

II. LITERATURÜBERSICHT

1. Definition des Pferdehufes (Ungula equi) und seiner Segmente

Der Huf des Pferdes schützt als Modifikation der Oberhaut die mechanisch stark beanspruchten, distalen Teile der Gliedmaßen (ZIETZSCHMANN, 1913).

In der Literatur wird der Huf, ebenso wie die Krallen und die Klauen, im weiteren und im engeren Sinn definiert. Im engeren Sinn besteht er nach GEGENBAUR (1885) sowie HABERMEHL (1984) aus der Hornkapsel, die man nach einer Exungulation erhält.

Die Hornkapsel, Lederhaut, Unterhaut und die zentralen Stützteile werden als Huf im weiteren Sinn definiert (LEISERING und HARTMANN, 1876, ZIETZSCHMANN, 1918), für den auch der Begriff "Zehenendorgan" verwendet wird.

Der Huf besteht aus drei Hauptpartien: der Hornwand, -sohle und -strahl. Die Hornwand, die vom Kron- bis zum Tragrand reicht, ist an der Vorderfläche konvex gewölbt und schlägt sich an den Seitenflächen nach innen und palmar beziehungsweise plantar unter Bildung der Eckstreben um (BOAS, 1881). Sie lässt sich unterteilen in eine Vorderwand, die auch als Zehenrückenteil bezeichnet wird, einen medialen und lateralen Seitenteil sowie einen Trachtenteil. Die Hornsohle liegt auf der Basisfläche des Hufes zwischen dem Tragrand und dem Strahl. Der Strahl weist eine Strahlspitze sowie zwei Strahlschenkel auf. Zwischen diesen Schenkeln liegt die mittlere Strahlfurche, jeweils seitlich dazu befinden sich die beiden seitlichen Strahlfurchen (BUDRAS et al., 1989). Palmar beziehungsweise plantar schließt sich der Ballen an, der in die behaarte Haut übergeht (HABERMEHL, 1996).

ZIETZSCHMANN (1918) gliedert das Zehenendorgan sowohl nach Schichten, als auch nach Segmenten. Nach Schichten wird der Huf des Pferdes eingeteilt in die Epidermis mit ihren bei den Huftieren spezifischen Hornröhrchen und Hornblättchen, der darunterliegenden Dermis mit den Lederhautpapillen beziehungsweise den Lederhautblättchen und der nur in wenigen Segmenten ausgebildeten Subcutis, die als Polster dient. Eine Einteilung nach Segmenten erfolgt in zwei Hauptteile - die dorsale Platte und die palmare beziehungsweise plantare Sohle - und in zwei Nebenteile - den dorsalen Saum und die palmaren beziehungsweise plantaren Ballen.

BRUHNKE (1931) und WILKENS (1963) teilen, ebenso wie BUDRAS et al. (1989), BOLLIGER und GEYER (1992) und BRAGULLA und BUDRAS (1997), das Zehenendorgan der Huf- und Klauentiere in fünf Segmente ein, die abschnittsweise Besonderheiten zeigen. Kurz unterhalb des Haaransatzes liegt das nur wenige Millimeter breite, bis zum Saumfalz reichende Saumsegment (Limbus), das palmar beziehungsweise plantar in den Ballen übergeht. Weiter distal folgt das ca. 15 mm breite Kronsegment (Corona). Im Anschluss daran reicht das Wandsegment (Pariet) bis zum Tragrand (Margo solearis). Zwischen dem Tragrand und dem Strahl liegt das nur bei Equiden dorsalgewölbte Sohlensegment (Solea). Die Basis des keilförmigen Strahls (Cuneus) geht kontinuierlich in den Ballen (Torus unguulae) über. Beide werden zum Strahl- Ballensegment zusammengefasst. HABERMEHL (1996) trennt dagegen Ballen und Strahl in einzelne Segmente, wohingegen FINDEISEN (1922) nur den Strahl als Segment ansieht und den Ballen keinem bestimmten Segment zuordnet. In proximodistaler Richtung lagern sich die verhornten Zellen der drei erstgenannten Segmente übereinander und bilden so die Hufplatte (ZIETZSCHMANN, 1943).

Die zwischen dem Wand- und Sohlensegment bestehende Verbindung wird als Weiße Linie bezeichnet (KROON, 1915). Nach NICKEL (1938) und HABERMEHL (1996) besteht sie aus der zwischen der Sohle und dem pigmentierten Außenteil der Schutzschicht zutage tretenden Verbindungsschicht einschließlich der inneren Zone der Schutzschicht. Nach BOLLIGER und GEYER (1992), BUDRAS et al. (1989) und BUDRAS und SCHIEL (1996) gehören jedoch nur die Hornblättchen mit den dazwischenliegenden Terminalhornröhrchen sowie die Kappenhornröhrchen dazu. Letzgenannte Autoren teilen die weiße Linie des Pferdes deshalb in einen äußeren und einen inneren Abschnitt ein. WISSDORF et al. (1983) bezeichnen den Anteil, der die Hornblättchen und die Terminalhornröhrchen umfasst, als Pars lamellata und den Teil, den das Kappenhorn einnimmt, als Pars non pigmentosa.

2. Aufbau der Segmente

Die Segmente bestehen von innen nach außen aus der Unterhaut (Subcutis), der Lederhaut (Dermis) und der Oberhaut (Epidermis), wobei erstere im Wand- und

Sohlensegment fehlt (BRAGULLA und BUDRAS, 1997; BUDRAS und KÖNIG, 1999).

Die **Unterhaut** besteht aus kollagenen und elastischen Fasern, zwischen denen sich Fett- und Knorpelgewebe eingelagert hat (BUDRAS und RÖCK, 2000). Im Saumsegment bildet sie am Übergang von der Haut in den Huf einen schwachen Saum- und starken Kronwulst (BUCHER, 1987; BOLLIGER und GEYER, 1992). Die Subkutis des Strahls ist ebenfalls zu einem Polster verdickt, in dem sich wenige Drüsen befinden (BOLLIGER, 1991). Es setzt sich im Ballenpolster fort.

Die **Lederhaut** hat eine stark vergrößerte Oberfläche, die im Saum-, Kron-, Sohlen- und Strahl-Ballensegment aus Zöttchen (Papillae dermales) und im Wandsegment aus Blättchen (Lamellae dermales) besteht. Sie dient der festen Verbindung der Unterhaut zur Oberhaut und ernährt letztere durch Diffusion. Im Wandsegment ist sie direkt mit der Parietalfläche des Hufbeins verankert und somit Bestandteil des Hufbeinträgers (BUDRAS und KÖNIG, 1999). In der Huflederhaut befinden sich zahlreiche Blut- und Lymphgefäße sowie Nerven, die bis in die Papillenspitze ziehen (FINDEISEN, 1922). Die Anordnung der Blutgefäße in der Lederhaut der Rinderklaue spiegelt die Oberflächenkonfiguration der Papillen und Blättchen wider (HIRSCHBERG, 1999). KUNSIEN (1882), NÖRNER (1886) sowie LUNGWITZ und PETERSEN (1914) berichten von längs in den Lederhautpapillen verlaufenden Mikroleisten sowie einer in den verschiedenen Segmenten unterschiedlich stark ausgeprägten Kanellierung. In der Hundekralle beschreiben BUDRAS und SEIDEL (1992) ca. 5 µm hohe Mikrobättchen auf der Papillarkörperoberfläche des Wand- und Sohlensegmentes. Nach MÜLLING (1993) und FROHNES (1999) dienen diese Leisten der Oberflächenvergrößerung des Papillarkörpers.

Die Saumlederhaut weist eine proximodistale Ausdehnung von 4 bis 6 mm auf, besteht aus max. 2 mm langen Zotten und geht palmar bzw. plantar in die Ballenlederhaut mit ihren kurzen und plumpen Zotten über. Distal des Saumfalzes schließt sich die ca. 12-15 mm breite Kronlederhaut an (ZIEGLER, 1951). FINDEISEN (1922) misst beim Pferd eine Zottenlänge von 4-8 mm. Sie sind nach distal abgebogen (BRUHNKE, 1931). BRAGULLA und MÜLLING (1992) berichten beim Pferdehuf und bei der Rinderklaue über dicke und lange Primärpapillen, die sich an der Spitze in zwei bis drei sogenannte koronale Terminalpapillen aufspalten. An der Basis der

Primärpapillen entspringen zahlreiche Sekundärpapillen. PELLMANN (1995) berichtet, dass die Papillen im distalen, inneren Teil des Kronsegmentes aus reihenförmig angeordneten Lederhautleisten hervorgehen. Sie verjüngen sich zur Spitze hin. Die Zöttchen besitzen eine deutliche Kanellierung, die subapikal ausläuft. Die zwischen den Hauptpapillen angeordneten kleinen und schlanken Nebenpapillen lassen nur eine undeutliche Kanellierung erkennen, die bei einigen auch vollständig fehlt. Die interpapillären leistenartigen Erhebungen sind besonders distal deutlich ausgeprägt und gehen dort in die Lederhautblättchen des Wandsegmentes über (HENKE, 1997). Beim Rind erscheinen die Zöttchen hakenförmig, da sie ebenso wie beim Pferd nach distal abbiegen. Sie werden in distaler Richtung kürzer und schlanker (DIRKS, 1985) und verlaufen dort leicht geschlängelt (FÜRST, 1992). Beim Schwein sind die Papillen des Zehenrückenteiles der Klaue kurz und dick (DEANE et al., 1955). Nach der Ansicht von BUCHER (1987) wachsen im distalen Teil der Kronsegmentlederhaut des Pferdes die Zotten zu kleinen Leistchen zusammen, wodurch die Wandlederhaut mit ihren Blättchen entsteht, deren Spitze sich zum Kronhorn neigt. BRAGULLA (1996) ermittelt dagegen, dass sich die während der embryonalen Entwicklung ausgebildeten Lederhautblättchen in allen Segmenten mit Ausnahme des Wandsegments in Lederhautpapillen zergliedern. Von den Primärblättchen zweigen beim Pferd, im Gegensatz zum Rind, Schwein und Schaf, zur weiteren Oberflächenvergrößerung Sekundärblättchen ab (BOLLIGER und GEYER, 1992). Beim Pferd findet man 500 bis 600 Lederhautblättchen, die im Zehenrückenteil am höchsten sind und sich in Richtung Ballen verkürzen. In der distalen Hälfte des Wandsegments lassen sich auf den Lederhautblättchen Kappenpapillen erkennen. Etwa in Höhe der Hufbeinspitze ist der distale Rand der Lederhautblättchen in Zotten, die Terminalpapillen, zergliedert (ZIEGLER, 1951; BRAGULLA und MÜLLING, 1992). Kurz oberhalb des Tragrandes und an den Eckstreben geht die Wandlederhaut in die Sohlenlederhaut über. Plantar bzw. palmar folgt die Strahl-Ballenlederhaut, die ebenfalls sehr kurze, nach apikal geneigte Zotten enthält (BUCHER, 1987; FROHNES, 1999).

Die **Oberhaut** verhält sich beim Zehenendorgan des Pferdes und des Rindes zur Lederhaut wie eine Matrize zu einer Patrize (ZIETZSCHMANN, 1918; HABERMEHL, 1996). Sie ist gefäßlos, ihre Ernährung erfolgt über die Lederhaut durch Diffusion (BERTRAM und GOSLINE, 1987). Die Oberhaut besteht aus mehreren Schichten: dem hornzellbildenden Stratum germinativum und dem verhornten Stratum corneum.

Ersteres setzt sich aus dem einschichtigen Stratum basale, in dem, mit Ausnahme des Wandsegments (KROON und de MOULIN, 1929), eine hohe mitotische Aktivität stattfindet, und dem mehrschichtigen Stratum spinosum zusammen (BUDRAS et al., 1989). Im Saum- und im Ballensegment des Pferdes ist noch zusätzlich ein Stratum granulosum zwischen den beiden oben genannten Schichten ausgebildet (BOLLIGER und GEYER, 1992; BUDRAS und HUSKAMP, 1995). Das Stratum germinativum und das Stratum spinosum werden auch als Matrix (Muttergewebe) bezeichnet, da hier die Verhornung der lebenden Zellen stattfindet (BUDRAS und HUSKAMP, 1995).

Das Stratum corneum des Saum-, Kron-, Sohlen- und Strahl-Ballensegments besteht aus Hornröhrchen, die von Zwischenröhrchenhorn umgeben werden. Nur im Wandsegment, über den Lederhautblättchen, findet man Hornblättchen, die aus verhornten Primärblättchen und unverhornten Sekundärblättchen bestehen. Distal wird über den freien Rändern der Lederhautblättchen das Kappenhorn gebildet, das die Firste der Lederhautblättchen überlagert. Es gehört zusammen mit den Basisabschnitten der Hornblättchen zum äußeren Teil der weißen Linie. (BRUHNKE, 1931; NICKEL, 1938; BUCHER, 1987; ANTHAUER, 1996).

