

**Neuropeptid Y (NPY), Substanz P (SP) und
Vasoaktives Intestinales Polypeptid (VIP) in den
visuellen Bahnen in Di- und Mesencephalon
des Haushahnes, *Gallus gallus domesticus***

Inaugural-Dissertation zur Erlangung
des Grades eines Doktor med. vet.
beim Fachbereich Veterinärmedizin
der Justus-Liebig-Universität Gießen

Claudia Naumann

Aus dem Institut für Veterinär-Anatomie-
-Histologie und –Embryologie
der Justus-Liebig-Universität Gießen
Betreuer: Prof. Dr. G. Hummel
und
Institut für Anatomie und Zytobiologie
der Justus-Liebig-Universität Gießen
Betreuerin: Prof. Dr. S. Blähser

**Neuropeptid Y (NPY), Substanz P (SP) und
Vasoaktives Intestinales Polypeptid (VIP) in den
visuellen Bahnen in Di- und Mesencephalon
des Haushahnes, *Gallus gallus domesticus***

Inaugural-Dissertation zur Erlangung des
Grades eines Doktor med. vet.
beim Fachbereich Veterinärmedizin
der Justus-Liebig-Universität Gießen

eingereicht von
Claudia Naumann
Tierärztin aus Weilburg
Gießen 2005

Mit Genehmigung des Fachbereiches Veterinärmedizin
der Justus-Liebig-Universität Gießen

Dekan: Prof. Dr. M. Reinacher

Gutachter/in: Prof. Dr G. Hummel

Prof. Dr. S. Blähser

Tag der Disputation: 16.12.2005

„Ich erkläre: Ich habe die vorgelegte Dissertation selbständig und ohne unerlaubte fremde Hilfe und nur mit den Hilfen angefertigt, die ich in der Dissertation angegeben habe. Alle Textstellen, die wörtlich oder sinngemäß aus veröffentlichten oder nicht veröffentlichten Schriften entnommen sind, und alle Angaben, die auf mündlichen Auskünften beruhen, sind als solche kenntlich gemacht. Bei den von mir durchgeführten und in der Dissertation erwähnten Untersuchungen habe ich die Grundsätze guter wissenschaftlicher Praxis, wie sie in der „Satzung der Justus-Liebig-Universität Gießen zur Sicherung guter wissenschaftlicher Praxis“ niedergelegt sind, eingehalten.“

Für Doro

Inhaltsverzeichnis

Abkürzungsverzeichnis	4
1. Einleitung	7
2. Literaturüberblick	9
2.1. Die visuellen Bahnen	9
2.2. Tectofugale Bahn	9
2.3. Thalamofugale Bahn	13
2.3.1. Akzessorische Bahn	15
2.3.2. Vergleich zu Reptilien	17
2.4. Neuropeptide	19
2.4.1. Allgemeines	19
2.4.2. Neuropeptid Y (NPY)	19
2.4.3. Substanz P (SP)	21
2.4.4. Vasoaktives Intestinales Polypeptid (VIP)	22
2.5. Färbemethoden	24
2.5.1. Übersichtsfärbung	24
2.5.2. Immunzytochemische Färbung	24
3. Material und Methoden	25
3.1. Tiere	25
3.2. Methoden	25
3.2.1. Herstellung der Gewebeschnitte	25
3.2.2. Färbung der Gewebeschnitte	27
3.2.2.1. Übersichtsfärbung nach Klüver und Barrera	27
3.2.2.2. Immunzytochemische Färbung	28
3.2.3. Lichtmikroskopische Auswertung der Gewebeschnitte	32
3.2.4. Darstellung der Ergebnisse	32
3.2.4.1. Zeichnungen	32
3.2.4.2. Fotografien	32
4. Ergebnisse	33
4.1. Ergebnisse der lichtmikroskopischen Untersuchung	33
4.1.1. Zeichnerische Darstellung der drei Peptidsysteme in Di- und Mesencephalon	33
4.1.1.1. Horizontale Raumbene	34
4.1.1.2. Frontale Raumbene	60
4.1.1.3. Sagittale Raumbene	82

