}} \quad (7)$$

Für den Kapillar-Faser-Quotienten wurde die Funktion in ihrer steigenden Variante angewendet

$$W = A - (A - W_0)e^{-kt^p} \quad (8)$$

Die Approximation wurde mit einer speziellen BASIC-Version des Algorithmus von PAUL (1975) realisiert. Als Abbruchkriterium diente die Fehlerschranke von  $10^{-4}$ . Zur Charakterisierung der Anpassungsgüte wurden die Fehlerquadratsumme (SAQ), der Standardfehler (SF) und das nichtlineare Bestimmtheitsmaß (B) von PEARSON nach den in PEIL (1970) angegebenen Formeln bestimmt.

### Ergebnisse

Die Ergebnisse der Arbeit sind in den Tabellen 1 bis 12 dargelegt und in den Abbildungen 1 bis 5 graphisch veranschaulicht. Das Fehlen von Angaben zur Kapillardichte in der ersten Lebenswoche, bzw. im M. pectoralis der Ente im 1. LM, beruht auf dem Umstand, daß in den betreffenden Altersgruppen eine Auswertung auf dem geforderten statistischen Niveau nicht möglich war. Die im folgenden verbal dargestellten und teilweise geschätzten Ergebnisse zur Kapillar- und Faserdichte unmittelbar nach dem Schlupf bzw. der Geburt wurden deshalb nicht mit in die Approximation einbezogen.

Das histologische Bild der bearbeiteten Muskeln ist bei allen Spezies am 1. LT uneinheitlich. Bei Pute, Ente und Schwein sind die Muskelfaserquerschnitte gut zu erkennen und eine Auszählung pro Flächeneinheit ist möglich. Der M. semitendinosus der Ratte besitzt sehr kleine Faserbündel, in denen die Differenzierung einzelner Querschnitte zur quantitativen Bestimmung der Faserdichte unter dem Lichtmikroskop am 1. und 3. LT nicht möglich ist. Die Muskelfasern sind zu Bündeln gruppiert. Der Gewebeanteil zwischen den Bündeln ist in allen Muskeln relativ hoch und kann auf über 50 % der Gesamtfläche geschätzt werden. Besonders beim Schwein liegen die Muskelfasern im Bündel in einem sehr lockeren Verband. Auch KOCH (1977) beobachtete in Kryostat-

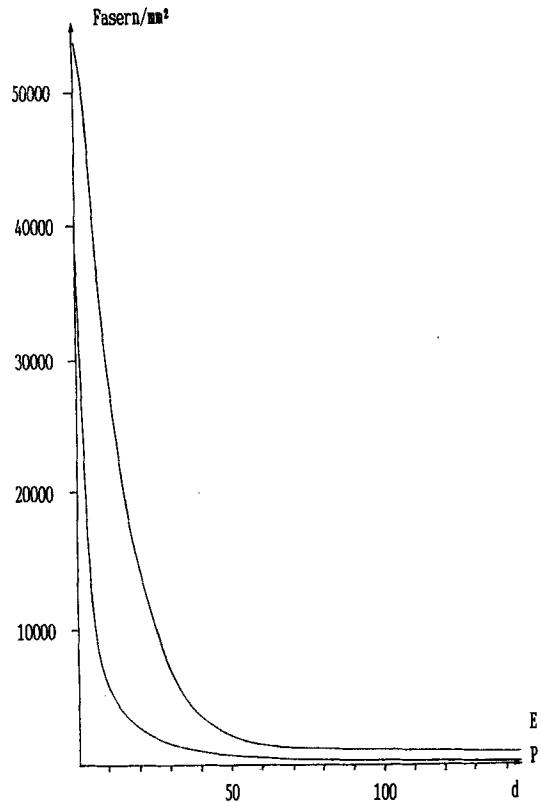


Abb. 1: Wachstumskurven der Faserdichte im M. pectoralis von Pute (P) und Ente (E) zwischen 1. und 145. LT, fallende JANOSCHEK-Funktion (3)

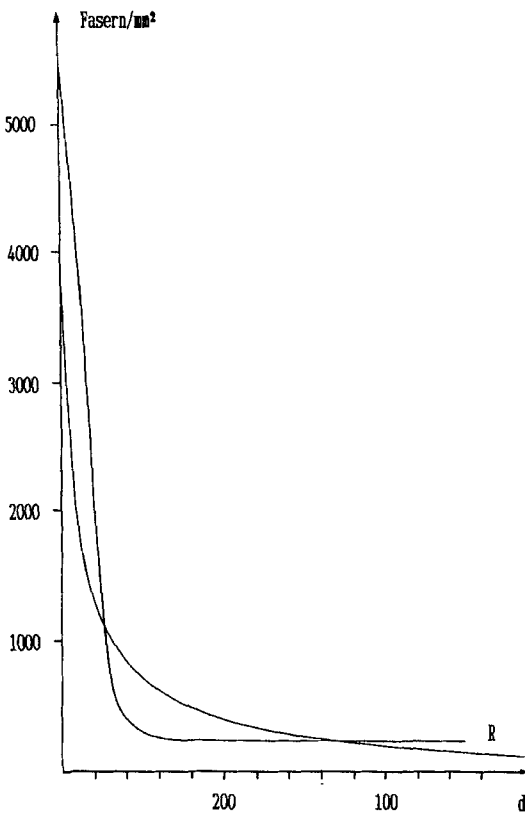


Abb. 2: Wachstumskurven der Faserdichte im M. semitendinosus der Ratte S (R) und im M. longissimus des Schweines (S) zwischen 1. und 285. LT, fallende JANOSCHEK-Funktion (3)

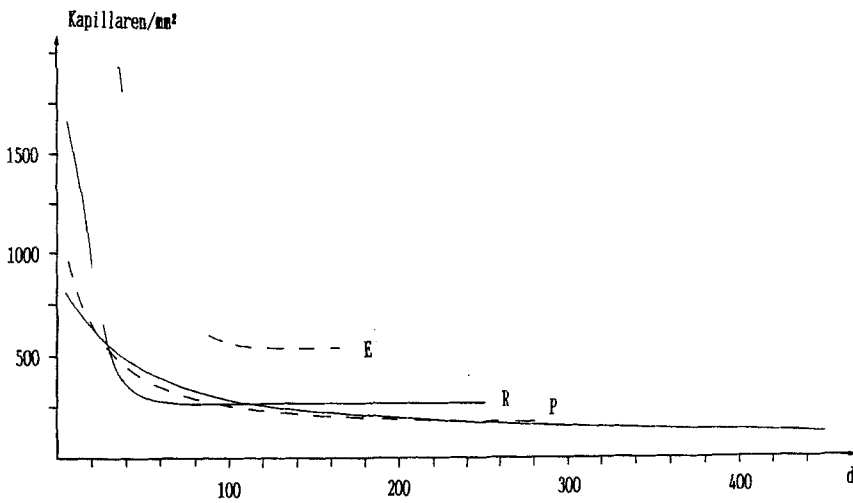


Abb. 3: Wachstumskurven der Kapillardichte im M. pectoralis von Pute (P) und Ente (E), im M. semitendinosus der Ratte (R) und im M. longissimus des Schweines (S) zwischen 1. und 450. LT, fallende JANOSCHEK-Funktion (3) ohne Berücksichtigung von  $W_0$