3. Das Kronsegment

Das Kronsegment liegt im Bereich des dermalen Kronwulstes. Seine Grundlage ist ein zottenförmiger Papillarkörper, der sich unmittelbar an den Kronrand anschließt (NICKEL, 1938; CALHOUN und STINSON, 1981). Durch ständigen Zellnachschub werden die Hufhörchen geradlinig proximodistal geschoben (NICKEL, 1938). Das Kronhorn überragt somit das aus Hornblättchen bestehende Wandsegment und wird im proximalen Abschnitt vom Saumhorn bedeckt. Es wird auch als Schutzschicht bezeichnet und wird beim Pferd im Gegensatz zum Schwein (GEYER, 1980) in eine Innen-, Mittel- und Außenschicht eingeteilt (TSCHERNE, 1910; NICKEL, 1938; BOLLIGER und GEYER, 1992). GREYER (1911) teilt die Schutzschicht nur in eine innere helle, gelblich-weiße und eine äußere, dunkle Zone ein, deren Dickenverhältnisse 1:2 betragen. Bis zum Anfang des Wandsegments nimmt das Kronhorn an Dicke zu, um dann dorsal ein einheitliches Maß von ungefähr 10 mm bis zum Tragrand beizu-

behalten. Nach palmar und plantar wird es allerdings vor allem durch eine Verschmälerung der Außen- und Mittelzone um ungefähr ein Drittel dünner (BUCHER, 1987; BOLLIGER und GEYER, 1992). Im Gegensatz zu entsprechenden Verhältnissen beim Rind ist der äußere Teil der Schutzschicht beim Pferd fast immer pigmentiert (WILKENS, 1963).

3.1 Die lebende Epidermis des Kronsegmentes

a) Stratum basale

Diese Schicht besteht aus einer einzigen Lage an hochprismatischen Zellen, deren lange, fingerförmige Zellfortsätze mit Hilfe von Hemidesmosomen nahezu senkrecht in der darunterliegenden Basalmembran verankert sind. Beim Pferd liegt der ovale Zellkern häufig dorsal in der Zelle. Parallel zur Kernkontur laufen die Keratinfilamente und lagern sich zu einem Netzwerk zusammen. Weiterhin befinden sich hier stark lichtundurchlässige Pigmente sowie verschiedene Zellorganellen. Die Zellorganellen verteilen sich über die gesamte Zelle. Es werden zahlreiche Ribosomen und Mitochondrien vorgefunden, während der Anteil am Endoplasmatischen Retikulum und an Golgi-Feldern geringer ist (ANTHAUER, 1996). LEACH (1993) berichtet, dass die Basalzellen der Kronhornepidermis des Pferdes eng beieinander liegen. ANTHAUER (1996) beobachtet beim Pferd einen meist blasenförmig erweiterten Interzellularspalt. Weiterhin treten vor allem im inneren und mittleren Kronhorn Suprabasalzellen auf, die im Aussehen den Basalzellen zwar gleichen, sich aber bereits senkrecht zu ihnen orientiert haben (LEACH, 1993; ANTHAUER, 1996).

b) Stratum spinosum

Das Stratum spinosum des Pferdehufes besteht aus mehreren Zellschichten (BUCHER, 1987). Die untersten Zellen der Stachelzellschicht des Kronhorns sind beim Pferd länglich, besitzen annähernd die gleiche Größe wie die Basalzellen und sind im Horizontalschnitt quer zu letzteren orientiert. Die mittleren Schichten bestehen aus polygonalen Zellen, die ungefähr drei- bis viermal größer als die Basalzellen sind. Beide Schichten weisen einen unregelmäßig erweiterten Interzellularspalt auf. In den oberen Schichten werden polyedrische Zellen mit spitz auslaufenden Zellenden ausgebildet, die mit denen der Nachbarzelle verzahnt sind. In der Nähe der Verhornungsgrenze wird

der Interzellularspalt wieder etwas weiter. (ANTHAUER, 1996). In den unteren Lagen befinden sich noch einzelne Keratinfilamente, die sich weiter oben zu Bündeln zusammenlagern und in der oberen Stachelzellschicht fast die gesamte Zelle einnehmen (LEACH, 1993; ANTHAUER, 1996). Gleichzeitig nimmt die Anzahl an Zellorganellen ab, sie unterliegen Auflösungserscheinungen.

c) Übergangsschicht zur Verhornung

ANTHAUER (1996) erkennt kurz unterhalb des Stratum corneum des Kronsegments eine schmale Schicht aus Übergangszellen, die sich durch eine geringe Keratinfilamentdichte, das Auftreten von Zellorganell- und Kernresten zwischen diesen Filamenten sowie die Ausbildung eines marginalen Bandes auszeichnen. DEANE et al. (1955) berichten, dass in der harten Kronhornepidermis der Schweineklau zwei bis drei Zelllagen eines Stratum granulosum vorzufinden sind.

3.2 Die verhornte Epidermis des Kronsegmentes

Im Kronhorn finden sich sowohl große als auch kleine, sehr eng beieinander liegende Röhrrchen (NÖRNER, 1886).

In der Innenzone sind meist größere, bis zu 0,6 mm starke Röhrrchen ausgebildet (NÖRNER, 1886; TSCHERNE, 1910; NICKEL, 1939). BRUHNKE (1931) und BUCHER (1987) bezeichnen diese Röhrrchen als rund. Durch die dichte Lage der Hornröhrrchen entstehen zum Teil abgerundete Ecken. Bis zu sieben Röhrrchen, meist jedoch zwei, können von einer gemeinsamen Rinde umschlossen sein (BRUHNKE, 1931). HARNISCH (1996) berichtet von runden Röhrrchen mit einem runden Markraum, deren innere und äußere Schicht aus zwei bis drei Lagen platter Zellen und deren mittlere Schicht aus spindelförmigen Zellen, die parallel zum Röhrrchenverlauf orientiert sind, besteht. Die Zwischenröhrrchenhornzellen verlaufen senkrecht zum Hornröhrrchen. Im Grenzbereich zwischen dem inneren und mittleren Kronhorn finden sich besonders entlang der Zellgrenzen häufig am Übergang zwischen dem Röhrrchen- und Zwischenröhrrchenhorn- Mikrorisse (SCHMITT, 1998).

In der mittleren Zone sind die Röhrrchen oval mit abgeplatteten Zellen und besitzen einen runden Markraum. Die Zellen sind zirkulär um das Mark angeordnet (BRUHNKE, 1931; BUCHER, 1987; BOLLIGER und GEYER, 1992; ANTHAUER, 1996). Der

Röhrchendurchmesser ist kleiner als innen, er beträgt 0,14-0,17 mm (TSCHERNE, 1910). Häufig findet man zwei, von einer gemeinsamen Rinde umgebene Hornröhrchen. Die Abgrenzung von den relativ zahlreichen Zwischenhornzellen ist nicht immer möglich (BRUHNKE, 1931).

In der Außenzone befinden sich vor allem ovale, abgeflachte Röhrchen mit platten, länglichen Zellen, deren größter Durchmesser meist parallel zur Hornoberfläche liegt (BRUHNKE, 1931; BUCHER, 1987; BOLLIGER und GEYER, 1992). HARNISCH (1996) findet in den inneren zwei bis drei Zelllagen der Röhrchen platte Zellen, die übrigen Rindenzellen sind eher pfannkuchenähnlich. Die äußeren Hornröhrchen liegen sehr dicht beieinander und besitzen dadurch zwei bis sechs abgerundete Ecken (BRUHNKE, 1931; BOLLIGER und GEYER, 1992). Zusammengesetzte Röhrchen mit mehr als einem Markraum kommen nicht vor (TSCHERNE, 1910). Die Markräume sind proximal zu 50%, distal zu fast 100% mit einer homogenen Grundsubstanz und Zellkernen beziehungsweise deren Resten gefüllt (BUCHER, 1987; ANTHAUER, 1996).

4. Die Architektur des Röhrchenhorns

Die Hornröhrchen bestehen aus zwei Anteilen, dem Mark und der konzentrisch geschichteten Rinde. Ihre Zellen weisen eine unterschiedliche Zytoarchitektur auf (NICKEL, 1938; NICKEL, 1939; WILKENS, 1963; CALHOUN und STINSON, 1981).

4.1 Der Röhrchenaufbau

Besonders eingehend befasst sich NICKEL (1938 und 1939) mit dem Röhrchenaufbau, den er mit Hilfe des Polarisationsmikroskops analysiert. Er beschreibt den Verlauf der einzelnen Schichten der Hornröhrchenrinde durch die unterschiedliche Anordnung ihrer Keratinfilamente, die den Interzellularspalt durchqueren. Es werden zwei Röhrchenformen unterschieden, die als vorwiegend steilspiralig beziehungsweise vorwiegend flachspiralig gewickelt bezeichnet werden. Bei beiden Röhrchentypen findet man eine Außen-, Mittel- und Innenschicht, die aus abwechselnd rechts und links drehenden Zellsträngen bestehen. Diese Formen verschieden stark ausgebil-

dete Lamellen. Die Innenschicht der vorwiegend steilspiralig gewickelten Hufhörchen besteht aus zwei Lamellen, deren Spiralen nur flach ansteigen und einen Winkel von 55° zur Längsachse des Röhrchens bilden. Die Zellstränge kreuzen sich im Winkel von 110° . Die Mittelschicht ist sehr stark ausgebildet und setzt sich aus vier bis zwölf, meist sechs Lamellen zusammen. Ihre Zellstränge laufen sehr steil und bilden einen Winkel von 25° zur Längsachse des Hornröhrchens, die Zellstränge kreuzen sich im Winkel von 50° . In der Außenschicht findet man wieder zwei Lamellen, deren Zellstränge mit einem Winkel von 70° fast parallel zur Röhrchenlängsachse verlaufen und sich im Winkel von 140° kreuzen. Dieser Röhrchentyp befindet sich unter anderem in der Innenzone der Schutzschicht leichter Pferderassen. Bei den vorwiegend flachspiralig gewickelten Röhrchen bestehen die flache Innenschicht und die steilspiralige Mittelschicht aus je zwei Zelllagen, währenddessen die breite, fast horizontale Außenschicht aus vier bis zwölf Lamellen besteht. Die Winkel, die die Zellstränge zur Röhrchenlängsachse bilden, entsprechen denen der vorwiegend steilspiralig gewickelten Röhrchen. Bei den von NICKEL (1938) als vorwiegend flachspiralig gewickelt bezeichneten Röhrchen der Außenzone der Schutzschicht sind die Zellen lang, schmal und abgeflacht und besitzen zum Teil einen länglich-ovalen, ebenfalls abgeflachten Kern. Durch den gleichen Verlauf der in zwei Dimensionen angeordneten Keratinfilamente kann allerdings keine Einteilung in verschiedene Wandzonen vorgenommen werden. Weiterhin findet sich dieser Röhrchentyp auch zusätzlich zu den vorwiegend steilspiralig gewickelten Röhrchen in der Innenzone der Schutzschicht schwerer Pferderassen.

Im Gegensatz zu dieser Auffassung stehen die polarisations- und lichtmikroskopischen Untersuchungen von WILKENS (1963), die ergeben, dass die Keratinfilamente nicht einheitlich in der Zelle angeordnet sind, sondern eine Ausrichtung in mehreren Dimensionen erfahren und von Desmosom zu Desmosom verlaufen, ohne den Interzellularspalt zu durchqueren. Nach seiner Meinung finden sich in den Röhrchen keine streng abgegrenzten Schichten, die durch unterschiedlich verlaufende Zellstränge entstehen. Das von NICKEL (1938) eingeführte Osteonenmodell kann er nicht bestätigen. Allerdings können in einem Röhrchen Zonen mit überwiegend steilem oder flachem Verlauf der Keratinfilamente existieren. Die von NICKEL (1938) als vorwiegend steilspiralig gewickelt bezeichneten Hornröhrchen bestehen nach WILKENS (1963) in der Innenzone aus stark abgeplatteten Wandzellen, deren Keratinfilamente in zwei Dimensionen der Zelle verlaufen. Die Zellen der Mittel- und Außen-

zone sind nicht abgeplattet, sondern rhombisch gestreckt und in einer Richtung deutlich verlängert. Sie enthalten ovale Kerne oder Kernreste, ihre Keratinfilamente verlaufen in allen drei Zellebenen, jedoch überwiegend längs zum Röhrchen. Die Zellen der Mittelzone sind längs, die der Außenzone quer zum Röhrchen angeordnet. Dieser Röhrchentyp ist im inneren Kronhorn vorzufinden. Einen ähnlichen Aufbau findet er bei den Sohlenröhrchen, die NICKEL (1938) dem vorwiegend flachspiralig gewickelten Typ zuordnet. Die Zellen der Mittelzone sind allerdings schräg oder parallel und die der Außenschicht quer zur Längsachse des Röhrchens angeordnet. Außerdem verlaufen die Keratinfilamente nur in zwei Dimensionen der Zelle. Die Schicht, die NICKEL (1938) als Innenschicht bezeichnet, befindet sich nach den Befunden von WILKENS (1963) noch im Markraum der Röhrchen und gehört nicht zur Rinde. Ein dritter Röhrchentyp besteht nach WILKENS (1963) nur aus abgeplatteten, pfannkuchenförmigen Zellen, eine Einteilung des Röhrchens in Zonen ist nicht möglich. Dieser Röhrchentyp ist in der Mittel- und Außenzone des Kronhorns vorzufinden.