4.1.2.	Tabellarische Zusammenfassung der mikroskopischen Ergebnisse aus den drei Raumebenen unter Berücksichtigung der drei visuellen Hauptbahnen	103
4.1.2.1.	Immunreaktionen in und um Zentren der tectofugalen Bahn in Di- und Mesencephalon (Schema Seite 3)	103
4.1.2.2.	Immunreaktionen in und um Zentren der thalamofugalen Bahn in Di- und Mesencephalon (Schema Seite 6)	106
4.1.2.3.	Immunreaktionen in und um Zentren der akzessorischen Bahn in Di- und Mesencephalon (Schema Seite 8)	107
4.1.3.	Fotografische Darstellung der Ergebnisse	108
5.	Diskussion	119
5.1.	Diskussion der untersuchten Tiere	119
5.2.	Diskussion der Methoden	119
5.2.1.	Herstellung der Gewebeschnitte	119
5.2.2.	Färbung der Gewebeschnitte	120
5.2.2.1.	Übersichtsfärbung nach Klüver und Barrera	120
5.2.2.2.	Immunzytochemische Färbung	120
5.3.	Diskussion der immunzytochemischen Ergebnisse	124
5.3.1.	Vergleich der eigenen Ergebnisse mit bei anderen Vogelarten beschriebenen Befunden unter Berücksichtigung funktioneller Aspekte	124
5.3.1.1.	Tectofugale Bahn	124
5.3.1.2.	Thalamofugale Bahn	135
5.3.1.3.	Akzessorische Bahn	137
5.3.1.4.	Hypothalamus	138
5.3.2.	Funktionelle Schlußfolgerungen	139
5.3.2.1.	NPY	139
5.3.2.2.	SP	140
5.3.2.3.	VIP	141
5.3.3.	Vergleich der Ergebnisse beim Vogel mit Untersuchungen bei verschiedenen Reptilienarten unter Berücksichtigung funktioneller Aspekte	143
5.3.3.1.	Tectofugale Bahn	143
5.3.3.2.	Thalamofugale Bahn	144
5.3.3.3.	Akzessorische Bahn	145
5.3.3.4.	Hypothalamus	145
5.3.4.	Phylogenetische Aspekte	146
6.	Zusammenfassung / Summary	148
6.1.	Zusammenfassung	148
6.2.	Summary	150
7.	Literaturverzeichnis	152

Abkürzungsverzeichnis

Nomenklatur entspricht, wenn nicht anders vermerkt, Nomina anatomica avium

AI	Archistriatum intermedium
AL	Ansa lenticularis
ALA	Nucleus ansae lenticularis rostralis (anterior)
ALP	Nucleus ansae lenticularis caudalis (posterior)
AOP	Area optica praetectalis (Repérant et al.1977)
BC	Brachium conjunctivum
CA	Commissura rostralis (anterior)
Cb	Cerebellum
CO	Chiasma opticum
CP	Commissura caudalis (posterior)
CT	Commissura tectalis
CVS	zentrifugales visuelles System
DGC	verlagerte Ganglienzellen von Dogiel
DLA	Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior) thalami
DLA _{lr}	Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior), pars laterorostralis (Miceli et al.1975 / Ehrlich und Mark 1984)
DLA _{mc}	Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior), pars magnocellularis (Miceli et al.1975 / Ehrlich und Mark 1984)
DLL	Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior), pars lateralis (Miceli et al.1975 / Ehrlich und Mark 1984)
DLL _d	Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior), pars lateralis, pars dorsalis (Miceli et al.1975)
DLL _l	Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior), pars laterolateralis (Güntürkün und Karten 1991)
DLL _m	Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior), pars lateromedialis (Güntürkün und Karten 1991)
DLL _v	Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior), pars lateralis, pars ventralis (Miceli et al.1975)
DLM	Nucleus dorsolateralis, pars medialis thalami
DLP	Nucleus dorsolateralis caudalis (posterior) thalami
DMA	Nucleus dorsomedialis rostralis (anterior) thalami
DMP	Nucleus dorsomedialis caudalis (posterior) thalami
DSD	Decussatio supraoptica dorsalis
E	Ectostriatum
EN	Ektopische Neurone (Repérant 1989)
Ep	ectostriatale Hüllschicht
FLM	Fasciculus longitudinalis medialis
FPL	Fasciculus prosencephali lateralis
FRL	Formatio reticularis lateralis
GC _t	Substantia grisea centralis
GL _d	Nucleus geniculatus lateralis, pars dorsalis
GL _{dp}	Nucleus geniculatus lateralis, pars dorsalis principalis
GL _v	Nucleus geniculatus lateralis, pars ventralis
HA	Hyperstriatum accessorium
HD	Hyperstriatum dorsale
HIS	Hyperstriatum intercalatum supremum
HIP	Tractus habenulo-interpeduncularis
HL	Nucleus habenularis lateralis

Abkürzungsverzeichnis

HM	Nucleus habenularis medialis
Hy	Hypothalamus
ICo	Nucleus intercollicularis
Imc	Nucleus isthmi, pars magnocellularis
IO	Nucleus isthmo-opticus
Ipc	Nucleus isthmi, pars parvocellularis
IPS	Nucleus interstitio-praetecto-subpraetectalis
LA	Nucleus lateralis anterior thalami
LdOPT	Nucleus lateralis dorsalis nuclei optici principalis thalami (Güntürkün und Karten 1991)
LHy	Regio lateralis hypothalami
LLd	Nucleus lemnisci lateralis, pars dorsalis
LLi	Nucleus lemnisci lateralis, pars intermedia
LM	Nucleus lentiformis mesencephali
LMmc	Nucleus lentiformis mesencephali, pars magnocellularis
LMpc	Nucleus lentiformis mesencephali, pars parvocellularis
LoC	Locus ceruleus
MLd	Nucleus mesencephalicus lateralis, pars dorsalis
Mn V	Nucleus motorius nervi trigemini
MPv	Nucleus mesencephalicus profundus, pars ventralis
nMOT	Nucleus marginalis tractus optici (Güntürkün und Karten 1991)
N V	Nervus trigeminus
N VIIIv	Nervus octavus, pars vestibularis
nBOR	Nucleus radialis opticae basalis
nPrV	Nucleus sensorius principalis nervi trigemini
NPY	Neuropeptid Y
nTSM	Nucleus tractus septomesencephali
OM	Tractus occipitomesencephalicus
OPT	Complexus principalis opticus thalami
OV	Nucleus ovoidalis
P	Pons
Pap	Nucleus papillioformis
PD	Nucleus praetectalis diffusus
PL	Nucleus pontis lateralis
PT	Nucleus praetectalis
QF	Tractus quintofrontalis
RGC	retinale Ganglienzelle
ROT	Nucleus rotundus
Ru	Nucleus ruber
SAC	Stratum album centrale
SNC	Nucleus suprachiasmaticus
SGC	Stratum griseum centrale
SGFS	Stratum griseum et fibrosum superficiale
SGP	Stratum griseum periventriculare
SLu	Nucleus semilunaris
SMe	Stria medullaris
SO	Stratum opticum
SP	Substanz P
SPC	Nucleus superficialis parvocellularis thalami
SpL	Nucleus spiriformis lateralis
SpM	Nucleus spiriformis medialis