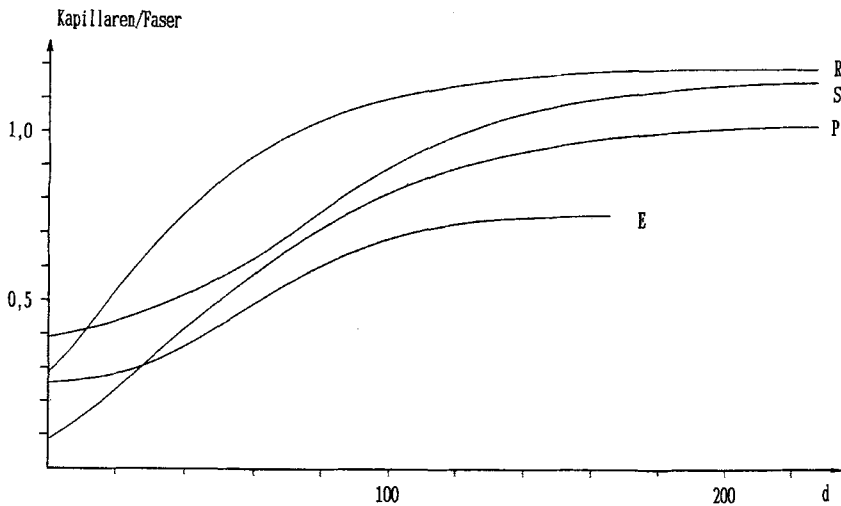


Abb. 4: Wachstumskurven des Kapillar-Faser-Quotienten im M. pectoralis von Pute (P) und Ente (E), im M. semitendinosus der Ratte (R) und im M. longissimus des Schweines (S) zwischen 1. und 220. LT, steigende JANOSCHEK-Funktion (8) mit Berücksichtigung von  $W_0$

schnitten des M. longissimus des Schweines am 1. LT zwischen den rundlichen Fasern unterschiedlich große, optisch leere Räume. Bei Pute und Schwein sind am 1. LT und bei der Ratte am 3. LT im Faserbündel lichtmikroskopisch keine Kapillaren zu erkennen. Zwischen den Primärbündeln befinden sich beim Schwein stark angefärbte Gefäße mit deutlich arterieller und venöser Wandstruktur. Der Gewebeverband im Muskel wird mit zunehmendem Alter fester. Der Flächenanteil zwischen den Fasern beträgt im M. semitendinosus der Ratte am 10. LT schätzungsweise 35 % und am 20. LT 25 %. Die einzelnen Fasern erscheinen deutlich konturiert, nehmen mehr polygonale Formen an und bil-

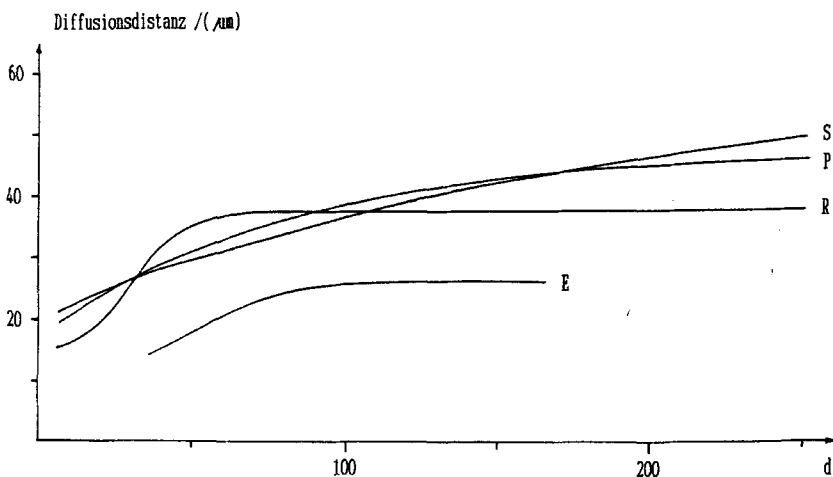


Abb. 5: Wachstumskurven der Diffusionsdistanz im M. pectoralis der Pute (P) und Ente (E), im M. semitendinosus der Ratte (R) und im M. longissimus des Schweines (S) zwischen 1. und 250. LT (Rechenwerte aus der Approximation der Kapillardichte)

den innerhalb des Faserbündels einen geschlossenen Verband. Bei Pute, Ratte und Schwein ähnelt nach der 1. LW das Bild des Muskelquerschnittes schon weitgehend dem des adulten Tieres.

Im Faserbündel befinden sich die Kapillarquerschnitte vorzugsweise an den Berührungspunkten von jeweils 3 Fasern, zwischen den Bündeln sind größere Gefäße mit deutlichem Wandaufbau sichtbar.

Besondere Verhältnisse liegen bei der Entwicklung des Gefäßsystems im *M. pectoralis* der Ente vor. Durch die Kombination der 4–6 Serienschritte, die sich jeweils von einem Muskel eines Versuchstieres auf einem Objektträger befanden, konnte die Kapillarstereometrie zu den Untersuchungszeitpunkten rekonstruiert werden. Die Beobachtungen lassen sich zu der Aussage zusammenfassen, daß die Kapillardichte in dem Muskel zwischen 1. und 37. LT ansteigt, wobei das räumliche Kapillarrowachstum vorrangig in der Richtung erfolgt, in der es durch das Faserwachstum zur Vergrößerung der Diffusionsdistanz und schlechteren Blutversorgung kommt. Für den 23. bis 37. LT kann das mit Zahlenangaben belegt werden (siehe Tabelle 2), insgesamt müssen die Ergebnisse aber noch durch detailliertere Untersuchungen überprüft und präzisiert werden und sollen deshalb hier nicht diskutiert werden.

### Diskussion

In früheren Untersuchungen (SALOMON et al., 1990) konnte im Vergleich von 4 Wachstumsfunktionen für die Kapillardichte im *M. pectoralis* der Pute die beste Anpassung durch die JANOSCHEK-Funktion (3) erreicht werden. Deshalb wurde in Übereinstimmung mit den für die gute Eignung der Janoschek-Funktion sprechenden Literaturangaben zur Beschreibung von Wachstumsverläufen bei den interessierenden Tierarten (PFEIFFER et al., 1984; SAGER, 1985; AL HALLAK, 1986; ANGER, 1987; GERICKE et al., 1989 und GILLE, 1989) für die vorliegenden Untersuchungen nur diese Funktion an die Meßwertverläufe approximiert. Für den Gebrauch der Faseranzahl pro Kapillare können vereinfacht die Reziprokwerte zum Kapillar-Faser-Quotienten errechnet werden, die Wachstumskurven der Diffusionsdistanz lassen sich aus der Wachstumsfunktion der jeweiligen Kapillardichte erstellen.

Außer für die Kapillaranzahl pro Faser im *M. longissimus* des Schweines ließ sich die JANOSCHEK-Funktion an alle Meßwertverläufe gut approximieren. Das nichtlineare Bestimmtheitsmaß liegt stets über 0,93, die beste Anpassung konnte für die Faserdichte

Tabelle 1. Originalwerte (OW) und Approximation (AW) der Kapillardichte im *M. pectoralis* der Pute vom 7. bis 280. LT

Gruppe	Alter (LT)	Kapillardichte (Kapillaren/mm <sup>2</sup> )		Differenz
		OW	s	
2	7.	1046,66	390,16	979,52
3	14.	689,47	185,92	761,93
4	21.	634,74	215,25	636,19
5	28.	479,73	105,39	551,30
6	56.	386,32	68,00	374,10
7	84.	316,84	15,75	294,92
8	112.	396,96	18,50	251,23
9	140.	259,80	35,95	224,39
10	168.	217,73	32,36	206,75
11	196.	166,04	27,94	194,59
12	252.	122,27	17,97	179,56
13	280.	114,22	21,76	174,79

Parameter der Wachstumsfunktion (3):  $A = 155,6783$ ;  $k = 0,30953$ ;  $p = 0,47668$ ;  $W_0 = 1\,950,116$ ;  $SAQ = 45\,887,89$ ;  $SF = 71,40486$ ;  $B = 0,9451675$ .



Tabelle 2: Originalwerte (OW) und Approximation (AW) der Kapillardichte im M. pectoralis der Ente vom 23. bis 165. LT

Gruppe	Alter (LT)	Kapillardichte (Kapillaren/mm <sup>2</sup> )		Differenz
		OW	s AW	
4	23.	(382,72	143,69)	—
5	30.	(935,00	224,34)	—
6	37.	1892,00	438,48	1942,96
7	44.	1743,00	406,67	1499,57
8	57.	902,22	158,24	983,63
9	71.	659,89	258,70	721,09
10	85.	565,03	153,79	613,86
11	112.	525,92	58,46	561,42
12	165.	568,59	121,40	555,11

(Die Angaben in Klammern für die 4. und 5. Altersgruppe entsprechen nicht der geforderten statistischen Sicherheit.)