FROHNES (1999) kann im Ballen-Strahl- und im Sohlensegment des Pferdehufes keine Einteilung der Röhrchen in verschiedene Rindenzonen vornehmen, da die Hornröhrchenrindenzellen eine einheitlich lange, schmale, parallel zur Röhrchenlängsachse abgeplattete Form besitzen.

BOLLIGER und GEYER (1992) beschreiben anhand des Aufbaus der Röhrchenrinde drei Typen. Die Röhrchen des ersten Typs bestehen aus platten Zellen und besitzen einen vorwiegend ovalen Querschnitt. Ihr größter Durchmesser verläuft meist parallel zur äußeren Hufoberfläche. Beim Pferd findet man sie hauptsächlich in der Mittel- und Außenzone des Kronhorns. Bei den Klauentieren existiert nur dieser Röhrchentyp (WILKENS, 1963; GEYER, 1980). Die rundlichen Röhrchen des zweiten Typs besitzen spindelförmige Zellen, deren Längsachse meist parallel zum Mark verläuft. Diese Röhrchen sind in der Innenzone des Kronhorns zu finden. Der dritte Typ, den NICKEL (1938) als vorwiegend flachspiralig bezeichnet, besteht ebenfalls aus spindelförmigen Zellen, die mit ihrer größten Länge zirkulär zum Mark angeordnet sind. Die Röhrchen besitzen einen ovalen, im Strahlhorn jedoch auch runden Durchmesser.

CALHOUN und STINSON (1981) nehmen keine Einteilung der Röhrchen in Typen vor, sondern unterscheiden sie nach rundem, ovalem und eckigem Querschnitt. Sie unterteilen die Röhrchenrinde in Zonen, deren Innen- und Außenzone aus Hornzel-

len besteht, die in engen Spiralen ums Mark angeordnet sind, während die Zellen der Mittelzone lose Spiralen formen.

4.2 Die Hornröhrchenrinde

Die Zellen der Hornröhrchenrinde werden peripapillär, das heißt durch das auf der Papillenseite liegende Stratum germinativum, gebildet (CALHOUN und STINSON, 1981). Lichtmikroskopisch lassen sich die einzelnen Zellen sowohl beim Pferd (BRUHNKE, 1931; ANTHAUER; 1996, FROHNES, 1999) als auch beim Rind (MÜLLING, 1993) nicht immer scharf voneinander abgrenzen.

Die Hornröhrchenrindenzellen des Pferdes sind länglich bis spindelförmig, teilweise abgeplattet und wie beim Schaf (ROSSKOPF und GEYER, 1987) parallel beziehungsweise in der Sohle quer zum Röhrchenverlauf angeordnet (LEISERING und HARTMANN, 1876; HAASE, 1919; BUCHER, 1987). Im Gegensatz zu diesen Befunden findet NÖRNER (1886) bei seinen Untersuchungen große runde Rindenzellen. WILKENS (1963) beschreibt die Hornröhrchenrindenzellen des Pferdehufs ebenfalls als rund oder rhombenförmig gestreckt und teilweise abgeflacht. BOLLIGER und GEYER (1992) unterscheiden beim Pferd vor allem zwei Zelltypen: abgeplattete, pfannkuchenförmige oder zwiebelschalenähnliche Zellen und langgestreckte, spindelförmige Hornzellen.

Die Zellen besitzen zum Teil einen in der Mitte oder am Rand liegenden, ovalen Kern (LEISERING und HARTMANN, 1876; HAASE, 1919; BUCHER, 1987). Je weiter sich die Zellen von der lebenden Epidermis entfernen, desto mehr löst sich der Kern auf, so dass in den oberen Lagen des Stratum corneum nur noch vereinzelt Kernreste beobachtet werden können (BUCHER, 1987). NÖRNER (1886) berichtet dagegen nur von kernlosen Röhrchenrindenzellen.

In oder zwischen den Zellen der Hornröhrchen und des Zwischenröhrchenhorns befinden sich Pigmentkörner, die von in der Lederhaut gelegenen Melanocyten gebildet werden (LEISERING und HARTMANN, 1876; BRUHNKE, 1931).

4.2 Das Hornröhrchenmark

Das Hornröhrchenmark besteht aus Epithelzellen, die vom Stratum germinativum über der Spitze der Lederhautpapillen (suprapapillär) gebildet werden. Diese ragen

noch über eine kurze Distanz in den Markraum hinein (BRUHNKE, 1931; CALHOUN und STINSON, 1981).

Die Markzellen beziehungsweise deren Zellreste liegen locker aneinander und sind nur unvollständig verhornt (LEISERING und HARTMANN, 1876; BUDRAS und SCHIEL, 1996). Die Zellen besitzen ein schwach eosinophiles Cytoplasma und einen basophilen, pyknotischen Kern beziehungsweise Kernrest (GEYER, 1980; BUCHER, 1987; ANTHAUER, 1996). Elektronenmikroskopisch erscheinen sie polygonal und enthalten ein grobmaschiges Netz aus unregelmäßig angeordneten Keratinfilamentbündeln (PELLMANN et al., 1993; FROHNES, 1999). Die zwischen die Keratinfilamentbündel eingelagerten Organellreste sowie die Intermediärfilament-assoziierten Proteine geben der Markzelle des Pferdes sowie des Rindes ein marmoriertes Aussehen (MÜLLING, 1993; ANTHAUER, 1996; BUDRAS und SCHIEL, 1996). Ein marginales Band ist nicht enthalten (ANTHAUER, 1996). Im Cytoplasma der Markzellen finden sich vereinzelte Lipidtröpfchen (BOLLIGER und GEYER, 1992; ANTHAUER, 1996). Diese Lipide entstehen nach Ansicht von LEISERING und HARTMANN (1876) durch eine Verfettung während des Zellzerfalls. Auch Glykogen kommt als paraplastischer Einschluss vereinzelt in den Zellen vor (BUDRAS und SCHIEL, 1996). Je weiter sich die Markzellen beim Distalschub der Röhrenchellen infolge des ständigen Zellnachschiebes von der sie ernährenden Lederhaut entfernen, desto mehr atrophieren und schrumpfen sie (NICKEL, 1938, BOLLIGER und GEYER, 1992; FROHNES, 1999). Im Gegensatz zum Przewalskipferd zerfallen sie in der weißen Linie des Hauspferdes zu einer federkielartigen Masse, in der zum Teil noch Kernreste erkennbar sind. Auf diese Weise entstehen in den ursprünglich soliden Hornzylindern Hohlräume, so dass sich Hornröhrchen bilden. Eine weitere Ursache für den Zerfall der Markzellen ist in einer möglichen bakteriellen Lysis oder in einer schlechten Qualität der Interzellulärsubstanz zu sehen (BUDRAS und SCHIEL, 1996).

Im Kronhorn des Pferdehufes findet der Zellzerfall in den mittleren bis oberen Lagen des Stratum corneum statt (ANTHAUER, 1996; HARNISCH, 1996). Aus diesem Grund bilden die Markzellen keine wesentlich Barriere gegen das Aufsteigen von Bakterien (BUDRAS und SCHIEL, 1996). LEU (1987) bemerkt beim Pferd auch einen Zerfall der inneren Röhrenchellen, wodurch die Markräume erweitert werden und sich darin Zell- und Kernreste befinden.

5. Das Zwischenröhrchenhorn

Die Zwischenröhrchenhornzellen werden vom Stratum germinativum gebildet, das sich zwischen den Lederhautpapillen (interpapillär) befindet (CALHOUN und STINSON, 1981).

In der Regel sind die Zwischenröhrchenhornzellen größer als die Rindenzellen (BRUHNKE, 1931; BUCHER, 1987). GEYER (1980) ermittelt im Kronhorn des Schweines Werte von ca. 10 x 30 µm. Das intertubuläre Horn füllt die Zwischenräume zwischen den Röhrchen aus und verbindet sie untereinander (WILKENS, 1963; CALHOUN und STINSON, 1981; PELLMANN et al., 1993). Die Zellen des Kronhorns des Pferdes sind länglich oder polygonal, stark abgeplattet und spitz- oder rechtwinklig gegen die Hornröhrchenachse geneigt (LEISERING und HARTMANN, 1876; HAASE, 1919; WILKENS, 1963; CALHOUN und STINSON, 1981; BUCHER, 1987). Nach PELLMANN et al. (1993) sind die Zellen spindelförmig. ANTHAUER (1996) nimmt eine Unterteilung in junge und alte Zwischenröhrchenhornzellen vor. Erstere sind im Kronsegment überwiegend rundlich-oval, in der Nähe der Hornröhrchen jedoch abgeflacht. Sie besitzen dort eine spongiöse Zytoarchitektur sowie eine deutliche Marmorierung. Letztere zeichnen sich durch eine langgestreckte Zellgestalt, eine geringere Azidophilie und eine solide Zellstruktur aus. Im äußeren Kronhorn sind keine Kernreste mehr vorzufinden, die Farbintensität ist hier am geringsten.

Nach der Ansicht von BOLLIGER und GEYER (1992) weisen die Zwischenröhrchenhornzellen im Vergleich zu den Hornröhrchenzellen keine geregelte Anordnung auf. Im Gegensatz zu dieser Auffassung beschreibt NICKEL (1939 und 1949) das Zwischenröhrchenhorn als epitheliale Zellstränge, die durch Zwischenstränge miteinander verbunden und nach oben und unten durch Keratinfilamente verkoppelt sind. Diese Stränge kreuzen sich nicht. Sie besitzen im Kronhorn eine bestimmte Anordnung, so dass eine Einteilung in eine Innen-, Mittel- und Außenzone vorgenommen werden kann. Die Anordnung des Zwischenröhrchenhorns ist verantwortlich für den Hufmechanismus. Es nimmt primär oder sekundär den Druck oder Zug aus der Lederhaut oder dem umgebenen Horn auf und verhindert ein Auseinanderweichen der Röhrchen (NICKEL, 1938 und 1949; BUDRAS und HUSKAMP, 1995).

6. Keratinisierung und Verhornung

Während der Migration der Keratinozyten vom Stratum basale zum Stratum corneum durchlaufen die Zellen eine Reihe von strukturellen und biochemischen Veränderungen. Es entsteht eine bestimmte Formation an Zelllagen, die die verschiedenen Schritte der Differenzierung repräsentieren (BALL et al., 1979).

Die Keratinisierung tritt auch in nicht verhornenden, mehrschichtigen Epithelien auf (BRAGULLA, 1996). Während dieses mehrstufigen Prozesses kommt es zur Bildung eines unlöslichen, fibrösen Proteins, des Keratins sowie amorphen cytoplasmatischen Substanzen, den Intermediärfilament-assoziierten Proteinen, und zur Modifizierung der Plasmamembran (FARBMANN, 1966 ; FUKUYAMA und EPSTEIN, 1969; HASHIMOTO, 1971a; MATOLTSY, 1976). Weiterhin findet am Übergang vom Stratum germinativum zum Stratum corneum ein Prozess statt, in dem unter anderem viele intrazelluläre Strukturen durch saure Hydrolasen aus den MCG's abgebaut werden (FREINKEL und TRACZYK, 1983; ANTHAUER, 1996).

Hiervon abzugrenzen ist die Verhornung, die eine spezifische Form der epithelialen Zelldifferenzierung darstellt (MATOLTSY und PARAKKAL, 1967; MATOLTSY, 1976). In der menschlichen Haut werden ein Synthese- und ein Transformationsstadium unterschieden. Während des Synthesestadiums entstehen in großer Anzahl Keratinfilamente, Membrane Coating Granules (MCG's) und in Geweben, die der weichen Verhornung unterliegen, Keratohyalin granula. Die Keratinfilamente liegen vor allem perinukleär, lassen aber direkt um den Kern herum eine filamentfreie Zone (BRODY, 1960) erkennen. Sie werden, ebenso wie die Keratohyalin granula, von den zahlreich vorhandenen Ribosomen gebildet, die Synthese und Anordnung der lamellären Strukturen der MCG's erfolgt durch das Endoplasmatische Retikulum und den Golgi Apparat. Nur die Basalzellen sind zur DNS-Synthese und so zur mitotischen Teilung befähigt (MATOLTSY und PARAKKAL, 1967; MATOLTSY, 1976). In den noch undifferenzierten Zellen ist der interzelluläre Kontakt gering, um eine erhöhte Beweglichkeit, Teilungsfähigkeit und Wachstum zu gewährleisten (MERCER, 1958).