SpRT	Nucleus suprarotundus (Güntürkün und Karten 1991)
SPT	Nucleus subpraetectalis
SRt	Nucleus subrotundus
T	Nucleus triangularis
Tel	Telencephalon
TIO	Tractus isthmo-opticus
TO	Tectum opticum
TOV	Tractus nuclei ovoidalis
TPc	Nucleus tegmenti pedunculo-pontinus, pars compacta (Substantia nigra)
TrO	Tractus opticus
TSM	Tractus septomesencephalicus
V III	Ventriculus tertius
VIP	Vasoaktives Intestinales Polypeptid
VL	Ventriculus lateralis
VLT	Nucleus ventrolateralis thalami
VT	Ventriculus tecti mesencephali
vW	visueller Wulst

1. Einleitung

Das visuelle System der Vögel verschaltet im Gehirn Informationen über drei Hauptbahnen: einer tectofugalen, einer thalamofugalen und einer akzessorischen Bahn. Tecto- und thalamofugale Bahnen wurden nach den Efferenzrichtungen der Projektionen aus den primären Arealen in Tectum bzw. Thalamus benannt. Versuche mit unterschiedlichen Färbungen, anterograden und retrograden Tracern sowie Degenerationsstudien trugen zur Aufklärung der anatomischen Strukturen und Verschaltungen der Bahnen bei (z.B. Hunt und Künzle 1976, Repérant et al. 1977, Ehrlich und Mark 1984). Das morphologische Bauprinzip der optischen Projektionen ist heute weitgehend bekannt. Der breite Strang der über die im Chiasma opticum vollständig kreuzenden Nervi optici einfließenden Information spaltet sich in drei primäre Afferenzen auf: Die tectofugale Bahn erreicht, mit einer Abzweigung zum thalamischen Nucleus geniculatus lateralis, pars ventralis, das Tectum opticum; die thalamofugale Bahn endet im Complexus principalis opticus thalami und in zwei, dem Nucleus praetectalis anliegenden Kernen, Nucleus praetectalis diffusus und Area optica praetectalis; die akzessorische Bahn, deren Bezeichnung von der Herkunft ihrer Fasern aus den akzessorischen oder verlagerten Ganglienzellen von Dogiel abgeleitet wurde, führt zu den Kernen Nucleus opticus basalis, Nucleus lentiformis mesencephali und zum Tectum opticum. Elektrophysiologische Messungen (Jassik-Gerschenfeld et al. 1970/1984) und Verhaltensstudien nach Läsionen einzelner oder mehrerer Relaisstationen innerhalb der Bahnen wurden durchgeführt, um funktionelle Hinweise zu erhalten (Hodos und Karten 1966/1970, Hodos und Bonbright 1975, Güntürkün und Hahmann 1999). Die Ergebnisse dieser und zahlreicher anderer Untersuchungen zeigen, daß die funktionelle Bedeutung der Aufspaltung der optischen Bahnen im Vogelhirn in der Einbindung der primären Projektionsareale in unterschiedliche sensorische und motorische Funktionskreise liegt.

Neuropeptide spielen in allen Funktionskreisen des zentralen Nervensystems eine wichtige Rolle als Neurotransmitter und Neuromodulatoren. Sie können lichtmikroskopisch unter anderem mit immunzytochemischen Färbungen nachgewiesen werden. Jedes Neuropeptid bildet mit seinen Ursprungszellen und deren Axonen ein spezifisches Muster innerhalb des Gehirns. Die Projektionsareale der immunpositiven Zellen können sich überlappen oder auch feine Fasernetze ausbilden, die oftmals immunnegative Perikaryen umlagern und damit lichtmikroskopisch auf Kontakte hinweisen (Blähser 1983). Immunzytochemische Färbungen von Neuropeptiden können demnach Aufschluß über strukturelle Verläufe und Verschaltungen von Nervenzellen geben und durch ihre Lokalisation Hinweise auf Informationen über funktionelle Zusammenhänge liefern.