Parameter der Wachstumsfunktion (3):  $A = 555,0688$ ;  $k = 0,006975143$ ;  $p = 1,456343$ ;  $W_0 = 5\,860,201$ ;  $SAQ = 76\,054,66$ ;  $SF = 137,89$ ;  $B = 0,96326$ ;  $t_w = 13,63559$ ;  $W_w = 4\,433,094$ ;  $\bar{W}_w = -129,7861$ .

im M. pectoralis der Pute erreicht werden. Die schlechte Anpassung an den Kapillar-Faser-Quotienten beim Schwein ist auf den oszillierenden Verlauf der Originalwerte zurückzuführen. Auf Grund des transversalen Untersuchungsmodus, des langen Untersuchungszeitraumes, der geringen Tieranzahl pro Altersgruppe und der relativ großen Zeitabstände zwischen den Untersuchungsterminen zwischen 58. und 1075. LT waren hier eher als bei den anderen Spezies Abweichungen zu erwarten.

Die kritische Betrachtung einer angewendeten Wachstumsfunktion verlangt auch zu prüfen, inwieweit der errechnete Kurvenverlauf noch den biologischen Sachverhalt

Tabelle 3: Originalwerte (OW) und Approximation (AW) der Kapillardichte im M. semitendinosus der Ratte vom 6. bis 250. LT

Gruppe	Alter (LT)	Kapillardichte (Kapillaren/mm <sup>2</sup> )		Differenz
		OW	s AW	
3	6.	1640,74	340,35	1669,09
4	10.	1542,77	374,75	1495,95
5	20.	937,06	83,03	965,75
6	30.	559,17	104,84	559,33
7	40.	385,51	68,15	361,03
8	50.	293,56	66,04	293,53
9	60.	299,56	26,81	276,85
10	70.	265,52	33,18	273,80
11	80.	283,66	46,26	273,38
12	90.	310,05	59,03	273,33
13	100.	275,83	43,49	273,33
14	120.	262,91	33,14	273,33
15	140.	289,95	39,29	273,33
16	160.	259,24	38,16	273,33
17	190.	249,19	24,86	273,33
18	250.	227,28	30,40	273,33

Parameter der Wachstumsfunktion (3):  $A = 273,3275$ ;  $k = 0,002967957$ ;  $p = 1,861657$ ;  $W_0 = 1\,790,467$ ;  $SAQ = 9\,749,057$ ;  $SF = 27,93848$ ;  $B = 0,9969171$ ;  $t_w = 15,06505$ ;  $W_w = 1\,228,353$ ;  $\bar{W}_w = -54,62338$ .

Tabelle 4 : Originalwerte (OW) und Approximation (AW) der Kapillardichte im M. longissimus des Schweines vom 7. bis 1218. LT

Gruppe	Alter (LT)	Kapillardichte (Kapillaren/mm <sup>2</sup> )			Differenz
		OW	s	AW	
2	7.	797,50	147,59	814,94	-17,4404
3	14.	670,93	70,90	718,10	-47,1664
4	21.	688,75	97,23	644,82	43,9320
5	58.	536,32	80,15	418,46	117,8606
6	90.	205,83	24,73	317,98	-112,1534
7	120.	175,91	32,69	259,32	-83,4066
8	180.	198,21	32,60	193,13	5,0780
9	270.	183,08	36,30	150,20	32,8755
10	634.	181,25	24,46	120,23	61,0241
11	1075.	86,37	19,95	118,57	-32,2044
12	1218.	107,27	11,16	118,52	-11,2512

Parameter der Wachstumsfunktion (3): A = 118,4838; k = 0,05354481; p = 0,7368556; W<sub>0</sub> = 990,3458; SAQ = 43 879,26; SF = 74,06017; B = 0,9383352.

widerspiegelt (FANGHÄNEL et al., 1979). In den vorliegenden Untersuchungen stimmt der errechnete Anfangswert W<sub>0</sub> für die Kapillardichte nicht mit den tatsächlichen Verhältnissen im Muskel überein. Die Extrapolation von gegebenen Meßwerten älterer Zeitpunkte auf t<sub>0</sub>, entsprechend der verwendeten Funktion, liefert wesentlich höhere Kapillardichten zur Geburt bzw. zum Schlupf als real vorhanden. Entgegen dem simulierten rapiden Abfall der Kapillardichte in den ersten Lebenstagen kommt es tatsächlich im M. pectoralis der Ente – und wahrscheinlich auch in den anderen untersuchten Muskeln – zu einem Anstieg oder zumindest wesentlich langsameren Abfall der Kapillaranzahl/mm<sup>2</sup>. Ebenso wird die Kapillaranzahl pro Faser, bedingt durch die niedrigere Kapillardichte bei Schlupf bzw. Geburt, wesentlich unter dem errechneten und in Abbildung 4 berücksichtigten W<sub>0</sub> Wert liegen.

Tabelle 5: Originalwerte (OW) und Approximation (AW) der Faserdichte im M. pectoralis der Pute vom 1. bis 280. LT

Gruppe	Alter (LT)	Faserdichte (Fasern/mm <sup>2</sup> )		AW	Differenz
		OW	s		
1	1.	38 208,00	4165,12	38 209,89	-1,8867
2	7.	8 286,32	383,89	8 210,31	76,0068
3	14.	3 721,05	827,18	3 977,88	-256,8274
4	21.	2 582,11	523,98	2 288,86	293,2461
5	28.	1 262,89	219,82	1 462,83	-199,9410
6	56.	747,90	149,49	487,15	260,7470
7	84.	434,74	44,40	322,31	112,4333
8	112.	432,57	20,31	282,21	150,3589
9	140.	282,00	30,94	270,35	11,6536
10	168.	214,55	35,80	266,36	-51,8052
11	196.	172,08	38,41	264,88	-92,8024
12	252.	113,46	18,58	264,05	-150,5943
13	280.	113,38	16,90	263,95	-150,5668

Parameter der Wachstumsfunktion (3): A = 263,8513; k = 0,5137527; p = 0,5719178; W<sub>0</sub> = 38 209,89; SAQ = 357 729,6; SF = 189,1374; B = 0,999726.

Tabelle 6: Originalwerte (OW) und Approximation (AW) der Faserdichte im *M. pectoralis* der Ente vom 1. bis 165. LT

Gruppe	Alter (LT)	Faserdichte (Fasern/mm <sup>2</sup> )		AW	Differenz
		OW	s		
1	1.	54 080,00	11 973,30	54 087,78	-7,7773
2	9.	31 150,00	14 042,06	31 527,72	-377,7188
3	15.	22 148,57	10 439,78	20 727,82	1420,7480
4	23.	10 144,27	2 534,87	11 608,80	-1464,5330
5	30.	5 900,00	124,00	7 011,42	-1111,4170
6	37.	5 442,00	1 018,66	4 347,38	1094,6190
7	44.	4 288,00	1 073,55	2 839,93	1448,0720
8	57.	1 314,50	223,92	1 595,14	-280,6438
9	71.	1 150,92	230,56	1 181,96	-31,0363
10	85.	941,94	177,27	1 066,51	-124,5659
11	112.	712,69	167,54	1 027,67	-314,9808
12	165.	773,12	122,72	1 024,69	-251,5735

Parameter der Wachstumsfunktion (3):  $A = 1\,024,68$ ;  $k = 0,04531877$ ;  $p = 1,139083$ ;  $W_0 = 54\,087,78$ ;  $SAQ = 9\,094\,206,0$ ;  $SF = 1\,005,22$ ;  $B = 0,9969566$ ;  $t_w = 2,387171$ ;  $W_w = 47\,988,66$ ;  $\bar{W}_w = -2\,736,249$ .

Beachtung verdienen auch die Abweichungen zwischen den asymptotischen Endwerten A und den jeweils letzten Originalwerten. Da die Untersuchungen bei allen Spezies bis auf Zeiträume ausgedehnt wurden, in denen nach Literaturangaben das Körpermasse- bzw. Muskelfaserwachstum im wesentlichen abgeschlossen ist (EISEN, 1974, SALOMON et al., 1983, ANGER, 1987, SALOMON et al., 1987), wäre zu erwarten, daß der oder die jeweils letzte(n) Meßwert(e) mit dem Endwert der Funktion etwa deckungsgleich ist/sind. Das trifft für den Kapillar-Faser-Quotienten aller Spezies und die Kapillardichte bei Ente und Schwein zu.