Nachdem die Zelle sich mit oben genannten Syntheseprodukten gefüllt hat, wandern die MCG's Richtung Zellperipherie und entleeren ihren Inhalt in den Interzellularspalt (MATOLTSY, 1975). Durch Aktivierung der lysosomalen Enzyme und Auflösung der Zellorganellen wird die Transformationsphase eingeleitet. Die Keratohyalin granula lösen sich auf, vermischen sich mit anderen amorphen Zellkomponenten und umge-

ben die Keratinfilamente, wodurch ein fibrös-amorpher Komplex entsteht. Währenddessen hat sich die Membran der Hornzellen an ihrer Innenseite verdickt, so dass sie äußerst resistent gegenüber Keratinyse wird (MATOLTSY, 1976). Diese Schicht wird als marginales Band bezeichnet. Im Fingernagel bildet sich auch auf der äußeren Membranoberfläche aus dem kondensierten Material der MCG's eine dichte Lage, die jedoch in ihrer Verteilung und Dicke ungleichmäßig ist (HASHIMOTO, 1971b).

6.1 Verhornungstypen

WARD und LUNDGREN (1954) unterscheiden zwei Prinzipien der Verhornung: das Prinzip der harten und der weichen Verhornung.

Beim Prinzip der weichen Verhornung, das man zum Beispiel im Saumsegment des Pferdehufes (LARSSON et al., 1956) und der menschlichen Haut (MATOLTSY, 1976) findet, bildet sich ein Stratum granulosum aus, in dem Keratohyalin granula entstehen, die unter anderem die Intermediärfilament-assoziierten Proteine (IFAP) enthalten (MERCER, 1958; STEINERT, 1975; BALL et al., 1979). LARSSON et al. (1956) beschreiben das Auftreten einer schmalen Übergangszone zwischen dem Stratum granulosum und dem Stratum corneum, die als Stratum lucidum bezeichnet wird. Keratine, die nach dem Prinzip der weichen Verhornung gebildet werden, besitzen einen geringen Schwefelgehalt, der sich hauptsächlich in Cystin und Methionin nachweisen lässt (WARD und LUNDGREN, 1954).

Beim Prinzip der harten Verhornung, das man beispielsweise im Kron-, Wand- und Sohlenhorn des Pferdes (PELLMANN et al., 1993) und im menschlichen Fingernagel (HASHIMOTO, 1971a) vorfindet, wird kein Stratum granulosum ausgebildet. Die Keratine besitzen einen Schwefelgehalt von 5 % in der Trockenmasse, der sich vor allem in Cystin und Arginin nachweisen lässt. Der Schwefelgehalt sowie der Gehalt an Sulfhydrylgruppen steigt an der Verhornungsgrenze sogar noch an (WARD und LUNDGREN, 1954).

Ein weiterer Unterschied zwischen beiden Verhornungstypen besteht in der verschiedenen Darstellbarkeit der in der Epidermis vorhandenen Sulfhydryl (SH-) und Disulfid- (SS-) Brücken. Bei der Keratinisierung werden aus den in den Keratinen vorhandenen SH-Gruppen mit Hilfe des Enzyms Sulfhydroxylase SS-Gruppen gebildet (BUDRAS und HUSKAMP, 1995). Im Gegensatz zur weichen Verhornung (GIROUD und LEBLOND, 1951) erfolgt bei der harten Verhornung diese Oxidation nicht

abrupt, sondern innerhalb einer breiteren Übergangsregion (WARD und LUNDGREN, 1954). Neben der Oxidation der SH-Gruppen findet auch ein direkter Einbau von Cystin ins Horn statt (LARSSON et al., 1956).

7. Die Zytokeratine

Keratine sind das Hauptdifferenzierungsprodukt der Epidermis (HINTNER, 1985). Sie werden den Intermediärfilamenten zugerechnet und bilden 25 bis 30 % der Proteine in den Zellen (BOWDEN et al., 1984). Die Synthese dieser Proteine findet in allen lebenden Epidermisschichten statt. Während sie in den unteren Schichten der lebenden Epidermis vor allem in der Nähe des Zellkerns und der Ribosomen angeordnet sind, befinden sie sich in den oberen Schichten hauptsächlich in der Zellperipherie (FUKUYAMA und EPSTEIN, 1969). Während der Differenzierung steigt die Menge der Intermediärfilamente stark an (MATOLTSY und PARAKKAL, 1967). Dies findet im Pferdehuf im Stratum spinosum statt (LEACH, 1993).

Biochemisch gesehen bestehen die Keratinfilamente aus drei Polypeptidketten, die eine α -helikale Struktur aufweisen. Die spiralig gewundenen Bereiche sind durch nicht-helikale Bereiche voneinander getrennt (STEINERT und IDLER, 1975; STEINERT, 1975; BADEN, 1984). Weiterhin bestehen sie aus einem N-terminalen Kopf und einem C-terminalen Schwanz (FRANKE, 1993). PELLMANN et al. (1993) sowie BRAGULLA et al. (1992) ermitteln bei den Keratinen des Pferdehufs eine Länge von ca. 30 μm und einen Durchmesser von 8-10 nm.

Keratine weisen nur einen geringen Gehalt an schwefelhaltigen Aminosäuren und einen hohen Gehalt an Glycin, Serin, Glutamat und Aspartat auf (LEE et al., 1979). Methionin ist in allen Keratinen nur in geringer Anzahl vorhanden (HENDRY et al., 1995). Der Schwefelgehalt in den Keratinen des Menschen ist abhängig von der Ernährungsweise (WARD und LUNDGREN, 1954).

Keratinfilamente werden bereits in den Basalzellen gebildet und lagern sich zu Bündeln zusammen, die das gesamte Zellplasma ausfüllen und in eine amorphe Matrix eingehüllt sind (BRODY, 1960). Sie verlaufen in allen Richtungen des Cytoplasmas, kreuzen sich und enden an desmosomalen Plaques, sie verlassen nicht die Zelle (MATOLTSY, 1975, BUDRAS et al., 1989; LEACH, 1993). Das in der keratinisierten

Zelle entstandene fibröse Netzwerk dient in allen Epidermisschichten als stabilisierendes Zytoskelett, es ist flexibel und elastisch, die Filamente können aneinander vorbeigleiten. Die Deformation dieses Netzwerkes wird durch die Intermediärfilament-assoziierten Proteine (IFAP), die an einigen Stellen durch nicht-kovalente Brückenbindungen mit dem fibrösen Protein verbunden sind, und die sich verdickende Plasmamembran limitiert (MATOLTSY, 1975; STEINERT, 1975). Die Keratinfilamente absorbieren vor allem die Zugbelastung, die IFAP vor allem die Torsionsbelastung (BERTRAM und GOSLINE, 1987).

Im Kronhorn des Pferdehufs verlaufen die Filamentbündel leicht wellenförmig und fangen so eine durch die Belastung des Hufes entstandene Hornbewegung ab (HARNISCH, 1996). Diese Bündel sind meist um den Kern angeordnet (PELLMANN et al., 1993). Während NICKEL (1938) von einer einheitlichen Ausrichtung der Keratinfilamente in der Zelle spricht, finden WILKENS (1963) beim Rind und GEYER (1980) beim Schwein eine Anordnung in allen drei Ebenen der Zelle, wobei beim Schwein eine parallel zu den Seitenflächen, vor allem proximodistale, seltener horizontale, Ausrichtung bevorzugt wird. Beim Pferdehuf berichten dagegen BOLLIGER und GEYER (1992) bei den als abgeplattet, pfannkuchenförmig oder zwiebelschalenähnlich bezeichneten Zellen von Keratinfilamenten, die hauptsächlich in zwei Dimensionen und parallel zu den großen Zellflächen verlaufen, während sie bei den als langgestreckt und spindelförmig bezeichneten Hornzellen meist in der Längsrichtung der Zellen angeordnet sind. Einige Hornzellen erhalten durch die netzförmige Anordnung der parallel verlaufenden, die Zelle fast vollständig ausfüllenden Keratinfilamente und die Auflösung ihrer Zellorganellen eine spongiöse Zytoarchitektur, die elektronenmikroskopisch erkennbar ist (PELLMANN et al., 1993). Durch intrazelluläre Einlagerung der Organellreste kommt es vereinzelt zu einer Marmorierung des Zellleibes (ANTHAUER, 1996).

Beim Menschen sind 20 verschiedene Gene bekannt, die für epitheliale Zytokeratine kodieren. Weiterhin existieren 10 Gene, die ausschließlich für die harten Keratine im Haar und im Fingernagel kodieren (FRANKE und KARTENBECK, 1993). Eine Einteilung der menschlichen Keratine in zwei Gruppen nehmen MOLL et al. (1982) aufgrund ihres isoelektrischen Punktes vor. Zum Typ 1 gehören saure Keratine mit einem isoelektrischen Punkt zwischen 4,9 und 5,7, während die basischen Keratine einen isoelektrischen Punkt zwischen 6,0 und 7,8 aufweisen.

BOWDEN et al. (1987) sowie EICHNER et al. (1984) unterscheiden die Keratine der menschlichen Haut aufgrund ihres pH-Wertes und teilen sie aufgrund ihres Auftretens in den verschiedenen Epidermisschichten in zwei Subtypen ein. Es werden basische Keratine mit einem pH-Wert von 6,0 bis 7,8 und saure mit einem pH-Wert von 4,9 bis 5,7 gebildet. In den Basalzellen werden kleinere Keratine als in den oberen lebenden Epidermisanteilen exprimiert. Erstere gehören zum Subtyp A, letztere zum Subtyp B. Im Stratum corneum sind die größeren Keratine neutral bis sauer, die kleineren eher sauer. Basische Keratine sind im Stratum corneum nicht vorhanden. Bestimmte Keratine sind also molekulare Marker für verschiedene Stufen der epithelialen Differenzierung. Die Verteilung der Keratine innerhalb eines Gewebes ist abhängig vom Grad der Verhornung, das heißt, es finden sich unterschiedliche Proteine in den verschiedenen Epithelschichten (BIENENGRÄBER und JONAS, 1988). FUCHS und GREEN (1980) vermuten eine posttranslationale Änderung im Keratinmuster der menschlichen Epidermis. Nach ihrer Ansicht werden die Keratine nach ihrer Synthese phosphoryliert und häufig in ihrer Größe reduziert. In Zellen der unteren lebenden Epidermisschichten der Haut entstehen kleine Keratine mit einem Molekulargewicht von 46-58 kDa, in den oberen Schichten werden zusätzlich Keratine mit einem Molekulargewicht von 63-67 kDa gebildet. Dies können LEE et al. (1979) bei der Rinderhaut bestätigen. In den Zellen des Stratum corneum finden sich wiederum Keratine, die in der lebenden Epidermis nicht vorkommen. Ihr Molekulargewicht ist 1-2 kDa (FUCHS und GREEN, 1980), teilweise auch bis zu 5 kDa niedriger als in der lebenden Epidermis. Außerdem weisen sie einen geringeren isoelektrischen Punkt auf (BOWDEN et al., 1987).

Aufgrund ihrer immunologischen Reaktion mit den monoklonalen Antikörpern AE1 und AE3 nehmen COOPER und SUN (1986) beim Rind eine Einteilung der Keratine vor. Hierbei reagiert AE1 mit den meisten Keratinen vom Typ 1 und AE3 mit den meisten vom Typ 2. Die Autoren sind ebenfalls der Ansicht, dass ein Keratinpaar, bestehend aus einem basischen und einem sauren Protein, koexprimiert wird. Sie lagern sich spiralig umeinander ("coiled-coil") (FUCHS et al., 1987). Auf diese Weise entsteht ein Heterodimer (FRANKE und KARTENBECK, 1993). Während beim Tier oft ein großer Unterschied im Molekulargewicht der beiden gemeinsam exprimierten Proteine besteht, beträgt er beim Menschen meist nur 8 bis 11 kDa. Das basische Zytokeratin ist immer größer als das saure Zytokeratin (O'GUIN et al., 1987). Zwei der Heterodimere lagern sich zu einem Tetramer, dem sogenannten Protofilament,

zusammen (FRANKE, 1993). Mindestens zwei Protofilamente bilden eine Protofibrille. Lagern sich vier von diesen Protofibrillen helikal umeinander, ist das Keratinfilament entstanden (AEBI et al., 1983).