Neuropeptide lassen sich bereits bei Invertebraten nachweisen. Im Gehirn der Vertebraten kommen sie bei allen Spezies von den Cyclostomata bis zu den Mammaliern vor (Gersch und Richter 1981). Da sich ihre molekulare Struktur und ihre Einbindung in basale Regelkreise während der Evolution wenig verändert haben, kann die Untersuchung der einzelnen Neuropeptidsysteme vergleichenden phylogenetischen Studien dienen (Blähser 1992). Obwohl sich die entwicklungsgeschichtlichen Wege von Vögeln und Säugern schon vor 300 Millionen Jahren getrennt haben, zeigen beide Klassen auch innerhalb ihres visuellen Systems erstaunliche Parallelen (Shimizu und Bowers 1999).

Reptilien, Vögel und Säugetiere stammen von sogenannten Stamm-Amnioten ab (Medina und Reiner 2000). Vergleichende Studien über Neuropeptidlokalisationen

können helfen, bestimmte Hirnareale zu erkennen und abzugrenzen und geben eventuell einen Hinweis darüber, ob gefundene Parallelen unabhängig voneinander entstanden sind (z.B. aufgrund ähnlicher Umweltbedingungen), oder ob sie auf Strukturen im Stammamnioten zurückzuführen sind.

In der vorliegenden Studie werden die drei Neuropeptide Vasoaktives Intestinales Polypeptid (VIP), Substanz P (SP) und Neuropeptid Y (NPY) innerhalb der visuellen Hauptbahnen in Di- und Mesencephalon unter Berücksichtigung folgender Schwerpunkte untersucht:

- 1) Vorkommen und Verteilung der drei Neuropeptidsysteme in und um Relaisstationen der drei visuellen Hauptbahnen in Di- und Mesencephalon
- 2) Funktionelle Zusammenhänge
- 3) Phylogenetische Zusammenhänge

2. Literaturüberblick

2.1. Die visuellen Bahnen

Visuelle Signale gelangen von der Retina über die beim Vogel im Chiasma opticum (CO) vollständig kreuzenden Nervi optici in das Gehirn. Die Nervenfasern werden anschließend in drei Hauptbahnen verschaltet.

Neben der, sowohl absteigende als auch aufsteigende Pfade beinhaltenden tectofugalen Bahn, der aufsteigenden thalamofugalen Bahn und der absteigenden akzessorischen Bahn, besteht außerdem noch eine direkte Verbindung von der Retina zum Hypothalamus (Blümcke 1961, Meier 1973). Eine Übersicht über die Bahnen geben Breazile und Hartwig (1989). Ein Atlas über die Kerngebiete innerhalb der visuellen Bahnen wurde 1984 von Ehrlich und Mark erstellt.

2.2. Tectofugale Bahn

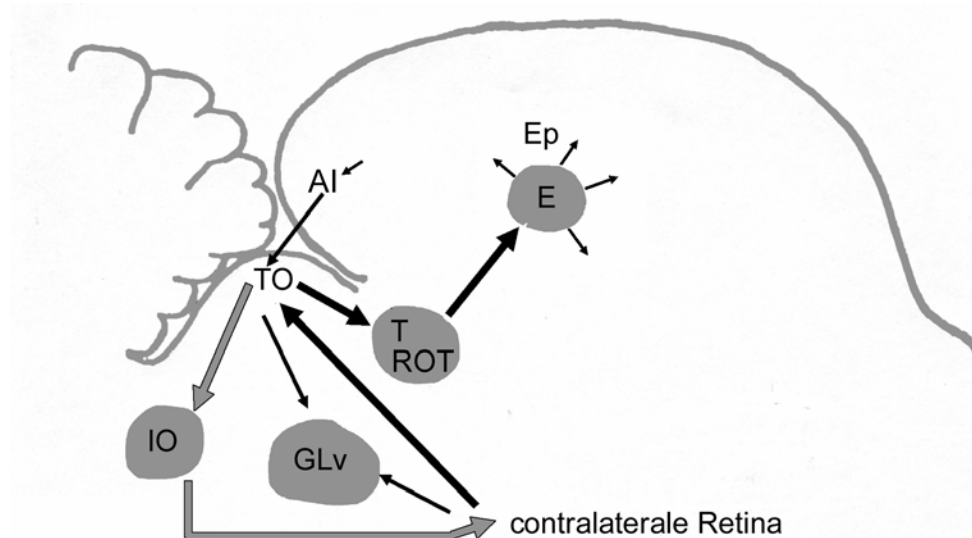


Abb.2.1: Hauptverschaltungen des tectofugalen Systems in sagittaler Ebene

Von den im CO gekreuzten Fasern gelangen bei lateraläugigen Vögeln (z.B. Huhn und Taube) 80-90% (Hellmann und Güntürkün 1999), bei frontaläugigen Vögeln (z.B. Eule) 60% (Engelage und Bischof 1993) in das Tectum opticum (TO). Die mesencephalen Tecti optici sind beim Vogel als prominente, lateral des Tegmentum befindliche Kugeln ausgebildet. Sie entsprechen den rostralen Colliculi der Vierhügelplatte der Säuger.

Ihr schichtenartiger Aufbau (Cajal 1911) kann in fünf Hauptlaminae unterteilt werden. Die Bezeichnung basiert auf der Einteilung des optischen Tectum der Reptilien nach Huber und Crosby (1933), modifiziert von Jungherr (1945) und Cowen (1961). Von außen nach innen werden das Stratum opticum (SO), das Stratum griseum et fibrosum superficiale (SGFS) mit 10 Unterschichten a-j, das Stratum griseum centrale (SGC), das Stratum album centrale (SAC) und das Stratum griseum periventriculare (SGP) unterschieden. Hart LaVail und Cowen (1971) geben Aufschluß über die genaue Zytoarchitektur des aviären TO.