Tabelle 7: Originalwerte (OW) und Approximation (AW) der Faserdichte im *M. semitendinosus* der Ratte vom 6. bis 250. LT

Gruppe	Alter (LT)	Faserdichte (Fasern/mm <sup>2</sup> )		AW	Differenz
		OW	s		
3	6.	4609,88	810,36	4718,49	-108,6104
4	10.	4108,88	1143,37	3904,94	203,9434
5	20.	1689,90	326,10	1895,76	-205,8552
6	30.	899,34	217,73	769,42	129,9189
7	40.	472,40	110,94	378,75	93,2531
8	50.	353,63	58,92	286,30	67,3264
9	60.	303,75	49,47	270,68	33,0708
10	70.	319,01	51,56	268,74	50,2699
11	80.	254,20	30,61	268,56	-14,3601
12	90.	284,84	72,89	268,55	16,2926
13	100.	239,63	38,00	268,55	-28,9167
14	120.	244,05	50,25	268,55	-24,4967
15	140.	239,01	51,26	268,55	-29,5367
16	160.	222,22	45,56	268,55	-46,3267
17	190.	213,87	32,82	268,55	-54,6767
18	250.	187,19	22,45	268,55	-81,3567

Parameter der Wachstumsfunktion (3):  $A = 268,5467$ ;  $k = 0,006183599$ ;  $p = 1,743359$ ;  $W_0 = 5\,390,028$ ;  $SAQ = 144\,029,1$ ;  $SF = 105,2576$ ;  $B = 0,9950997$ ;  $t_w = 11,34002$ ;  $W_w = 3\,612,15$ ;  $\bar{W}_w = -219,1793$ .

Tabelle 8: Originalwerte (OW) und Approximation (AW) der Faserdichte im *M. longissimus* des Schweines vom 1. bis 1218. LT

Gruppe	Alter (LT)	Faserdichte (Fasern/mm <sup>2</sup> )		AW	Differenz
		OW	s		
1	1.	3950,00	494,63	3926,20	23,8040
2	7.	1629,16	267,98	1940,92	-311,7612
3	14.	1656,53	527,11	1501,90	154,6265
4	21.	1543,75	55,98	1242,01	301,7367
5	58.	678,40	87,88	652,49	25,9091
6	90.	306,87	28,11	453,06	-146,1871
7	120.	258,86	58,13	346,89	-88,0281
8	180.	120,83	19,80	231,45	-110,6233
9	270.	134,01	33,33	153,56	-19,5477
10	634.	203,33	35,99	80,53	122,7971
11	1075.	80,49	15,40	69,13	11,3616
12	1218.	104,37	10,54	68,03	36,3375

Parameter der Wachstumsfunktion (3):  $A = 65,88802$ ;  $k = 0,2987564$ ;  $p = 0,453548$ ;  $W_0 = 3\,926,196$ ;  $SAQ = 271\,655,2$ ;  $SF = 173,7352$ ;  $B = 0,9814129$ .

Es fällt auf, daß die Originalwerte der Kapillardichte bei Pute und Ratte geringfügig, die der Faserdichte bei Pute, Ente und Ratte erheblich kleiner sind als die approximierte Werte. Nur beim Schwein liegt der theoretische Endwert der Faserdichte unter dem realen Meßwert.

Da die Abweichungen bei Pute, Ente und Ratte alle gleichsinnig verlaufen, liegt der Schluß nahe, daß ab einem bestimmten Entwicklungszeitpunkt andere Einflußfaktoren auf die Kapillar und Faserdichte gegenüber den altersabhängigen Veränderungen dominieren. Der Kurvenverlauf der Wachstumsfunktion wird hauptsächlich durch die eng anliegenden Meßpunkte zu Wachstumsbeginn und den Zeitraum mit intensivstem Wachstum geprägt und daraus der theoretische Endwert errechnet. Durch die konkreten

Tabelle 9: Originalwerte (OW) und Approximation (AW) des Kapillar-Faser-Quotienten sowie Rechenwerte der Diffusionsdistanz (R) nach Gleichung (2) im *M. pectoralis* der Pute vom 7. bis 280. LT

Gruppe	Alter (LT)	Kapillar-Faser-Quotient		Differenz	R ( $\mu$ m)
		OW	AW		
2	7.	0,13	0,134882	-0,008570	19,16
3	14.	0,19	0,193041	-0,007753	23,61
4	21.	0,25	0,256608	-0,010787	24,61
5	28.	0,38	0,321637	0,058245	28,31
6	56.	0,52	0,562400	-0,045898	31,54
7	84.	0,73	0,744204	-0,015306	34,83
8	112.	0,92	0,866109	0,051575	31,12
9	140.	0,92	0,941912	-0,020593	38,47
10	168.	1,01	0,986465	0,028351	42,02
11	196.	0,96	1,011485	-0,046607	48,12
12	252.	1,08	1,032064	0,045522	56,07
13	280.	1,01	1,035643	-0,028188	58,01

Parameter der Wachstumsfunktion (8):  $A = 1,038985$ ;  $k = 0,003509169$ ;  $p = 1,310288$ ;  $W_0 = 0,09333507$ ;  $SAQ = 0,01490998$ ;  $SF = 0,04070214$ ;  $B = 0,9895869$ ;  $t_w = 24,88997$ ;  $W_w = 0,2927328$ ;  $W_w = 0,009303058$ .

Tabelle 10: Originalwerte (OW) und Approximation (AW) des Kapillar-Faser-Quotienten sowie Rechenwerte der Diffusionsdistanz (R) nach Gleichung (2) im M. pectoralis der Ente vom 23. bis 165. LT

Gruppe	Alter (LT)	Kapillar-Faser-Quotient		Differenz	R ( $\mu\text{m}$ )
		OW	AW		
4	23.	(0,04	—	—	31,69)
5	30.	(0,16	—	—	20,39)
6	37.	0,35	0,356952	-0,009286	14,25
7	44.	0,41	0,395742	0,010741	14,85
8	57.	0,69	0,475285	0,211115	20,64
9	71.	0,57	0,559685	0,013674	24,14
10	85.	0,60	0,630600	-0,030742	26,08
11	112.	0,74	0,712561	0,025375	27,04
12	165.	0,74	0,745119	-0,009670	26,00

(Die Angaben in Klammern für die 4. und 5. Altersgruppe entsprechen nicht der geforderten statistischen Sicherheit.)

Parameter der Wachstumsfunktion (8):  $A = 0,745909$ ;  $k = 0,00006305279$ ;  $p = 2,258304$ ;  $W_0 = 0,2615433$ ;  $SAQ = 0,002074568$ ;  $SF = 0,02629682$ ;  $B = 0,984347$ ;  $t_w = 55,90636$ ;  $W_w = 0,4684564$ ;  $\dot{W}_w = 0,006244723$ .