Aufgrund ihres Molekulargewichtes und α -Helixgehaltes teilen STEINERT und IDLER (1975) die Polypeptide der Rinderhaut in 3 verschiedene Gruppen ein. Die Gruppe eins besteht aus den Polypeptiden 1a und 1b, die Gruppe zwei aus den Polypeptiden 2, 3 und 4 und die Gruppe drei aus den Polypeptiden 5 und 6. Der α -Helixgehalt beträgt in der ersten Gruppe ca. 25%, in der zweiten ca. 48% und in der dritten ca. 56%. MOLL et al. (1982) weisen in der Epidermis des Menschen 10 verschiedene Zytokeratine (CK) nach, die sie als CK 1, 2, 5, 6, 9 bis 11 und 14 bis 17 bezeichnen. Die Zytokeratine 9 bis 11 sind hierbei spezifisch für die Epidermis. TSENG et al. (1982) ermitteln bei verschiedenen Spezies bestimmte Keratine, die für die stark verhornende Epidermis charakteristisch sind. Hierzu gehören solche mit einem Molekulargewicht von 56 kDa und 65 bis 67 kDa.

Im Pferdehuf besitzen die Keratine ein Molekulargewicht von 40 bis 80 kDa. Sie besitzen einen niedrigen Gehalt an Cystein, weshalb sie als "Low Sulfur Fraction" (LS-Fraction) bezeichnet werden (GROSENBAUGH und HOOD, 1992). BOLLIGER (1991) stellt die Keratine des Pferdehufes mit Hilfe eines polyvalenten Antikörpers dar und ermittelt die höchsten Konzentrationen im Stratum spinosum. Im Stratum corneum sind sie hingegen nur in den mit Detritus gefüllten Markräumen der Hornröhrchen nachweisbar. GROSENBAUGH und HOOD (1992) finden im gesamten Huf zwei AE1-Banden bei 46- und 53 kDa, die dem sauren Typ1-Keratin zuzurechnen sind. Im Stratum internum und im Saumband wird zusätzlich noch ein 59 kDa-Protein des Typ1-Keratins und im Stratum medium des Kronhorns und im Saumband ein 72 kDa-Protein des Typ1-Keratins exprimiert. AE3-monoklonale Antikörper erkennen die basischen Typ2-Keratine. In allen Hufsegmenten werden hiervon ein 59-, 63- und 69 kDa-Keratin gebildet. PELLMANN et al. (1993) ermitteln ebenfalls segmentspezifische Unterschiede in der Bindungsfähigkeit monovalenter Antikörper. Während das Antizytokeratin 1 und 2 im Kronhorn, nicht jedoch im Ballenhorn bindet, verhält sich das Antizytokeratin 10 genau umgekehrt. Außerdem binden die monovalenten Antikörper, ebenso wie die polyvalenten Antikörper AE1 und AE3, nicht nur im Röhrchenmark, sondern auch in der Röhrchenrinde und im Zwischenröhrchenhorn. FROHNES (1999) identifiziert in der Sohle, dem Ballen und dem Strahl des Pferdehufes mittels poly- und monovalenter Antikörper verschiedene Keratine mit einem

Molekulargewicht zwischen 49 und 63 kDa. Im Sohlenhorn lässt sich das mit AE1-reagierende 49kDa-Protein als CK 14 und das mit AE1-reagierende 52,5 kDa - Keratin als CK 10 identifizieren. Die mit AE3-reagierenden 56 und 57 kDa-Proteine sind als CK 5/6 zu identifizieren. Ein weiteres 63 kDa-Keratin lässt sich mit den verwendeten Antikörpern nicht eindeutig zuordnen. Im Strahl- und im Ballensegment ist noch ein 54 kDa-Protein zu erkennen, das sowohl mit AE1 als auch mit AE3 reagiert. Hieraus ergibt sich, dass die sauren, AE1-positiven Keratine kleiner sind als die basischen AE3-positiven Proteine.

HOCHSTETTER (1998) findet im Ballensegment des Rindes insgesamt sechs Keratine mit Molekulargewichten zwischen 44,5 und 57,5 kDa. Hierbei ordnet sie fünf den von MOLL et al. (1982) als CK 5/6 (55 und 57,5 kDa), CK 10 (49,5 und 54 kDa) und CK 14 (44,5 kDa) bezeichneten Keratinen zu. COOPER und SUN (1986) weisen in der Klaue sowie der Haut des Rindes sechs verschiedene Proteine der basischen Subfamilie mit einem Molekulargewicht von 55 bis 67 kDa sowie acht saure Polypeptide mit einem Molekulargewicht von 41 bis 56,5 kDa nach. Die epidermalen Keratine sind hierbei fast völlig identisch, allerdings wird in der Klaue zusätzlich eine geringe Menge eines 57 kDa-Proteins gebildet. In der lebenden Epidermis der Rinderklaue findet man sechs verschiedene Polypeptide, die durchschnittlich 6 Cysteinreste enthalten (STEINERT, 1975). In der Rinderhaut sind dagegen sieben Keratine nachzuweisen, die relativ viel Tryptophan, Tyrosin und Serin enthalten (STEINERT und IDLER, 1975).

8. Die Intermediärfilament-assoziierten Proteine

Die Intermediärfilament-assoziierten Proteine (IFAP) bilden die interfibrilläre Matrix und aggregieren die Keratine zu Bündeln (GAN und STEINERT, 1993). Aufgrund dieser Fähigkeit und ihrer im Gegensatz zu den Keratinen relativ ungeordneten Struktur bezeichnen BUDRAS und HUSKAMP (1995) sie als amorphe Keratine. Sie bewirken eine gute Elastizität des Zytoskeletts (MATOLTSY und PARAKKAL, 1967). Die bei der weichen Verhornung gebildeten Proteine benennen HINTNER (1985) und GAN und STEINERT (1993) als Filaggrine. Sie besitzen beim Rind ein Molekulargewicht von 16 kDa (GAN und STEINERT, 1993), beim Menschen von 35kDa und bei

der Ratte von 45 kDa (BOWDEN et al., 1984; HINTNER, 1985). In der lebenden Epidermis werden zuerst große Polyproteine, die Profilaggrine, gebildet und zeitweise gespeichert. FROHNES (1999) stellt bei ihren transmissionselektronischen Untersuchungen fest, dass die IFAP bei der weichen Verhornung im Stratum granulosum in Form von Keratohyalin granula gespeichert werden. HINTNER (1985) schreibt den Keratohyalin granula die alleinige Bildung der interfilamentären Substanz zu, während MERCER (1958), STEINERT (1975), MATOLTSY (1976) und BALL et al. (1979) der Auffassung sind, dass sie nur zum Teil durch diese gebildet werden. Suprapapillär lässt sich eine geringere Menge dieser Proteine ermitteln als inter- und peripapillär. Durch Dephosphorylierung und Proteolyse entstehen die eigentlichen Filaggrine, die aber nur in den ersten drei bis fünf Hornzelllagen nachzuweisen sind. Danach zerfallen die Proteine durch enzymatischen Abbau zu freien Aminosäuren (HINTNER, 1985; GAN und STEINERT, 1993).

Die amorphe Matrix der neugeborenen Ratte und des Menschen ist reich an Histidin, Arginin, Serin und Glycin (BALL et al., 1979; HINTNER, 1985; GAN und STEINERT, 1993). Sie enthält ungefähr 10 mal mehr Schwefel als die Keratinfilamente, wird durch Disulfidbrücken stabilisiert und ist teilweise mit den Sulfhydrylgruppen der Tonofibrillen verbunden, wodurch diese in ihrer Deformation begrenzt werden (MATOLTSY, 1976; STEINERT, 1975). Die Aggregation der Filamente wird vermutlich durch Metallionen vereinfacht (GAN und STEINERT, 1993).

GROSENBAUGH und HOOD (1992) bezeichnen die IFAP des Stratum internum und medium des Pferdehufs als High-Sulfur-Fraktion (HS-Fraktion), da sie einen hohen Gehalt an Cystein, Serin, Threonin und Prolin aufweisen. Ihr Molekulargewicht liegt zwischen 10 und 30 kDa. Weiterhin finden sie im Pferdehuf keratinassoziierte Proteine, die besonders reich an Tyrosin, Cystein, Glycin und Serin sind und als High-Tyrosin-Fraktion (HT-Fraktion) bezeichnet werden. Der Tyrosingehalt schwankt allerdings sehr stark und ist vermutlich fütterungsabhängig.

Im Sohlen-, Strahl- und Ballenhorn des Pferdehufes lassen sich im Gewichtsbereich von 14 bis 30 kDa 6 bis 11 verschiedene Proteinbanden ermitteln, wobei hier auch Proteine der Zellhülle sowie nukleäre Histonproteine vorzufinden sind (FROHNES, 1999).

9. Der Interzellularkitt

In der lebenden Epidermis sind die Zellen untereinander durch verschiedene interzelluläre Verbindungen verbunden. Im Stratum corneum übernimmt diese Funktion der Interzellularkitt. Seine chemische Zusammensetzung, Menge und Verteilung im Interzellularspalt sind verantwortlich für die Stabilität des Hornzellverbandes (PELLMANN et al., 1993; BUDRAS und HUSKAMP, 1995; ANTHAUER, 1996).

Der Interzellularkitt ist ein sekretorisches Produkt der verhornenden Zellen und wird in den Membrane-Coating-Granules (MCG`s) gespeichert, die spezifische Organellen des Stratum spinosum und des Stratum granulosum darstellen. Sie treten im Kron- und Wandsegment bereits im unteren Stratum spinosum auf und sind in diesen Segmenten nur in geringer Anzahl erkennbar (LEACH, 1993; ANTHAUER, 1996).

Die MCG`s sind rund oder oval. Sie besitzen bei der Maus und beim Pferd eine Größe von ca. 200 nm und werden in den oberen Epidermislagen größer (LANDMANN, 1980; BUDRAS und BRAGULLA, 1991). ANTHAUER (1996) ermittelt dagegen beim Pferd einen Durchmesser von durchschnittlich 400 bis 500 nm, während LEACH (1993) im Kronhorn nur einen Durchmesser von ca. 120 nm vorfindet. In diesem Segment besitzen sie ein homogenes, feingekörntes Aussehen von mittlerer Elektronendichte (LEACH, 1993). Sie befinden sich in unmittelbarer Nähe zum Golgi-Apparat und zum Endoplasmatischen Retikulum und werden vermutlich von diesen Organellen gebildet (MATOLTSY und PARAKKAL, 1965; WERTZ und DOWNING, 1982; LANDMANN, 1980; MÜLLING, 1993; ANTHAUER, 1996). ELIAS und FRIEND (1975) bezeichnen aber nur den Golgi-Apparat als Bildungsstätte der MCG`s. Beim Pferd ordnen sie sich im Stratum spinosum beziehungsweise granulosum in der Nähe der apikalen Plasmamembran an und fusionieren später mit ihr. Der Zeitpunkt der Exozytose der Granula ist in den verschiedenen Segmenten unterschiedlich. Im Kron- und Sohlensegment geschieht dies meist schon im mittleren Stratum spinosum, während das Saum- und Ballensegment noch in den obersten Lagen des Stratum germinativum Granula aufweist (ANTHAUER, 1996).

In der menschlichen Haut sowie im Fingernagel werden die MCG's von einer 6 bis 8nm dicken, dreilagigen Membran umgeben (HASHIMOTO 1971a; LANDMANN, 1980). MATOLTSY und PARAKKAL (1967) berichten dagegen nur von einer zweilagigen Membran. Diese umgibt beim Menschen ein oder mehrere Stapel an Lamellen, die in eine mäßig elektronendichte Matrix eingehüllt sind. Die abwechselnd breiten

und schmalen elektronendichten Lamellen werden durch elektronendurchlässige Lamellen voneinander separiert (LANDMANN, 1980). Die schmale elektronendichte Lamelle setzt sich aus zwei parallel verlaufenden Lamellen zusammen. Hierbei entsteht der Eindruck von geldstückähnlich übereinandergestapelten Scheiben. In der Haut werden nach Ausschüttung des MCG-Inhaltes in den Interzellularspalt des Stratum granulosum beziehungsweise spinosum Stapel an Lamellen gefunden, die in verschiedenen Richtungen angeordnet sind (LANDMANN, 1980). MARTINEZ und PETERS (1971) berichten in der Rattenzunge von einer anfangs einheitlich rechtwinklig zur Zelle gelagerten Anordnung. Im Stratum corneum dissoziieren diese Stapel, und die Lamellen ordnen sich in breiten Blättern an, die parallel zur Zelloberfläche gelagert sind. Auch LAVKER (1976) findet im Stratum corneum Lamellen, die breite Blätter bilden. Eine solche doppelschichtige Struktur ist typisch für polare Lipide. Die Doppelschichten sind aus zwei 3 nm breiten elektronendichten Lamellen zusammengesetzt, die durch eine ebenso breite elektronendurchlässige Lamelle getrennt werden, stehen in enger Verbindung mit der Plasmamembran und ordnen sich zum Teil in Stapeln an. MADISON et al. (1987) finden zusätzlich ein schmales elektronendurchlässiges Band innerhalb der breiten elektronendichten Linie. Auch zwischen der Zellhülle und dem ersten breiten elektronendichten Band soll sich eine elektronendurchlässige Linie befinden. Die Unterschiede zwischen den Lamellen innerhalb des MCG's und des Interzellularspaltes sind durch eine Veränderung der chemischen Zusammensetzung der darin hauptsächlich enthaltenen Lipide zu erklären. ANTHAUER (1996) findet auch beim Pferd diese lamellenförmige Anordnung im Interzellularspalt einiger Hufsegmente, einige MCG's bleiben auch in der Zelle zurück, wo ihre Membran aufgelöst wird, so dass die Lamellen auch intrazellulär nachzuweisen sind.