Retinale Axone dringen von außen schräg durch das SO und gelangen streng retinotopisch und mit schichtenabhängigen Terminationsmustern in die Laminae SGFS a-f (Repérant und Angaut 1977). So wird z. B. das superior-temporale retinale Feld in dem rostro-ventralen Part des TO abgebildet, während der inferior-nasale Teil der Retina in das caudo-dorsale Tectum projiziert. Die zentrale Fovea wird durch den lateralen Pol des Tectum repräsentiert (Hart LaVail und Cowen 1971).

Tectale Projektion über den Thalamus zum Telencephalon:

Zellgruppen aus dem tectalen SGC verschalten und leiten die Informationen zum ipsilateralen und über die Commissura tectalis zum contralateralen thalamischen Nucleus rotundus (ROT) bzw. zu dem benachbarten Nucleus triangularis (T) (Benowitz und Karten 1976, Wang et al. 1992, Karten et al. 1997, Deng und Rogers 1998, Hellmann und Güntürkün 1999). Hellmann und Güntürkün (2001) unterscheiden bei der Taube fünf verschiedene Zelltypen, die eine typspezifische Lokalisation ihrer Perikaryen im SGC, sowie eine charakteristische Dendritenaufzweigung im SGFS besitzen und zu bestimmten Gebieten des ROT bzw. zum T projizieren.

Obwohl für den gesamten ROT keine mit dem TO vergleichbare Retinotopie festgestellt werden kann, ziehen die Autoren innerhalb der einzelnen Rotundusbezirke die Möglichkeit einer retinotopischen Ordnung in Betracht. Der ROT seinerseits sendet ebenfalls lokalisationsabhängig Efferenzen zu unterschiedlichen Gebieten des telencephalen Ectostriatum, das wiederum Axone an die ectostriatale Hüllschicht entläßt. Von hier gelangen Impulse über das Neostriatum intermedium, pars laterale zum Archistriatum intermedium dorsale, das, den Kreis schließend, Nervenfasern zurück zum TO schickt (Revzin und Karten 1966, Bischof und Niemann 1990, Engelage und Bischof 1993, Husband und Shimizu 1999). Eine zweite, in das Telencephalon führende kleine tectofugale Projektion, die über den Nucleus dorsolateralis posterior thalami (DLP) in das Neostriatum intermedium, medial des Ectostriatum führt, wird von Gamlin und Cohen (1986) beschrieben.

Tectale Projektionen zu Thalamus und Praetectum:

Ascendierende ipsilaterale Projektionen gelangen vom TO zu den diencephalen Kernen Nucleus ventrolateralis thalami (VLT), Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior), pars lateralis (DLL), und zu dem praetectalen Nucleus lentiformis mesencephali (LM) (Benowitz und Karten 1976). In einer verstärkt ipsilateral bestehenden Projektion erhält der Nucleus praetectalis (PT) aus dem tectalen SGC Kollaterale von den zum ROT projizierenden Typ I Zellen (Karten et al. 1997). Bilateral sendet das TO Informationen zu den Kernen Nucleus subpraetectalis (SPT) und Nucleus interstitio-praetecto-subpraetectalis (IPS), sowie zum Nucleus geniculatus lateralis, pars ventralis (GLv), der selbst retinale Inputs erhält (Benowitz und Karten 1976).

Tectale Projektionen zu Mesencephalon und Pons:

Tectale Axone aus der Lamina SGFS i (Hunt und Brecha 1984) gelangen zu den isthmischen Kernen Nucleus isthmi, pars parvocellularis und pars magnocellularis (Ipc und Imc), sowie zum Nucleus semilunaris (SLu).

Über die Commissura tectalis (CT) besteht eine Verbindung zu den Schichten SGC, SAC und SGP des contralateralen TO.

Bilaterale tectale Information erhält die mesencephale Formatio reticularis. Tectale Projektionen erreichen außerdem die lateralen Brückenkerne.

Einen Überblick über die gesamten tectalen Efferenzen geben Hunt und Künzle (1976) bei der Taube und Masino und Knudsen (1992) bei der Schleiereule.

Zentrifugales visuelles System:

Aus den Schichten SGFS h und i ziehen Nervenfasern zum Nucleus isthmo-opticus (IO), der zusammen mit umliegenden ektopischen Neuronen (EN) und dem Tractus isthmo-opticus (TIO) das zentrifugale visuelle System (CVS) der Vögel bildet (Cajal 1889, Repérant et al. 1989). Dieses System ist streng retinotopisch geordnet und sendet die verschaltete Information an das gleiche Retinagebiet zurück, das die visuellen Projektionen an das TO gesendet hat (Miceli et al. 1993/1999).

Cowen et al. (1961) und Cowen (1970) berichten über zwei verschiedene Terminationsmuster der zentrifugalen Axone in der Retina, die beide an verlagerten Ganglienzellen von Dogiel oder an amakrinen Zellen der inneren Körnerschicht enden können.