Haltungsbedingungen, die motorische Belastung des Muskels, züchterische Einflüsse oder den muskelspezifisch unterschiedlichen Einbau von Reservestoffen im Alter kann es, besonders bei transversalem Untersuchungsmodus, zu abweichenden Meßwerten kommen. Ist der asymptotische Endwert der Wachstumsfunktion größer als die Originalwerte zu Versuchsende, so bedeutet das für die Faserdichte, daß die Fasern größer sind, als durch den Wachstumsverlauf früherer Altersabschnitte determiniert ist. Primär

Tabelle 11: Originalwerte (OW) und Approximation (AW) des Kapillar-Faser-Quotienten sowie Rechenwerte der Diffusionsdistanz (R) nach Gleichung (2) im M. semitendinosus der Ratte von 6. bis 250. LT

Gruppe	Alter (LT)	Kapillar-Faser-Quotient		Differenz	R ( $\mu\text{m}$ )
		OW	AW		
3	6.	0,36	0,344320	0,011598	15,31
4	10.	0,38	0,397827	-0,022355	15,78
5	20.	0,55	0,532824	0,021682	20,25
6	30.	0,62	0,656889	-0,035133	26,22
7	40.	0,82	0,764536	0,051531	31,58
8	50.	0,83	0,854950	-0,024817	36,19
9	60.	0,99	0,929216	0,056990	35,82
10	70.	0,83	0,989198	-0,156873	38,05
11	80.	1,12	1,036991	0,078902	36,81
12	90.	1,09	1,074640	0,013866	35,21
13	100.	1,15	1,104011	0,047055	37,33
14	120.	1,08	1,144160	-0,065881	38,24
15	140.	1,21	1,167509	0,045620	36,41
16	160.	1,17	1,180757	-0,014165	38,51
17	190.	1,17	1,190426	-0,025279	39,28
18	250.	1,21	1,195751	0,018416	41,13

Parameter der Wachstumsfunktion (8):  $A = 1,196607$ ;  $k = 0,008579794$ ;  $p = 1,213668$ ;  $W_0 = 0,2774896$ ;  $SAQ = 0,04983902$ ;  $SF = 0,06191745$ ;  $B = 0,9618066$ ;  $t_w = 12,05465$ ;  $W_w = 0,4258583$ ;  $\dot{W}_w = 0,01366149$ .

Tabelle 12: Originalwerte (OW) und Approximation (AW) des Kapillar-Faser-Quotienten sowie Rechenwerte der Diffusionsdistanz (R) nach Gleichung (2) im M. longissimus des Schweines vom 7. bis 1218. LT

Gruppe	Alter (LT)	Kapillar-Faser-Quotient		Differenz	R ( $\mu\text{m}$ )
		OW	AW		
2	7.	0,49	0,402843	0,086673	21,95
3	14.	0,41	0,416201	-0,011180	23,94
4	21.	0,45	0,436017	0,010137	23,62
5	58.	0,79	0,611212	0,179354	26,77
6	90.	0,67	0,795867	-0,125127	43,21
7	120.	0,68	0,947092	-0,267535	46,75
8	180.	1,64	1,127600	0,512804	44,04
9	270.	1,37	1,194653	0,171514	45,80
10	634.	0,89	1,200000	-0,308592	46,05
11	1075.	1,07	1,200000	-0,126947	66,71
12	1218.	1,03	1,200000	-0,172214	59,86

Parameter der Wachstumsfunktion (8):  $A = 1,2$ ;  $k = 0,0001991484$ ;  $p = 1,81$ ;  $W_0 = 0,39745$ ;  $SAQ = 0,5605235$ ;  $SF = 0,2646987$ ;  $B = 0,6332647$ ;  $t_w = 71,07699$ ;  $W_w = 0,6869977$ ;  $\bar{W}_w = 0,005846221$ .

wird die Faserdichte beeinflusst, sekundär aber auch die Kapillardichte. Beim Schwein hingegen liegt der Meßwert der Faserdichte über dem theoretischen Endwert. Der Muskel des adulten Tieres besitzt kleinere Fasern und/oder weniger Speichergewebe als zu erwarten ist. Der transversale Untersuchungsmodus macht sich deutlich bemerkbar, bis zum 270. LT handelte es sich um Masttiere, danach wurden abgesäugte Sauen für die Untersuchungen genutzt.

Eine andere Erklärung für die systematischen Abweichungen zwischen Original- und approximierten Werten der Faserdichte bei Pute, Ente und Ratte gegen Ende des Untersuchungszeitraumes wäre das Vorliegen von Wachstumsphasen. Aus dem Verlauf der Originalwerte läßt sich bei diesen Tierarten ein kurzzeitiger Abfall der Faserdichte erkennen, und zwar zwischen 84. und 168. LT bei der Pute, zwischen 44. und 57. LT bei der Ente und 70. und 100. LT bei der Ratte. Ein vom einphasigen Verlauf der e-Funktion abweichender, biphasischer Gang der Wachstumsgröße wäre die Folge. Aus den vorliegenden Untersuchungen läßt sich eine derartige Entwicklung nicht beweisbar ableiten. Dazu sind wesentlich dichter gelegene Beobachtungen in den betreffenden Zeiträumen bei möglichst longitudinalem Untersuchungsmodus erforderlich.

Insgesamt kann der JANOSCHEK-Funktion außer für den Kapillar-Faser-Quotienten im M. longissimus des Schweines eine gute Anpassung an die Meßwertverläufe der einzelnen Parameter bescheinigt werden. Sie beschreibt den altersabhängigen Verlauf der Wachstumsgrößen in ausreichendem Maße und kann als Grundlage für vergleichende Betrachtungen zwischen den Spezies dienen. Dabei ist zu beachten, daß die Anwendung der Funktion für die Kapillardichte auf Entwicklungsabschnitte beschränkt bleibt, in denen die Kapillaranzahl pro  $\text{mm}^2$  im Trend wirklich abfällt, und daß es gegen Wachstumsende aus verschiedenen Gründen zu systematischen Abweichungen zwischen Abweichungen zwischen Original- und approximierten Werten kommen kann.

Vergleichbare Originalwerte zur Kapillardichte in den untersuchten Altersabschnitten sind selten. Die detaillierteste Aufstellung von 10 Einzeldaten zwischen 6. LT und 20. LM liegt von WELT et al. (1978) für den M. triceps brachii der Ratte vor. Am 11. LT beträgt die Kapillardichte dieses Muskels 1782 Kapillaren/ $\text{mm}^2$  und liegt damit etwas über dem hier ermittelten Wert. Im weiteren Wachstumsverlauf fällt sie im M. triceps brachii langsamer ab als im M. semitendinosus, die Werte für das adulte Tier (224 Kapillaren/ $\text{mm}^2$  im 12. LM und 256 im 20. LM) unterscheiden sich dann aber nur noch gering-

fügig vom errechneten Endwert am 250. LT ( $227,28 \text{ Kapillaren/mm}^2$ ). Die Kapillardichte im adulten *M. gracilis* der Ratte stimmt mit  $240 \text{ Kapillaren/mm}^2$  (HONIG et al., 1970) weitestgehend mit der im *M. semitendinosus* überein. Andere Gliedmaßenmuskeln besitzen zum Teil erheblich mehr Kapillaren pro Flächeneinheit. Das kann einerseits bei übereinstimmenden Angaben mehrerer Autoren muskeltypisch sein, z. B.  $500\text{--}560 \text{ Kapillaren/mm}^2$  im *M. soleus* (SILLAU/BANCHERO, 1977; RIPOLL et al., 1979; MRAZKOVA et al., 1986), andererseits aber auch Ausdruck unterschiedlicher Untersuchungsmethoden und Haltungsbedingungen der Versuchstiere sein. Für das Schwein und die beiden Vogelspezies konnten in der Literatur keine Datenreihen zur Entwicklung der Kapillardichte gefunden werden. Umfassende Untersuchungen zur Kapillarisation des adulten Skelettmuskels beim Vogel stellten ASMUSSEN et al. (1969) sowie WAPPLER (1973) für das Huhn an. Im Vergleich zu unseren Ergebnissen ordnet sich der *M. pectoralis* des Huhnes mit  $340 \text{ Kapillaren/mm}^2$  zwischen Pute und Ente ein. Diese Reihenfolge korreliert mit den Unterschieden in der Muskelphysiologie.

Der Vergleich der Wachstumskurven aller 4 Spezies zeigt die deutlich höhere Kapillardichte im *M. pectoralis* der Ente nach dem 37. LT. Der asymptotische Endwert von  $555,07 \text{ Kapillaren/mm}^2$  läßt auf einen hohen Nährstoff- und Sauerstoffbedarf des Gewebes mit hoher Stoffwechselaktivität schließen. Die Endwerte für Pute und Schwein liegen am niedrigsten ( $155,68$  bzw.  $118,48 \text{ Kapillaren/mm}^2$ ). Sie sind Ausdruck für den hohen Anteil glykolytischer Fasern in den Muskeln und damit für relative Sauerstoffunabhängigkeit. Diese Umstellung des Muskelstoffwechsels vom aeroben auf den überwiegend oder vollständig anaeroben Typ unter züchterischem Einfluß vermindert jedoch auch die Fähigkeit des Muskels zur Anpassung an plötzliche Belastungen (GRUSCHWITZ, 1980).