LANDMANN (1988) schreibt den zweischichtigen Lipidlamellen im Interzellularspalt der äußeren Haut eine wichtige Funktion in der perkutanen Passage von bestimmten Substanzen zu, wobei hydrophobe Stoffe besser als Elektrolyte und Wasser die menschliche Haut passieren können. Die Lamellen bestehen aus drei Schichten. Während die beiden äußeren Schichten viele polare Gruppen enthalten, ist die innere extrem apolar und dadurch äußerst resistent. ELIAS und FRIEND (1975) betrachten die Lipidschichten ebenfalls als wichtige Permeabilitätsbarriere der Epidermis. In weiten Dilatationen des Interzellularspaltes befindet sich jedoch bei der neugeborenen Maus anstatt dieser Struktur lipide nur homogenes elektronendichtes Ma-

terial. Dort wird vermutlich die perkutane Passage bestimmter Substanzen erleichtert. Beim Menschen setzen sich die Lipide der MCG`s vor allem aus Phospho- und Glykolipiden zusammen, die man später im Interzellularzement wiederfindet (MATOLTSY und PARAKKAL, 1967; Landmann, 1980). WERTZ und DOWNING (1982) können dagegen in der menschlichen Haut Phospholipide nur in der lebenden Epidermis nachweisen, wohingegen in der toten Hornzellschicht nur Ceramide, Ganglioside, Cholesterol und freie Fettsäuren vorzufinden sind. Beim Pferd (ANTHAUER, 1996) und beim Rind (MÜLLING et al., 1994a; MÜLLING und BUDRAS, 1998) lässt sich auch ein Glykoproteinanteil nachweisen, der in allen Segmenten ähnlich hoch ist, während der Phospholipidanteil innerhalb der Segmente variiert. Der Kohlenhydratanteil sichert hierbei den Zellzusammenhalt, während der Lipidanteil als semipermeable Barriere fungiert. Zudem erhöht er die Resistenz des Hornes gegenüber chemischen und mikrobiellen Noxen (BUDRAS und BRAGULLA, 1991; MÜLLING und BUDRAS, 1998). MÜLLING (1993) schreibt dem Interzellularkitt auch eine Funktion als Wasserspeicher zu.

Aufgrund seines Gehaltes an Hydrolasen übt die Kittsubstanz auch eine lysosomale Funktion aus (BUDRAS und BRAGULLA, 1991). Ein wichtiges Enzym der MCG`s sowie des Interzellularkitts ist die saure Phosphatase. Ihre Aktivität variiert in den einzelnen Segmenten des Pferdehufes. Im Stratum corneum des Saum- und Ballensegmentes ist eine hohe, im Sohlen- und Strahlsegment eine mittlere und im Kronsegment eine schwache Aktivität festzustellen (ANTHAUER, 1996). BOLLIGER (1991) und BOLLIGER und GEYER (1992) weisen vor allem hohe Aktivitäten in den Markräumen, vor allem des Saum-, Strahl- und Kronhorns, nach. GEYER (1984) stellt beim Schwein ebenfalls sehr hohe Aktivitäten in den Markzellen fest, besonders wenn die Markräume sehr weit sind. LEACH (1993) weist die saure Phosphatase auch in einigen Zellen des Stratum germinativum des Pferdehufes nach, nicht jedoch extrazellulär. Im Stratum corneum ist die positive Reaktion mit der Zellmembran und zum Teil mit Organellresten assoziiert.

BUDRAS und BRAGULLA (1991) schreiben den Enzymen der MCG`s eine intra- und extrazelluläre Lysosomenfunktion zu. In der Zelle ist es verantwortlich für die Auflösung der Organellen und der Aushärtung der Zellen bei der Verhornung, außerhalb der Zelle löst es an der Verhornungsgrenze die desmosomalen Verbindungen und bewirkt die physiologische Hornzelldesquamation. Dies bestätigt die Untersuchungen von FREINKEL und TRACZYK (1983), die außerdem einen Konzentrationsanstieg

am Übergang vom Stratum granulosum zum Stratum corneum der Haut bemerken. Durch die hohe Konzentration im Röhrchenmark wird ein Herausbröckeln der Markzellen und Eindringen von Schmutz und Infektionserregern wesentlich erleichtert (ANTHAUER, 1996).

Weiterhin konnten BOLLIGER (1991) und BOLLIGER und GEYER (1992) eine positive Reaktion der Zellmembranen besonders des äußeren und mittleren Kronhorns auf den Nachweis einer unspezifischen Esterase und einer Magnesium-abhängigen ATPase nachweisen. Beim Schaf findet sich zusätzlich eine β -Glukuronidase (ROSSKOPF und GEYER, 1987). In der Rattenhaut ist zusätzlich eine Sulfatase, Phospholipase und Protease ausgebildet (FREINKEL und TRACZYK, 1983).

10. Das marginale Band (cornified envelope)

Bei der Keratinisierung werden die Hornzellen angefüllt mit Keratinfilamenten, die in eine amorphe Proteinmatrix eingehüllt sind. Dieser Komplex wird von einer breiten Membran umgeben, die durch viele Disulfid- und Wasserstoffbrücken stabilisiert wird und gegen Keratinyse äußerst resistent ist (MATOLTSY, 1976). Das marginale Band besteht aus Proteinen, die aus Vorläufermolekülen synthetisiert werden (RUHRBERG et al., 1996), die durch das Enzym Transglutaminase kovalent miteinander verbunden werden (REICHERT et al., 1993). Es stabilisiert zusammen mit den Keratinfilamenten die Hornzelle (ELIAS und FRIEND, 1975).

Die Plasmamembran der Basalzelle hat im menschlichen Nagel eine Breite von ca. 8 bis 10 nm und besteht aus drei Schichten. Während der fortschreitenden Differenzierung der Zelle kommt es zu einem Niederschlag von elektronendichtem Material an der inneren Cytoplasmaoberfläche, das im Fingernagel eine Breite von 16 bis 18 nm aufweist. Da es erst am Übergang vom Stratum germinativum zum Stratum corneum, also nach der Exozytose des Materials aus den MCG's, gebildet wird, nehmen letztere nicht an dessen Bildung teil (HASHIMOTO, 1971b).

Im Fingernagel besitzt das marginale Band eine elektronendichte innere und äußere Linie und eine elektronendurchlässige Mittelschicht. Während die äußere Linie oft mit der inneren Schicht der Plasmamembran fusioniert ist, grenzt die innere Linie an Filamente oder dichten amorphen Zelldetritus (HASHIMOTO, 1969). HARNISCH

(1996) erkennt im Stratum corneum des Kronsegmentes vom Pferd in der Regel nur zwei Schichten der Plasmamembran. Diese besteht aus einer äußeren, schmalen, elektronendichten Lage und einer doppelt so breiten, elektronendurchlässigen inneren Schicht, an die sich manchmal eine dritte elektronendichte schmale Lage anschließt. An einigen Stellen geht diese Schichtung auch völlig verloren, hier erscheint die Membran als verdickt und besonders elektronendicht, oder die äußere Schicht nimmt an Elektronendichte und Breite zu. Dort, wo sich die Plasmamembran in die Zelle hineinfaltet, ist kein marginales Band ausgebildet. In der vollständig verhornten Zelle ist es unter Umständen wegen seiner geringer werdenden Elektronendichte und der höher werdenden Elektronendichte des Cytoplasmas schwer zu erkennen (FARBMANN, 1966; HASHIMOTO, 1971a und 1971b). In den obersten Lagen des Stratum corneum sollen die gealterten Hornzellen teilweise kein marginales Band mehr enthalten, ihre Plasmamembran ist jedoch im Fingernagel noch ebenso dick wie im Stratum germinativum (HASHIMOTO, 1969), wohingegen die Zellmembran der vollständig verhornten Zellen der menschlichen Haut doppelt so dick wie die der unverhornten Zellen ist (MERCER und MATOLTSY, 1969). FROHNES (1999) erkennt dagegen auch in den alten Hornzellen des Sohlen-, Ballen- und Strahlsegmentes des Pferdehufes ein kontinuierliches marginales Band, das sowohl in den Röhren- und Zwischenröhrenhornzellen, als auch in den Markzellen eine gleiche Struktur aufweist. Im Kronsegment soll nur in den ersten Zelllagen des Stratum corneum ein bruchstückartig angeordnetes marginales Band ausgebildet sein (LEACH, 1993; ANTHAUER, 1996). ELIAS und FRIEND (1975) sowie MARTINEZ und PETERS (1971) können kein marginales Band in solchen Arealen der Zellhülle nachweisen, wo Desmosomen oder Gap-Junctions ausgebildet sind, finden es aber auch noch in den obersten Schichten des Stratum corneum.

11. Die interzellulären Verbindungen

In der lebenden und verhornten Epidermis des Kronhorns (LEACH, 1993) sowie des Blättchenhorns (LEACH und OLIPHANT, 1983) des Pferdehufs befinden sich zahlreiche Desmosomen. Sie bestehen aus zwei der cytoplasmatischen Seite der Plasmamembran aufgelagerten Haftplatten ("attachment plaques"), an denen die Inter-

mediärfilamente verankert sind (DROCHMANS et al., 1978). Die Keratinfilamente enden nicht direkt an den desmosomalen Plaques, sondern sind von diesen durch eine relativ elektronendichte Zone getrennt. Die Haftplatten bestehen aus kondensiertem fibrösem Material, das an der Cytoplasmaoberfläche in feine Filamente ausfranst, die in die Keratinfilamente übergehen (BRODY, 1960; MATOLTSY, 1975; KELLY und SHIENVOLD, 1976). Im interzellulären Bereich der Desmosomen befindet sich feines filamentöses Material. Zwischen den Desmosomen zweier angrenzender Zellen ist der Interzellulärspalt 22 bis 35 nm weit (STAEHELIN, 1979). Im Kronhorn des Pferdes stellen sich die Desmosomen als lokale Verdickungen der Plasmamembran dar (HARNISCH, 1996).

In der Haut des Menschen und der Maus befinden sich die Desmosomen meist auf villusartigen Vorsprüngen der Hornzelle, die zum Teil die Kanten anderer Hornzellen überlappen (MENTON und EISEN, 1971). Auch KELLY und SHIENVOLD (1976) finden sie hauptsächlich auf Vorwölbungen der Zelle.

Durch enzymatische Einwirkung wird im Laufe der Verhornung eine Umstrukturierung der Desmosomen verursacht, so dass bis weit ins Stratum corneum hinein noch Desmosomenreste erkennbar sind (MÜLLING, 1993; ANTHAUER, 1996). KONO-HANA et al. (1987) beobachten während der Differenzierung der epidermalen Zellen am Maul des Rindes eine Erweiterung des Interzellulärspaltes im Desmosom. Auch hier befinden sich diese Interzellularverbindungen in der gesamten Epidermis, sie werden jedoch in den äußeren Schichten des Stratum corneum seltener, was zu der Annahme führt, dass sie eine wichtige Rolle in der Zelldesquamation spielen. Auch FROHNES (1999) erkennt im Sohlen-, Strahl- und Ballenhorn des Pferdes im gesamten Stratum corneum Desmosomenreste. LEACH (1993) weist im Stratum corneum des Pferdehufs nur noch wenige Desmosomen nach. HASHIMOTO (1970) bemerkt im Fingernagel kurz vor der Exozytose des Materials aus den MCG's einen deutlichen Anstieg der Desmosomenzahl.

Eine Besonderheit der Desmosomen findet man in der Verbindung der Basalzellen mit der darunterliegenden Basalmembran. Hier werden Hemidesmosomen ausgebildet, deren Aufbau dem eines halben Desmosoms entspricht (OVERTON, 1974).

Desmosomen bestehen zu 76 % aus Proteinen mit einem Molekulargewicht von 150-230 kDa, zu 17 % aus Kohlenhydraten und zu 10 % aus Lipiden (MATOLTSY, 1975; DROCHMANS et al., 1977).