Projektionen zum Tectum opticum:

Die Projektionen und ihre schichtgenaue Termination im TO werden von Hunt und Brecha (1984) beschrieben. Danach erhält das TO unter anderem Afferenzen von den telencephalen Gebieten Hyperstriatum accessorium (HA) und Archistriatum intermedium (AI), den diencephalen Kernen VLT, GLv, den praetectalen Kernen PT, Nucleus spiriformis lateralis (SpL) und den Retinaempfängern Area optica praetectalis (AOP) und Nucleus praetectalis diffusus (PD) sowie von den mesencephalen Kernen Ipc, Imc, SLu, Nucleus tegmenti pedunculo-pontinus, pars compacta (TPc) und der Formatio reticularis des Mesencephalon.

Güntürkün und Karten (1991) berichten über das Gebiet um die Kerne ROT und Nucleus lateralis anterior thalami (LA), das sie als Nucleus marginalis tractus optici (nMOT) bezeichnen und das in das SGFS a, c und f projiziert.

Eine hypothalamische Projektion wird von Berk und Butler (1981) in das SGP beschrieben.

Funktion der tectofugalen Bahn:

Verhaltensstudien nach Läsionen der drei Hauptstationen TO, ROT und Ectostriatum des tectofugalen Weges von Hodos und Karten (1966/1970) und Hodos und Bonbright (1974) ergeben eine Beeinträchtigung bei der Unterscheidung von Mustern, Farben, Helligkeiten und Bewegungen. Elektrophysiologische Untersuchungen zeigen variierende Reaktionen tectaler Einheiten auf einzelne Stimuli (Jassik-Gerschenfeld et al. 1970/1984). Wang et al. (1992) beschreiben die unterschiedlichen Reaktionen einzelner Untereinheiten des ROT auf verschiedene visuelle Eindrücke. Der T scheint dabei modulatorische Aufgaben zu übernehmen (Hellmann und Güntürkün 1999).

Obwohl die Retina in ihrer gesamten Ausdehnung streng retinotopisch auf dem Tectum repräsentiert wird, leitet bei der Taube ein bestimmter Typ retinaler Ganglienzellen aus dem dorso-temporalen Bereich der Retina (rotes Feld) verstärkt Informationen aus dem frontalen, schnabelnahen Gesichtsfeld in das ventrale Tectum (Karten et al. 1997). Typ I Neurone des SGC, die bei der Taube ventral dreimal so häufig vorkommen wie dorsal, verschalten diese Inputs und senden sie weiter zu bestimmten Rotundusarealen (Hellmann und Güntürkün 1999). Remy und Güntürkün vermuteten schon 1991 aufgrund der regionalen Dominanz innerhalb der Retina eine besondere Aufgabe des tectofugalen Weges bei der Verschaltung der Information aus dem frontalen Gesichtsfeld. Dies bedeutet auch, daß der tectofugale

Weg beim binocularen Sehen, zumindest bei der Taube, eine größere Rolle zu spielen scheint, als der thalamofugale Weg.

Noch innerhalb des Tectum kommt es zu einer Umschaltung der rein retinotopischen Abbildung des Sehfeldes in den äußeren Laminae auf die nach funktionellen Rotundusgebieten eingeteilten Neurone des SGC (Deng und Rogers 1998, Hellmann und Güntürkün 2001). Diese funktionelle Ordnung des ROT bleibt in einer rostrocaudalen Achse bei der Projektion zum Ectostriatum erhalten (Husband und Shimizu 1999).

Zahlreiche Untersuchungen über die Funktion der am tectofugalen System ebenfalls beteiligten Kerngebiete werden folgend vorgestellt:

Hirschberger (1971) stellt fest, daß der Nucleus isthmo-opticus bei Passeriformes und Galliformes deutlich größer ausgebildet ist, als bei Psittaciformes und Strigiformes. Zerstörung des IO hat zur Folge, daß die Tiere vermehrt nach nicht eßbaren Objekten picken (Rogers und Miles 1972). Einen ausführlichen Überblick über die Studien des zentrifugalen visuellen Systems (CVS) geben Jassik-Gerschenfeld und Hardy (1984). Miceli et al. (1999) untersuchen hemmende und stimulierende Neurotransmitter im CVS und geben einen kurzen Überblick über die bisher aufgestellten Funktionshypothesen, nach denen das CVS durch sein Einwirken auf die Retina der Identifizierung des aufzupickenden Objektes dient.

PT, der Informationen aus dem Tectum und den Basalganglien erhält, sowie der Retinaempfänger nMOT wirken vermutlich inhibierend auf verschiedene retinorecipiente Schichten des TO (Güntürkün und Karten 1991, Gamlin et al. 1996).

Deng und Rogers (1998) untersuchen die Kerne SPT und IPS, die tectale Information verschalten und inhibierend auf ROT und T einwirken.

Tömböl et al. (1995) sehen in der Verbindung des TO zu den isthmischen Kernen Imc und Ipc, die wiederum Axone zurück zum TO senden, eine hemmende rückläufige Schleife.

Reiner et al. (1982) vermuten, daß der SpL Informationen aus den Basalganglien verschaltet und zum TO weiterleitet.