Den schnellsten Abfall der Kapillardichte zeigen im Untersuchungszeitraum Ente und Ratte. Das führt im *M. semitendinosus* der Ratte dazu, daß die Kapillardichte zwischen dem 32. und 95. LT unter die bei Pute und Schwein absinkt, da in deren Muskeln ein wesentlich langsamerer Abfall zu verzeichnen ist. Das bedeutet, daß der *M. semitendinosus* der Ratte im genannten Zeitraum relativ schlechter mit Kapillaren versorgt ist, erst ab dem 4. LM besitzt er eine, seiner Fasertypenkomposition und Funktion entsprechende, höhere Kapillardichte als der *M. pectoralis* der Pute und der *M. longissimus* des Schweines. Im Kurvenverlauf der Kapillardichte bei Ente und Ratte befindet sich ein Wendepunkt. Dieser liegt im *M. pectoralis* der Ente am 4. LT in dem Zeitraum, für den die Wachstumsfunktion in der vorliegenden Form nicht anwendbar ist. Der Wendepunkt der Wachstumskurve für den *M. semitendinosus* der Ratte am 15. LT ordnet sich mit  $W_w = 1228,35 \text{ Kapillaren/mm}^2$  etwa in die Datenfolge bei WELT et al. (1978) ein. Der von den Autoren festgestellte glockenförmige Wachstumstyp wird angedeutet, ohne daß in den eigenen Untersuchungen post natum ein echtes Maximum gefunden werden konnte. Im Wendepunkt wird ein konvexes Kurvenstück von einem konkaven abgelöst, die  $W$  ist bis zum Wendepunkt monoton fallend und steigt danach wieder an. Die maximale  $W$  liegt mit  $-54,62 \text{ Kapillaren/mm}^2$  im Wendepunkt vor und damit im von EISEN (1976) determinierten Zeitraum maximalen Körpermassezuwachses bei der Ratte.

Auf eine gesonderte Approximation der Diffusionsdistanz wurde verzichtet, da diese sowohl aus den Original- als auch aus den approximierten Werten der Kapillardichte nach den Gleichungen (1) und (2) berechnet werden kann. Interessant ist ein Vergleich zwischen gemessenem mittleren Faserdurchmesser und errechneter mittlerer Diffusionsdistanz, der in gewissem Umfang eine Einschätzung der Stoffwechselsituation im Gewebe erlaubt. Ein steigender Faserdurchmesser erhöht indirekt die Diffusionsdistanz und verschlechtert die Bedingungen für den zellulären Austausch. DÄMMRICH (1978) benennt eine kritische Muskelfaserdicke von  $70\text{--}80 \mu\text{m}$ , oberhalb der im *M. longissimus* des Schweines in Verbindung mit Belastungsfaktoren und eingeschränkter Sauerstoffdiffusion mit Myopathien zu rechnen ist. Dem zugrunde gelegten hexagonalen Fasermodell entsprechend heißt das, daß bei einem Kapillar-Faser-Verhältnis von  $1 : 1$  eine mittlere Diffusionsdistanz von  $35\text{--}40 \mu\text{m}$  gerade noch ausreicht, um die in den Kapillarmaschen liegenden Fasern bis ins Zentrum hinein zu mit Nährstoffen und Sauerstoff zu versorgen

und von Abprodukten zu entsorgen. Bei einer weiteren Faservergrößerung oder Erhöhung der Diffusionsdistanz wird das nicht mehr gewährleistet. In unseren Untersuchungen wird der Grenzwert von 40  $\mu\text{m}$  Diffusionsdistanz im *M. longissimus* des Schweines am 133. LT überschritten. Am 634. LT beträgt die Diffusionsdistanz 56,55  $\mu\text{m}$ , der Faserdurchmesser 96  $\mu\text{m}$  (SALOMON et al., 1983). Eine ähnliche Prädisposition zur Stoffwechselsuffizienz liegt bei der Pute vor. Der Faserdurchmesser im *M. pectoralis* steigt bis zum 336. LT auf 84,17  $\mu\text{m}$  an (ANGER, 1987), die Diffusionsdistanz im adulten Muskel beträgt 49,69  $\mu\text{m}$ . In den betreffenden Muskeln von Pute und Schwein wird also die gleichmäßige Versorgung aller Faserregionen sowohl durch den großen Faserdurchmesser als auch die weit voneinander liegenden Kapillaren limitiert.

Im *M. semitendinosus* der Ratte verhält es sich umgekehrt. Der Faserdurchmesser von 79,44  $\mu\text{m}$  am 250. LT bedeutet eine durchschnittliche Entfernung von 39,72  $\mu\text{m}$  zwischen randständiger Kapillare und Faserzentrum. Die mittlere Diffusionsdistanz beträgt zum gleichen Zeitpunkt 37,50  $\mu\text{m}$ . Eine noch günstigere Situation besteht, bedingt durch die hohe Kapillardichte, im *M. pectoralis* der Ente. Bei diesem Vergleich zwischen Diffusionsdistanz und Faserdurchmesser ist zu beachten, daß es sich jeweils um Mittelwerte für den Muskel handelt. Die realanatomischen Kapillarabstände können davon zum Teil stark abweichen. Außerdem bleibt der unterschiedliche Durchblutungsgrad der Kapillaren eines Versorgungsgebietes (funktionelle Kapillardichte) unberücksichtigt.

Der Kapillar-Faser-Quotient gibt an, wieviele Kapillaren im Muskelquerschnitt einer Faser zugeordnet sind. Als Relativwert sagt er, allein betrachtet, nur wenig über die effektive Gefäßversorgung aus. Das zeigt sich z. B. daran, daß der adulte *M. pectoralis* der Ente, der die höchste Kapillardichte aller untersuchten Muskeln besitzt, bedingt durch die hohe Faserdichte mit 0,75 den kleinsten Kapillar-Faser-Quotienten aufweist. Einmalige Aussagen zum Quotienten in einem Muskel ohne Bezugsgrößen haben kaum praktische Bedeutung. Einen Aussagewert besitzt der Parameter bei Verlaufsuntersuchungen zur Entwicklung des Kapillarnetzes. Das können altersabhängige Prozesse oder wie bei MICHEL/SALOMON (1977) die Charakterisierung von Trainingseinflüssen sein.

Ein direkter Beweis für die Gefäßneubildung ist eine steigende Kapillardichte. Die Zunahme eindeutig als Kapillaren identifizierter Gefäße pro Flächeneinheit konnte nur im *M. pectoralis* der Ente für den 23.–37. LT durch Zahlen belegt werden. Sonst wird in allen Muskeln durch das radiale Faserwachstum ein ständiger Abfall der Kapillardichte bedingt, das dabei stattfindende kompensatorische Kapillarwachstum ist nur schwer quantifizierbar. Die Berechnung des Kapillar-Faser-Quotienten bietet eine einfache Möglichkeit, exakte Aussagen zum Umfang der Kapillarneubildung zu treffen. Eine postnatal konstante, absolute Faseranzahl im Muskel wird dabei vorausgesetzt. Im *M. pectoralis* der Ente steigt der Quotient zwischen dem 23. und 37. LT auf das 9,2fache und dann bis Versuchsende nochmals auf das 2,1fache an. Das enorme Potential des Kapillarwachstums in dem Muskel wird deutlich, wenn man vergleicht, daß bei Pute, Ratte und Schwein die Kapillaranzahl pro Faser im gesamten Untersuchungszeitraum lediglich auf das 7,7- bzw. 3,5- und 3fache ansteigt. Im *M. triceps brachii* der Ratte steigt der Quotient zwischen 6. LT und 20. LM auf das 4,3fache des Ausgangswertes an (WELT et al. 1978).