Gap Junctions werden überwiegend dort gefunden, wo die Zellmembran im Stratum spinosum Fortsätze ausbildet, die mit denen der benachbarten Zelle interagieren. Sie besitzen ein unilaterales relativ elektronendurchlässiges Band (LEACH und OLIPHANT, 1983; LEACH, 1993). Die Gap Junctions stellen Membranregionen dar, in denen der Interzellularspalt nur 2 bis 3 nm breit ist. Durch diese Zwischenzellverbindungen wird die Kommunikation benachbarter Zellen sowie der Austausch der für die Differenzierung benötigten Substanzen ermöglicht (STAEHELIN, 1974).

Annular Gap Junctions entstehen vermutlich durch Abschnürung von Zellverbindungen an ihrer Basis und deren Verlagerung ins Cytoplasma, wo sie ringförmige Strukturen bilden (HAYWARD und KENT, 1983). DIRKS (1985) sowie LEACH und OLIPHANT (1983) und MÜLLING (1993) gehen dagegen von einer Bildung durch Ausstülpung eines Cytoplasmafortsatzes in eine benachbarte Zelle aus. Unter Umständen dient dies, in Anpassung an die Volumen- und Formveränderung der Zellen bei der Verhornung, als Möglichkeit, die Anzahl der Membranen der Zellen zu reduzieren, wodurch deren Mobilität erhöht wird. Es werden auch doppelte, drei- und vierfache Annular Gap Junctions im Plasma ausgebildet, in denen Mitochondrien, rauhe Endoplasmatische Retikula und MCG's enthalten sein können (LEACH und OLIPHANT, 1983). Das in ihnen eingeschlossene Cytoplasma ist elektronendichter als das sie umgebene (LEACH und OLIPHANT, 1983). Die Desmosomen, die eine wichtige Funktion in der Adhäsion der Zellen spielen, rücken durch die Bildung der Annular Gap Junctions näher aneinander (LEACH und OLIPHANT, 1984). DIRKS (1985) sieht ihre Bedeutung in der Weitergabe von Zellmembranmaterial und darin eingeschlossenen Nährstoffen in höhere Zellagen, da sich dort die Form und Größe der Zellen ändert.

Im Kronhorn des Pferdehufs sind Gap Junctions nicht mehr im oberen Drittel des Stratum spinosum zu finden, während Annular Gap Junctions über die gesamte Stachelzellschicht verteilt sind (ANTHAUER, 1996). Letztere sind im Stratum corneum nicht mehr nachweisbar (LEACH und OLIPHANT, 1984). Auch ELIAS et al. (1977), LEACH (1993), ANTHAUER (1996) und HARNISCH (1996) können hier weder Gap Junctions noch Annular Gap Junctions erkennen, wohingegen HASHIMOTO (1970) und LEACH und OLIPHANT (1983) sie auch in den Hornzellen noch vorfinden. Vermutlich stellen sie im Hufhorn keine wichtige interzelluläre Verbindung dar (LEACH und OLIPHANT, 1983). FROHNES (1999) erkennt auch bei ihren Untersuchungen des Pferdehufes sowohl Gap Junctions als auch Annular Gap Junctions.

In enger Assoziation mit den Gap Junctions werden im distalen Drittel des Stratum spinosum, nach der Ausschüttung des Inhalts der MCG`s, auch Septate-like Junctions ausgebildet, in deren ca. 18 nm weitem Interzellulärspalt mäßig elektrodichtes Material zu finden ist. Besonders zahlreich sind sie im Stratum corneum, wo sie eine wichtige Rolle in der Zell-zu-Zell-Adhäsion spielen sollen. Unter Umständen entstehen sie aus Gap-Junctions, deren Interzellulärspalt durch Material aus den MCG`s geweitet wird (LEACH, 1993).

12. Die Hornqualität

Die Qualität des Horns wird durch intra-und interzelluläre Faktoren sowie die Architektur des Hornzellverbandes bestimmt. Erstere besitzen einen Einfluss auf die Architektur der Zelle, während die interzellulären Faktoren einen Einfluss auf die Verbindung der Hornzellen untereinander ausüben.

Zu den intrazellulären Faktoren werden die Keratine, die Intermediärfilament-assoziierten Proteine (IFAP) sowie die Architektur der einzelnen Hornzelle gezählt. Der Interzellulärkitt bestimmt die interzellulären Faktoren (BUDRAS und HUSKAMP, 1995). Von diesen sogenannten endogenen Einflussfaktoren sind die durch die Umwelt bedingten exogenen Einflussfaktoren zu trennen (PELLMANN et al., 1993).

12.1 Endogene Einflussfaktoren auf die Hornqualität

a) Intrazelluläre Einflussfaktoren auf die Hornqualität

Zu den intrazellulären Faktoren zählen der Verhornungstyp sowie die Art, Menge und Vernetzung der Keratinproteine.

Durch Oxidation der in den Aminosäuren der lebenden Epidermis zahlreich vorhandenen Sulfhydrylgruppen werden Disulfidbrücken ausgebildet, wodurch die Keratine stabilisiert werden. Außerdem entstehen noch weitere kovalente und nicht-kovalente Bindungen, deren Anzahl die Festigkeit des Horns bestimmen (MERCER, 1958; BRAGULLA et al. 1992; PELLMANN et al., 1993). Die Struktur und die Härte der Keratine sind zurückzuführen auf die Anzahl der gebildeten Sulfhydryl- und Disulfidbrü-

cken. Im harten Kronhorn des Pferdehufes befinden sich beispielsweise viele SS-Gruppen und relativ wenig SH-Gruppen, wohingegen im weicheren Horn der weißen Linie relativ viele freie SH-Gruppen ausgebildet werden (BRAGULLA et al., 1994; MÜLLING et al., 1994b). Diese Reaktionsgruppen sind an bestimmte Strukturen des Hornzellverbandes gebunden. Im Kronhorn des Pferdehufes nimmt die Konzentration der SH-Gruppen zur Verhornungsgrenze hin zu und ist im noch jungen Stratum corneum am höchsten. Im voll ausgereiften Horn ist ihr Gehalt dagegen niedrig, da sie sich zu SS-Gruppen vernetzt haben. Letztere sind besonders in der Röhrrchenrinde und im Zwischenröhrrchenhorn in hoher Konzentration vorzufinden (PELLMANN et al., 1993). Diese Konzentrationsunterschiede kann MÜLLING (1993) bei der Rinderklaue bestätigen. GEYER (1980) weist im gesamten Stratum corneum der Schweineklaue SH-Gruppen nach. Im Kronhorn sind hierbei in den Markräumen aller Hornröhrrchen sowie in der Hornröhrrchenrindenschicht der Innen- und Mittelzone relativ wenig Sulphydrylgruppen nachzuweisen, wohingegen die Außenzone des Kronsegmentes sowie die marknahen Rindenzellen des gesamten Kronhornes reich an Sulphydrylgruppen sind. Im Zwischenhorn ist eine mittlere Reaktionsintensität festzustellen. MÜLLING (1993) weist bereits im Stratum basale der Rinderklaue beide Gruppen nach. Dagegen erkennen MATOLTSY und SINESI (1957) in der menschlichen Haut SS-Gruppen nur im Stratum corneum, wohingegen SH-Gruppen über die gesamte Epidermis verteilt sind. MATOLTSY und PARAKKAL (1967) finden jedoch auch Disulfidbrücken in der lebenden Epidermis. LARSSON et al. (1956) können keine Sulphydrylgruppen im Stratum corneum mehr nachweisen.

Auch die Art der Keratine spielt eine Rolle für die Hornqualität. Im harten Kronhorn des Pferdes befinden sich viele langkettige, schwere, in Bündeln angeordnete Zytokeratine mit hoher Stabilität, während im weich-elastischen Horn des Ballensegmentes kurz- bis mittellangkettige Proteine auftreten, die ein unregelmäßiges, verformbares Netzwerk bilden (PELLMANN et al., 1993). Die Kettenlänge und damit das Molekulargewicht der Keratine wird durch die Art der sie bildenden Aminosäuren (sauer, basisch oder aromatisch) bestimmt (BUDRAS und HUSKAMP, 1995).

b) Interzelluläre Einflussfaktoren auf die Hornqualität

In der lebenden Epidermis wird die interzelluläre Verbindung durch miteinander verzahnte, fingerförmige Zellfortsätze sowie verschiedene interzelluläre Kontakteinrich-

tungen bewirkt. Diese Funktion übernimmt in der verhornten Epidermis der Interzellularkitt (BUDRAS und HUSKAMP, 1995).

Die Festigkeit dieser interzellulären Verbindung resultiert aus ihrer chemischen Zusammensetzung, Menge und Verteilung. Sie ist umgekehrt proportional zur Weite des Interzellularspaltes und damit zur quantitativen Verteilung der Kittsubstanz (MÜLLING et al., 1994a). Im Kron- und Ballensegment des Pferdehufes ist wenig Kitt gleichmäßig in einem sehr engen Interzellularspalt verteilt. Im Kappen- und Terminalhorn sind nur geringe Kittmengen in großblasigen Erweiterungen des Interzellularspaltes vorhanden, so dass die Zellen leicht herausbröckeln können (BUDRAS und HUSKAMP, 1995). Die höchsten MCG- und Kittmengen befinden sich beim Pferd im Saum- und Ballensegment (ANTHAUER, 1996). FROHNES (1999) beobachtet im Ballen-Strahlsegment des Pferdehufes eine große Menge Interzellularkitt, der sich in zahlreichen großblasigen Erweiterungen befindet, während sich das Sohlensegment durch einen gleichmäßig engen Interzellularspalt mit wenig Kittsubstanz auszeichnet. Im harten Horn der Rinderklaue ist der Interzellularspalt relativ gleichmäßig eng und enthält wenig Interzellularkitt, wobei in größeren Abständen auch Dilatationen mit mehr Kittsubstanz zu finden sind. Im weichen Horn ist der Interzellularspalt dagegen unregelmäßig, zum Teil blasenförmig erweitert und enthält eine große Menge an Interzellularkitt (MÜLLING et al., 1994a).

Der Kohlenhydratanteil der MCG's, besonders der Anteil an Glykoproteinen, ist verantwortlich für die Haftung der Zellen untereinander. Der Interzellularzement des Saum- und Ballenhornes enthält viel Glykolipide, wodurch die Elastizität des Gewebes unterstützt wird. Der Phospholipidanteil des Interzellularkitts ist mitverantwortlich für das Abschliffen der Hornzellen, während der Glykolipidanteil eine flexible Verbindung der Hornzellen herstellt (BUDRAS und HUSKAMP, 1995).

c) Architektur des Hornzellverbandes als Einflussfaktor auf die Hornqualität

Die Hornzellen des Pferdehufes sind entsprechend den Verhältnissen in der benachbarten Lederhaut als Hornröhrchen mit dem sie umgebenen Zwischenröhrchenhorn oder als Hornblättchen angeordnet. Diese Architektur ist unter anderem verantwortlich für die Härte des Hornes (BRAGULLA et al., 1994).

BRAGULLA et al. (1994) sowie BUDRAS und HUSKAMP (1995) berichten, dass die Qualität und die Stabilität des Hornes durch den Durchmesser und die Dichte der Hornröhrchen, das Verhältnis zwischen Mark- und Rindenschicht, den Durchmesser

des Markraumes und die Breite der Hornröhrchenrinde beeinflusst wird. Beim Kronhorn des Pferdehufs ermittelt BUCHER (1987) in der Innenzone ca. 8 Röhrchen/mm², in der Außenzone ca. 14 Röhrchen/mm². PELLMANN et al. (1993) geben für das gesamte Kronhorn dagegen Werte von ca. 7 Röhrchen/mm² und ein Verhältnis der Röhrchenrinde zum Röhrchenmark von 40:1 an. Das Verhältnis von tubulärem zu intertubulärem Horn beträgt 1:2. ANTHAUER (1996) findet dagegen nur ein Verhältnis von Röhrchenrinde zu Röhrchenmark von bis zu 5:1. Im Ballenhorn des Pferdehufs findet man dagegen eine Röhrchenanzahl von 20/mm², ein Verhältnis von Röhrchenrinde zu Röhrchenmark von 15:1 und ein Verhältnis von tubulärem zu intertubulärem Horn von 15:1 (PELLMANN et al., 1993).

Beim Schwein beträgt die Röhrchenanzahl im Kronsegment 105/mm², der Markraum ist eng, in der Sohle beträgt die Röhrchenzahl 42/mm², der Markraum ist weit (GEYER, 1980). Auch HÄRTEL et al. (1986) ermitteln bei Schweinen Werte von 110-130 Röhrchen/mm² im Kronhorn. Der Flächenanteil der Markräume an der Gesamtfläche beträgt nach seiner Auffassung 1 bis 5 %. Nach der Auffassung von DIETZ und PRIETZ (1981) besitzt stabiles Klauenhorn eine hohe Röhrchenanzahl pro Flächeneinheit, da hierdurch die Wasseraufnahmekapazität des Zwischenröhrchenhorns herabgesetzt wird, was die Härte positiv beeinflusst. Außerdem soll der Quotient von Röhrchenrinde zu Röhrchenmark möglichst hoch sein, um eine gute Klauenqualität zu gewährleisten.