2.3. Thalamofugale Bahn

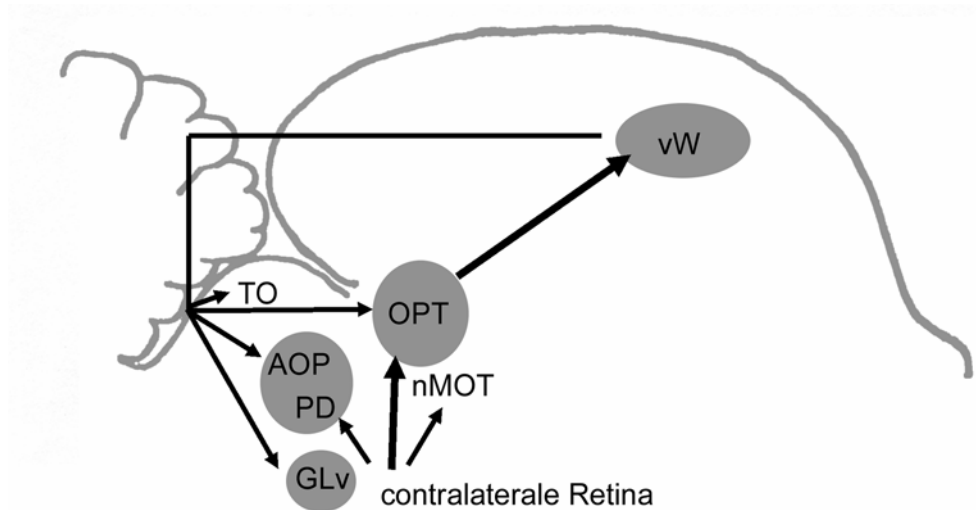


Abb.2.2: Hauptverschaltungen des thalamofugalen Systems in sagittaler Ebene

Retinale Efferenzen erreichen die thalamischen Kerngebiete: Complexus principalis opticus thalami (OPT), GLv, sowie die praetectalen Kerne PD und AOP. Auskunft über Lokalisation und Stärke der retinalen Information geben Meier et al. (1974), Ehrlich und Mark (1984), Miceli et al. (1990) und Güntürkün und Karten (1991). Letztere beschreiben zusätzlich einen retinalen Input zum rostralen Bereich des nMOT und eine geringe retinale Verbindung zum Nucleus superficialis parvocellularis (SPC).

Nomenklatur des Complexus principalis opticus thalami:

Die wichtigste thalamische visuelle Relaisstation des thalamofugalen Weges wird als OPT bezeichnet und setzt sich aus dem rostral gelegenen LA und dem Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior) (DLA) zusammen. Die Nomenklatur für die Untereinheiten des DLA wird in der Literatur uneinheitlich angegeben.

Miceli et al. (1975) und Ehrlich und Mark (1984) unterteilen den rostralen Teil des DLA in eine pars magnocellularis (DLAmc) und eine pars laterorostralis (DLA_{lr}). Der caudale Teil des DLA wird als Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior), pars lateralis (DLL) bezeichnet.

Er beinhaltet bei Ehrlich und Mark (1984) beim Huhn drei Zonen A-C, während Miceli et al. (1975) ihn bei der Taube in ein dorsales (DLL_d) und ein ventrales (DLL_v) Areal untergliedern. Güntürkün und Karten (1991) unterteilen den DLL bei der Taube in einen lateromedialen (DLL_m) und einen laterolateralen (DLL_l) Part, der aber auch noch den rostrolateralen DLA_{lr} der anderen Autoren beinhaltet. Zusätzlich bezeichnen sie ein am lateralen DLL liegendes Gebiet, das starke retinale Inputs erhält, als Nucleus lateralis dorsalis nuclei optici principalis thalami (LdOPT) und ein Teilgebiet dorsal des ROT als Nucleus suprarotundus (SpRT). LA und ein Teil des DLL_d von Miceli et al (1975), das vermutlich einem dorsalen bandförmigen Teil des DLL_l von Güntürkün und Karten (1991) entspricht, gelten einheitlich als starke Retinaempfänger.

Da beim Huhn eine deutliche Abgrenzung der dorsalen Thalamuskern in der Klüver-Barrera-Färbung kaum möglich ist, wird in dieser Studie auf eine Unterteilung des DLA verzichtet.

Thalamische Projektionen zum visuellen Wulst:

Der visuelle Wulst der Vögel ist das telencephale Zielgebiet der thalamofugalen Bahn. Es umfaßt das Hyperstriatum accessorium (HA), das Hyperstriatum intercalatum supremum (HIS) und das Hyperstriatum dorsale (HD) (Shimizu und Karten 1990, siehe auch Karten 1969).

Verschiedene thalamische Kerngebiete projizieren in den visuellen Wulst: Meier et al. (1974) sehen im DLLv eine Relaisstation der contralateralen und im DLLd eine Relaisstation der ipsilateralen retino-thalamo-hyperstriatalen Bahn. Während Boxer und Stanford (1985) Ergebnisse über eine starke contralaterale und eine schwache ipsilaterale Projektion des LA in den rechten Wulst veröffentlichen, können Ehrlich und Stuchberry (1986) diese Studie nicht reproduzieren und gehen übereinstimmend mit anderen Autoren davon aus, daß es keine Verbindung vom LA zum Hyperstriatum gibt.