Im Vergleich der Wachstumskurven des Kapillar-Faser-Quotienten besitzt der *M. pectoralis* der Ente ab dem 28. LT den kleinsten Wert und nach dem Schwein den flachsten Kurvenverlauf. Den steilsten Anstieg zeigt der *M. semitendinosus* der Ratte, der Wert von 1,0 Kapillaren pro Faser wird am 72. LT überschritten, bei Schwein und Pute erst am 133. bzw. 181. LT. Alle 4 Wachstumskurven besitzen einen Wendepunkt. Die absolut höchste Wachstumsgeschwindigkeit für den Kapillar-Faser-Quotienten liegt im *M. semitendinosus* der Ratte am 12. LT vor. Trotz der deutlichen Unterschiede in Kapillar- und Faserdichte differiert der asymptotische Endwert des Quotienten in den Muskeln von Ratte und Schwein nur unwesentlich. Im Durchschnitt versorgen sowohl im *M. semitendinosus* der Ratte als auch im *M. longissimus* des Schweines je 6 Kapillaren die Fläche von 5 Fasern. Aus dem Vergleich wird erneut deutlich, daß der Kapillar-Faser-



Quotient, isoliert von anderen Größen, keinen realen Eindruck über die Blutversorgung des Gewebes vermittelt. Die Diffusionsdistanz ist im *M. longissimus* des Schweines etwa 1,5mal so groß wie im *M. semitendinosus* der Ratte.

Wachstumsreihen zur Faserdichte sind in der Literatur kaum zu finden. Angaben zum *M. triceps brachii* der Ratte liegen ebenfalls von WELT et al. (1978) vor. Der Wert am 6. LT beträgt mit 4000 Fasern/mm<sup>2</sup> etwas weniger als die Faserdichte im *M. semitendinosus*. Im weiteren liegt sie dann bis zum 20. LT immer über dem altersparallelen Meßwert der eigenen Untersuchungen. Die Angaben von FINGER (1986) zum *M. longissimus* des Schweines lassen sich mit 310,5 Fasern/mm<sup>2</sup> am 70. LT, 191,6 am 150. LT und 165,1 am 200. LT etwa unserem Meßwertverlauf zuordnen. Die im *M. pectoralis superficialis* des adulten Huhnes von WAPPLER (1973) ermittelte Faserdichte von 418 Fasern/mm<sup>2</sup> nimmt einen Mittelwert zwischen Pute und Ente ein.

Die Wachstumskurven der Faserdichte der beiden Vogelarten zeigen einen ähnlich starken Abfall. Der *M. pectoralis* der Ente besitzt aber je nach Alter zwischen 1,4- und 3,8mal mehr Fasern pro mm<sup>2</sup> als der der Pute, und die Kurve verfügt über einen Wendepunkt am 2. LT. In diesem Ergebnis spiegeln sich die unterschiedliche Funktion und Fasertypenkomposition der Muskeln wider. Bei der Ente handelt es sich um einen ehemaligen, stark beanspruchten Flugmuskel mit gemischter Fasertypenkomposition und durchschnittlich kleinen Fasern; bei der weitestgehend flugunfähigen Pute handelt es sich um einen, nach dem 3. LM ausschließlich aus FTG-Fasern bestehenden (ANGER, 1987), großfasrigen Muskel. Die Transformation zum weißen Fasertyp stellt nach SALOMON et al. (1981) einen Übergang aus relativer Abhängigkeit zur relativen Unabhängigkeit vom Blutfluß dar und korreliert mit der im *M. pectoralis* der Pute gefundenen niedrigen Kapillardichte. Ähnlich verhält es sich beim Vergleich der Muskeln von Ratte und Schwein. Während der *M. semitendinosus* der männlichen Ratte als stark beanspruchter Laufmuskel im adulten Zustand 55,2 % oxidative und 44,8 % glykolytische Fasern enthält, setzt sich der *M. longissimus* weiblicher Schweine am 1800. LT aus 26,5 % oxidativen und 73,5 % glykolytischen Fasern zusammen (SALOMON et al., 1983; GERCKE et al., 1989). Die Ratte (268,55 Fasern/mm<sup>2</sup>) besitzt gegenüber dem Schwein (65,88 Fasern/mm<sup>2</sup>) die höhere Faserdichte. Die asymptotischen Endwerte der Faserdichte bei Ratte und Pute differieren trotz unterschiedlicher Fasertypenkomposition hingegen kaum. Die Literaturangaben zur Faserdicke der betreffenden Muskeln unterscheiden sich ebenfalls nur wenig: *M. pectoralis* der Pute am 336. LT 84,17 µm (ANGER, 1987) und *M. semitendinosus* der Ratte am 250. LT 79,44 µm (GERCKE et al., 1989).

### Zusammenfassung

Im *M. pectoralis* von Pute und Ente, *M. semitendinosus* der Ratte und *M. longissimus* des Schweines wurden zwischen Schlupf bzw. Geburt und adultem Status anhand histologischer Muskelquerschnittspräparate die Kapillar- und Faserdichte bestimmt und der Kapillar-Faser-Quotient sowie die mittlere Diffusionsdistanz errechnet. An die Datenfolgen der Originalwerte wurde die JANOSCHEK-Funktion zur Beschreibung organismischen Wachstums approximiert. Die Kapillar- und Faserdichte fällt in den Muskeln asymptotisch ab, die Diffusionsdistanz wird größer.

Der steigende Kapillar-Faser-Quotient ist Ausdruck einer Kapillarneubildung. Die beste Kapillarversorgung besitzt der *M. pectoralis* der Ente, die geringste Kapillardichte, somit die größte Diffusionsdistanz, weist der *M. longissimus* des adulten Schweines auf.

### Résumé

#### Modifications quantitatives du réseau capillaire de muscles sélectionnés de dindes, de canards, de rats et de porcs pendant le développement post-natal

La densité des capillaires et des fibres musculaires, la ratio des capillaires sur les fibres et la distance de diffusion moyenne furent déterminés sur des coupes histologiques du *M. pectoralis* de dindes et de canards, du *M. semitendinosus* de rats et du *M. longissimus* de porcs, entre l'éclosion ou la naissance et la maturité. Les données furent analysées en utilisant la courbe de croissance de JANOSCHEK. La densité des capillaires et des fibres diminue de manière asymptotique, la distance de

diffusion augmente. Le M. longissimus du cochon adulte présente la densité capillaire la plus faible, résultant dans la distance de diffusion la plus grande. La densité capillaire la plus forte fut trouvée dans le M. pectoralis des canards.

### Resumen

#### Variaciones cuantitativas del riego capilar en músculos concretos de pavo, pato, rata y cerdo durante el desarrollo prenatal

Mediante cortes transversales histológicos del músculo pectoral de pavos y patos, del músculo semitendinoso de ratas y del músculo longísimo de cerdos, estudiados entre la eclosión o el nacimiento y el estado adulto, se determina la capilaridad y densidad de la fibra muscular, la correlación entre capilares y fibras y la distancia media de difusión. Los datos suministrados se analizaron según la curva de desarrollo de JANOSCHEK. La capilaridad y densidad de fibras descendía asintóticamente y aumentaba la distancia de difusión. El músculo longísimo del cerdo adulto presenta el menor grado de densidad capilar y consiguientemente la mayor distancia de difusión. El mayor grado de capilaridad se observó en el músculo pectoral del pato.