Physikalisch lässt sich die Härte durch die Kugeleindruckmethode ermitteln, bei der die Eindringtiefe einer Kugel in das Horn ermittelt wird (BRAGULLA et al., 1994). Die Festigkeit des Kronhorns im Pferdehuf beträgt ca. 6 Kp/mm² (GEYER und BUDRAS, 1989). Beim Rind beträgt sie ca. 7 Kp/mm², beim Schwein ca. 6,5 Kp/mm² (BOHLI et al., 1991). LEACH und ZOERB (1983) führen Härtemessungen am Kronhorn des Pferdehufes durch und stellen dabei Unterschiede zwischen dem inneren und äußeren Anteil fest. Letzterer besitzt eine größere Härte und einen geringeren Feuchtigkeitsgehalt. Dies ist zurückzuführen auf den unterschiedlichen histologischen und zytologischen Aufbau. Die Pigmentation spielt dagegen keine Rolle. Dies können LANDEAU et al. (1983) bestätigen. Außerdem stellen sie fest, dass die distalen, älteren Hufteile härter sind als die weiter proximal gelegenen. Sie bezeichnen den Huf als viskös-elastisches Gewebe. DOUGLAS (1997) findet bei ihren Untersuchungen im äußeren Kronhorn höhere Werte für die Härte als im inneren. Weiterhin ist eine

Abhängigkeit der Härte des Horns von dessen Feuchtigkeitsgehalt zu verzeichnen (ZENKER, 1991; DOUGLAS, 1997; STERN, 2000). SPITZLEI (1996) bestätigt dies und erkennt, dass Horn minderer Qualität eine im Vergleich zu intaktem Horn geringere Härte aufweist. Eine hohe Härte muss dabei jedoch keine gute Hornqualität bedingen, da hartes Horn häufig spröde ist (ZENKER, 1991).

FROHNES (1999) führt zum Vergleich mit ihren Proben vom Sohlen- und Ballenstrahlsegment auch Härte- und Feuchtigkeitsmessungen am Kronhorn durch und ermittelt dort eine durchschnittliche Härte von 77,1 Shore-Einheiten. Das weiche Ballenhorn hat dagegen nur eine Härte von 71,1 Shore-Einheiten.

Die Feuchtigkeit des Pferdehufes ermitteln MIYAKI et al. (1974) durch Trocknen und vorherigem sowie anschließendem Wiegen von Hornproben aus verschiedenen Segmenten. Der Wassergehalt der Hufwand beträgt ca. 27,1 %, der der Sohle 33,7 % und der des Strahls 38,7 %. Hierbei ist es unwichtig, ob es sich um Vorder- oder Hinterhufe beziehungsweise pigmentierte oder unpigmentierte Hufe handelt. Bei Stuten ist der Feuchtigkeitsgehalt allerdings niedriger als bei Hengsten. DIETZ und PRIETZ (1981) glauben dagegen, dass pigmentiertes Horn widerstandsfähiger gegen äußere Einflüsse ist als unpigmentiertes.

BERTRAM und GOSLINE (1987) ermitteln im Pferdehuf einen Feuchtigkeitsgehalt von 17 bis 24 % bei einer Luftfeuchtigkeit von 75 %. Hier ist die Härte des Gewebes und die Resistenz gegen Druck oder Zug am besten. Ein weiter abnehmender Wassergehalt steigert zwar die Härte, verbessert aber nicht die Hornqualität. LEACH und ZOERB (1983) stellen im Kronhorn des Pferdes eine Abnahme der Feuchtigkeit von innen nach außen fest. Auch KÜNG (1991) weist im äußeren Kronhorn eine im Vergleich zum inneren Kronhorn erhöhte Zugfestigkeit nach, die sich unter anderem durch den geringeren Wassergehalt erklären lässt.

Bei den Untersuchungen von FROHNES (1999) lassen sich starke Unterschiede in Abhängigkeit der verschiedenen Segmente feststellen. Während das Kronhorn nur einen Feuchtigkeitsgehalt von 19,4 % aufweist, lässt sich im Ballenhorn eine Feuchte von 38,6% feststellen. Diese segmentbedingten Unterschiede ermitteln auch SPITZLEI (1996) beim Pferd und MÜLLING et al. (1994b) beim Kalb. Erstgenannte Autorin stellt fest, dass Horn minderer Qualität einen höheren Wassergehalt aufweist als intaktes Horn.

d) genetische Einflussfaktoren auf die Hornqualität

JOSSECK et al. (1995) und ZENKER (1991) ermitteln bei ihren Untersuchungen an Lipizzanerpferden ein gehäuftes Auftreten von Hufkrankheiten innerhalb bestimmter Familien. Im Klauenhorn des Rindes soll die Anzahl der Röhren sowie die Röhrenggröße genetisch bestimmt sein (DIETZ und PRIETZ, 1981). Auch PATAN (2001) erkennt bei den von ihr untersuchten Przewalskipferden einen Einfluss der Genetik auf die Hornqualität.

12.2 Exogene Einflussfaktoren auf die Hornqualität

Zu den exogenen Faktoren zählen die von außen auf das Horn einwirkenden Agentien (MÜLLING, 1993) sowie die in unterschiedlicher Qualität und Quantität zugeführten Nährstoffe (MÜLLING et al., 1999). Weiterhin wird ein Einfluss der Jahreszeit auf die Hornqualität diskutiert (SCHMITT, 1998).

a) Einfluss der Umwelt auf die Hornqualität

Durch innere oder äußere Einflüsse kann es zu Mikrozirkulationsstörungen in der Lederhaut und infolge der herabgesetzten Nährstoffzufuhr zu Verhornungsstörungen der lebenden Epidermis kommen. Dies kann sowohl durch Druck von außen oder durch vasoaktive endogene Substanzen herbeigeführt werden. Durch die Beeinflussung der Keratine der Hornzellen und des Interzellularkitts wird die Barrierefunktion der Epidermis herabgesetzt (MÜLLING et al., 1997). Ebensolche Folgen übt der Einfluss von Gülle auf das Horn aus (MÜLLING, 1993). Eine bakterielle Invasion kann zur Zerstörung vor allem des Röhrenmarks führen, wodurch hohle Hornzylinder entstehen, die gegenüber einer weiteren Besiedlung von Keimen sehr anfällig sind. Dies findet häufig im Bereich der weißen Linie des Pferdes statt (BUDRAS und SCHIEL, 1996). SCHMITT (1998) und KEMPSON (1987) vermuten dagegen, dass die bakterielle Besiedlung des Hornes sekundär nach einer Vorschädigung des Hufes mit nachfolgenden Zellablösungen stattfindet.

b) Einfluss der Ernährung auf die Hornqualität

Eine ausreichende Zufuhr an Mineralstoffen und Vitaminen ist ein entscheidender Faktor für die Hornqualität. So führt zum Beispiel ein Mangel der schwefelhaltigen

Aminosäure Cystein zu einer qualitativ minderwertigen Bildung der Keratine und des marginalen Bandes (MÜLLING et al., 1999), während ein Mangel an essentiellen Fettsäuren die Barrierefunktion des Interzellularkitts herabsetzen kann (ELIAS, 1981).

Eine besondere Bedeutung unter den Mineralstoffen besitzt das Calcium, da es für die Bildung des marginalen Bandes (RICE und GREEN, 1979) sowie der IFAP (DALE et al., 1993) ein wichtiger Faktor ist. Ein Zinkmangel oder eine schlechte Zinkverwertung verursacht ebenfalls eine verminderte Hornqualität (SPITZLEI, 1996), da es die Ausbildung der Disulfidbrücken zwischen den Keratinfilamenten fördert (GAN und STEINERT, 1993). Die Versorgung mit den Spurenelementen Kupfer und Selen lässt keine Einflüsse auf die Hornqualität erkennen (SPITZLEI, 1996).

Unter den Vitaminen ist das Biotin der am meisten untersuchte Futterzusatzstoff. Es führt beim Pferd zu einer makroskopisch und mikroskopisch verbesserten Hornqualität. Dies lässt sich aber erst nach mehreren Monaten feststellen (SCHMITT, 1998). HOCHSTETTER (1998) stellt beim Rind einen Einfluss auf die Zusammensetzung des Interzellularkitts und der Keratinfilamente fest. Durch Biotinmangel kommt es zu einer verminderten Keratinfilamentbildung im Stratum spinosum der Rinderklaue (MÜLLING et al., 1999).

c) Jahreszeitliche Einflussfaktoren auf die Hornqualität

Nach den Angaben von PATAN und BUDRAS (2000) übt auch die Jahreszeit, zu der das Horn gebildet wird, einen deutlichen Einfluss auf dessen Qualität aus. Horn, das vermutlich in den Sommermonaten gebildet wurde, lässt im Gegensatz zu Horn, das in der kühleren Jahreszeit gebildet wurde, weniger Hornröhrchen pro Flächeneinheit erkennen. Sie besitzen einen großen Markraum. Weiterhin ist der Interzellularspalt zwischen den Hornzellen häufig großblasig erweitert. Aus diesem Grund ist von einer geringeren Hornqualität des „Sommerhorns“ im Vergleich zum „Winterhorn“ auszugehen.

Das Kronhorn des Pferdehufes besitzt im Winter eine geringere Wachstumsintensität als im Sommer, wo die Hufe den schlechtesten Zustand aufweisen (LEU, 1987). Besonders trockene und rissige Hufe findet auch SCHMITT (1998) bei seinen Untersuchungen am Ende des Sommers. JOSSECK (1991) stellt keinen Zusammenhang zwischen der Hornqualität und der Hornbildungsrate fest.

In der Klaue des Rindes ermitteln DISTL et al. (1982) elf verschiedene Keratine, wobei sechs im Auftreten und der Menge stark in Abhängigkeit von der Jahreszeit variieren sollen.

13. Die Hufhornbildung

LEU (1987) misst die Wachstumsrate bei Kalt- und Warmblutpferden sowie bei Isländern. Er stellt fest, dass das Kronhorn der ersten beiden Pferderassen 8 bis 9 mm in 28 Tagen nach distal wächst, wohingegen die Wachstumsgeschwindigkeit der Ponies nur 5 mm in 28 Tagen beträgt. Unterschiede an der Vorder-, Seiten- und Trachtenwand sind nicht festzustellen. Allerdings ist eine Verminderung der Wachstumsrate um 1 bis 2 mm während der Wintermonate zu erkennen, da sie durch die Bewegungsintensität und die Umgebungstemperatur beeinflusst wird. Auch HERZBERG (1996) kann bei Shetlandponys keine Abhängigkeit der Wachstumsrate vom Geschlecht feststellen, die durchschnittlichen Werte von 6,8 mm in 28 Tagen unterscheiden sich weder an den Vorder- noch an den Hinterhufen. JOSSECK et al. (1995) ermitteln eine Wachstumsgeschwindigkeit des Kronhorns der Lipizzanerpferde von durchschnittlich 7mm/28 Tage. Diese zeigt eine Abhängigkeit von der Jahreszeit, im Winter fällt die Hornproduktion geringer aus (JOSSECK, 1991). SCHREYER (1997) erkennt beim Deutschen Reitpferd etwas niedrigere Werte der Hornproduktion von durchschnittlich 6,4 mm/28 Tage. Im Winter, das heißt von November bis April, ist die Wachstumsrate allerdings um ungefähr 2 mm verringert. Dies ist vermutlich auf eine veränderte Bewegungsaktivität, eine geringere Umgebungstemperatur und eine Änderung der Nahrungszusammensetzung bedingt. Auch WINTZER (1986) vermutet durch seine Untersuchungen am Hauspferd einen Einfluss der Bewegungsintensität auf die Wachstumsrate. Er ermittelt Werte der Wachstumsrate von etwa 13 bis 17 mm in 28 Tagen. Auch bei den von PATAN und BUDRAS (2000) sowie PATAN (2001) erstellten Befunden am Przewalskipferd lässt sich in den Sommermonaten eine höhere Bewegungsaktivität und ein höheres Körpergewicht der Pferde erkennen. Auch die Hufhornproduktion sowie der Hornabrieb sind zu dieser Jahreszeit am größten. Die durchschnittliche Hornproduktion erreicht im Gegensatz

zum Hauspferd bei sehr deutlichen saisonalen Unterschieden jedoch nur Werte von 5,8 mm/28 Tage.

POLLITT (1990) ermittelt durch Markierung mit radioaktiven Isotopen unterschiedliche Wachstumszonen im Zehenrückenteil des Pferdehufes. Das innere Kronhorn wächst 7 mm in 28 Tagen, während das äußere 10 mm in 28 Tagen nach distal geschoben wird.