### Literaturverzeichnis

- AL HALLAK, M., 1986: Über das Skelettwachstum von Hühnern, Enten und Gänsen anhand longitudinaler postnataler Messungen. Leipzig, Univ., Sekt. Tierprod. u. Vet.-Med., Diss.
- ANDERSEN, P. and, A. J. KROESE, 1978: Capillary supply in soleus and gastrocnemius muscle of man. *Pflügers Arch.* 375, 245–249.
- ANGER, TH., 1987: Wachstumsstudie bei Puten anhand postnataler Messungen und histochemische, histometrische und zytophotometrische Untersuchungen am M. pectoralis superficialis. Leipzig, Univ. Sekt. Tierprod. u. Vet.-Med., Diss.
- AQUIN, L., and N. BANCHERO, 1981: The cytoarchitecture and capillary supply in the skeletal muscle of growing dogs. *J. Anat.* 132, 341–356.
- ASMUSSEN, G., A. KJESSLING und F. WOHLRAB, 1969: Histochemisch differenzierbare Sorten von Muskelfasern im M. latissimus dorsi des Huhnes. *Experientia*, Basel 25, 959–961.
- DÄMMRICH, K., 1978: Wachstumsstörungen bei erhöhten Leistungsanforderungen. *Fortschritte der Veterinärmedizin* 28, 114–119.
- EISEN, E. J., 1976: Results of growth curve analysis in mice and rats. *J. Anim. Sci.* 42, 1008–1023.
- FANGHÄNEL, J., D. TIMM und G.-H. SCHUMACHER, 1974: Zur Anwendung von quantitativen Methoden in der experimentellen Morphologie. *Gegenbaurs morph. Jb.* 125, 669–677.
- FINGER, K. W., 1986: Licht- und elektronenoptische Untersuchungen am Musculus longissimus dorsi und am Herzmuskel von Reinzucht- und Kreuzungsschweinen. Gießen, Univ., Fachbereich Vet.-Med., Diss.
- GERICKE, A., F.-V. SALOMON und U. GILLE, 1989: Entwicklung und Wachstum der Skelettmuskulatur der Haustiere – Modellversuch zum Muskelwachstum an Wistarratten. Leipzig, Univ., Sekt. Tierprod. u. Vet.-Med., Forschungsbericht 3/1989.
- GILLE, U., 1989: Vergleichende Betrachtungen zum postnatalen Wachstum der Körpermasse und ausgewählter Extremitätenmaße verschiedener Haus- und Labortierspezies. Leipzig, Univ., Sekt. Tierprod. u. Vet.-Med., Diss.
- GRUSCHWITZ, F., 1980: Untersuchungen zur Entwicklungsdynamik histologischer Parameter der Skelettmuskulatur des Schweines. Leipzig, Univ. Sekt. Tierprod. u. Vet.-Med., Diss.
- HERMANNSEN, L., and M. WACHTLOVA, 1971: Capillary density of skeletal muscle in well-trained and untrained men. *J. Appl. Physiol.* 30, 860–863.
- HONIG, C. R., J. L. FRIERSON, and J. L. PATTERSON, 1970: Comparison of neural controls of resistance and capillary density in resting muscle. *Am. J. Physiol.* 218, 937–942.
- HUDLICKA, O., 1984: Development of microcirculation; Capillary growth and adaption. In: RENKIN, E. M., C. C. MICHEL, (Hrsg.): *Handbook of physiology. Section 2: The cardiovascular system IV.* Am. Physiol. Soc., Bethesda 1984, 165–216.
- HUDLICKA, O., A. J. A. WRIGHT, and A. M. A. R. ZIADA, 1986: Angiogenesis in the heart and skeletal muscle. *Can. J. Cardiol.* 2, 120–123.
- JANOSCHEK, A., 1957: Das reaktionskinetische Grundgesetz und seine Beziehungen zum Wachstums- und Ertragsgesetz. *Stat. Vjschr.*, Wien 10, 25–37.
- KOCH, F., 1977: Über die Entwicklung der Skelettmuskulatur des Ferkels in der Neugeborenenphase. München, Univ., Fachbereich Tiermed., Diss.
- KROGH, A., 1929: *Anatomie und Physiologie der Capillaren.* Berlin. Springer.

- MERMOD, L., H. HOPPELER, S. R. KAYAR, R. STRAUB, and E. R. WEIBEL, 1988: Variability of fiber size, capillary density and capillary length related to horse muscle fixation procedures. *Acta Anat.* **133**, 89–95.
- MICHEL, G., und F.-V. SALOMON, 1977: Quantitative Untersuchungen zum Einfluß motorischen Trainings auf die Muskelfasern und Kapillaren einiger Skelettmuskeln des Schweines. *Verh. Anat. Ges.* **71**, 269–273.
- MRAZKOVA, O., M. GRÜN, and B. M. CARLSON, 1986: Enzymatic heterogeneity of the capillary bed of rat skeletal muscles. *Am. J. Anat.* **177**, 141–148.
- PAUL, W., 1975: Ein direktes numerisches Verfahren zur Bestimmung der Parameter nichtlinearer Ausgleichsfunktionen. *Biom. Z.* **17**, 487–500.
- PEIL, J., 1970: Ein Verfahren zur nichtlinearen Approximation und seine Anwendungen auf verschiedene naturwissenschaftliche, technische und medizinische Probleme. Halle-Wittenberg, Habilschrift.
- PFEIFFER, H., G. v. LENDERKEN und G. GEBHARDT, 1984: Wachstum und Schlachtkörperqualität bei landwirtschaftlichen Nutztieren – Schweine. Berlin: Deutscher Landwirtschaftsverlag.
- PORTER, G. A., and P. W. BANKSTON, 1987: Myocardial capillaries in the fetal and the neonatal rat: A morphometric analysis of the maturing myocardial capillary bed. *Am. J. Anat.* **179**, 108–115.
- RIPOLL, E., A. H. SILLAU, and N. BANCHERO, 1979: Changes in the capillarity of skeletal muscle in the growing rat. *Pflügers Arch.* **380**, 153–158.
- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. München, Wien: R. Oldenburg Verlag.
- SAGER, G., 1984: Saisonal-modifizierte Formen der abgewandelten Janoschek-Funktion. *Gegenbaurs morph. Jb.* **130**, 659–669.
- SAGER, G., 1985: Mathematische Behandlung von Wachstumsreihen der Körpermasse bei Puten (♂, ♀). *Anat. Anz.* **160**, 203–213.
- SALOMON, F.-V., TH. KURNOTH und U. GILLE, 1990: Die Kapillarisation des M. pectoralis der Pute (*Meleagris gallopavo*) vom Schlupf bis zum 280. Lebenstag. *Anat. Histol. Embryol.* **19**, 143–153.
- SALOMON, F.-V., G. MICHEL und F. GRUSCHWITZ, 1983: Zur Entwicklung der Fasertypenkomposition und Faserdurchmesser im M. longissimus des Hausschweines (*Sus scrofa domestica*). *Anat. Anz.* **154**, 69–79.
- SALOMON, F.-V., G. MICHEL, B. SALOMON und F. GRUSCHWITZ, 1981: Zur Fasertypisierung an Skelettmuskeln. *Mh. Vet. Med.* **36**, 349–353.
- SALOMON, F.-V., G. SAGER, M. AL HALLAK und H. PINGEL, 1987: Wachstumsspezifische Approximation von 11 Körperdimensionen bei Geflügel, 3. Mitteilung: Analyse der Wachstumsreihen bei Enten. *Arch. Geflügelk.* **51**, 136–141.
- SELIGMANN, A. M., and G. RUTENBERG, 1951: The histochemical demonstration of succinic dehydrogenase. *Science* **133**, 317–320.
- SILLAU, A. H., and N. BANCHERO, 1977: Effect of maturation on capillary density, fiber size and composition in rat skeletal muscle. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* **154**, 461–466.
- SILLAU, A. H., and N. BANCHERO, 1978: Skeletal muscle fiber size and capillarity. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* **158**, 288–291.
- SMITH, D., H. GREEN, J. THOMSON, and M. SHARRATT, 1989: Capillary and size interrelationships in developing rat diaphragma, EDL, and soleus muscle fiber types. *Am. J. Physiol.* **256**, 50–58.
- THEWS, G., 1960: Die Sauerstoffdiffusion im Gehirn. *Pflügers Arch.* **271**, 197–214.
- WAPPLER, K., 1973: Kapillar-Faserrelation verschiedener Hühnermuskeln, eine methodologische und funktionell-anatomische Studie. Berlin, Freie Univ., Inst. f. Vet.-Anat., Histol. u. Embryol., Diss.
- WELT, K., W. SCHELLER, G. SCHIPPEL und K. SCHIPPEL, 1978: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Skelettmuskelkapillaren (M. triceps brachii) weißer Ratten im Alter von 2–20 Monaten. *Z. mikrosk.-anat. Forsch., Leipzig* **92**, 465–478.
- WILLER, H., 1982: Praktische Stichprobenplanung. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag.
- ZIEGAN, J., 1979: Kombinationen enzymhistochemischer Methoden zur Faserdifferenzierung und Beurteilung der Skelettmuskulatur. *Acta histochem.* **63**, 34–40.