Miceli et al. (1990) berichten, daß die Untereinheiten des DLA, sowie die Kerne DLP und SPC in verschiedene Gebiete des Wulstes projizieren, wobei die Autoren im DLLd mit einer starken Projektion in den contralateralen Wulst und einer schwachen Projektion in den ipsilateralen Wulst einen wichtigen Kern für das bilaterale Sehen vermuten.

Projektionen vom Wulst ausgehend:

Untersuchungen von Karten et al. (1972) bei Eule und Taube zeigen, daß der Wulst ipsilateral zurück an den OPT, an die praetectalen Kerne und bei der Taube an das TO projiziert. Er unterhält Efferenzen bilateral zum GLv. Bei der Eule wird auch eine bilaterale Verbindung zum TO beschrieben. Rio et al. (1983) berichten bei der Taube zusätzlich über eine feine Projektion des Wulstes zum Nucleus radialis opticae basalis (nBOR).

Funktion der thalamofugalen Bahn:

Verhaltensstudien, die nach Läsionen innerhalb des thalamofugalen Weges durchgeführt wurden (Hodos und Bonbright 1974), ergeben nur eine sehr geringe Einschränkung in der Erkennung von Mustern, Farben, Lichtintensitäten und beweglichen Objekten.

Die Bedeutung des thalamofugalen Weges erklären Remy und Güntürkün (1991) mit einer regionalen Variation innerhalb der Retina. Das dorsotemporal gelegene rote Feld der Taube erhält visuelle Afferenzen aus dem nasalen schnabelnahen Gesichtsfeld. Das rote Feld sendet aber kaum Axone zum thalamofugalen Weg. Dieser erhält seine retinale Information hauptsächlich aus dem gelben Feld und damit aus dem seitlichen Sehbereich. Das laterale Gesichtsfeld wird jedoch in den bisher durchgeführten Verhaltensstudien ohne Kopffixation kaum berücksichtigt. Güntürkün et al. (1993) vermuten, daß die Erfassung der Nahrung aus der Ferne bei gleichzeitiger Erkennung von möglichen Gefahren vorzugsweise über das thalamofugale System verarbeitet wird, während der folgende Pickvorgang, für den das Korn in das schnabelnahe frontale Gesichtsfeld gerückt wird, hauptsächlich im tectofugalen System verschaltet wird. Versuche von Güntürkün und Hahmann (1999) mit fixierten Tauben bestätigen, daß eine deutliche Beeinträchtigung der Wahrnehmung des lateralen Gesichtsfeldes nach OPT-Läsionen und eine deutliche Beeinträchtigung in der Wahrnehmung des medialen Gesichtsfeldes bei Rotundusläsionen entstehen.

2.3.1. Akzessorische Bahn

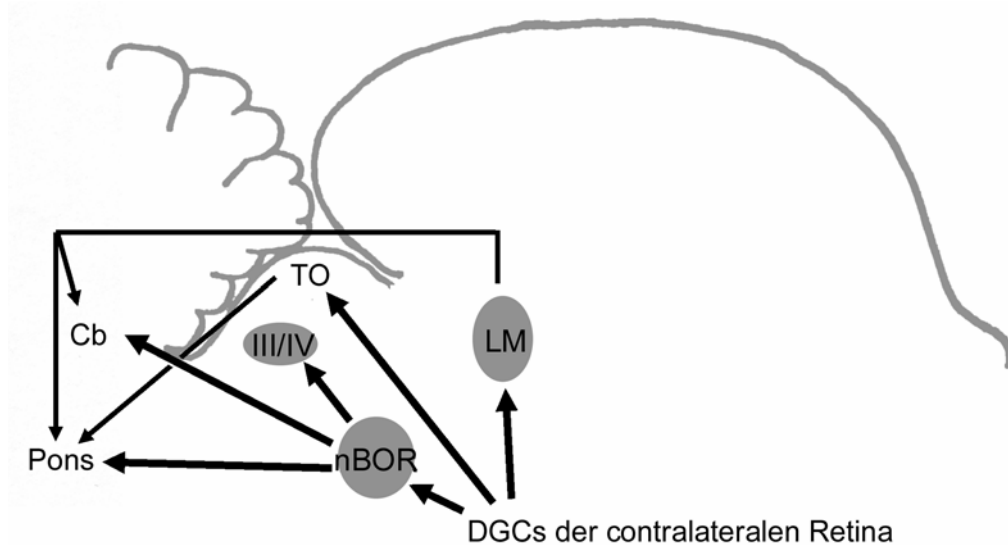


Abb.2.3: Hauptverschaltungen des akzessorischen optischen Systems in sagittaler Ebene

Ausgehend von den verlagerten Dogielschen Ganglienzellen (DGCs) der Retina ziehen Axone zu den Kernen Nucleus radialis opticae basalis (nBOR), Nucleus lentiformis mesencephali (LM) und zum TO. DGCs kommen verstärkt in der Peripherie der Retina vor. Auffallend gering ist ihre Anzahl hingegen in den Arealen, die für höhere Scharfsicht zuständig sind, wie rotes Feld und Fovea der Taube (Fite et al. 1981).

Projektionen des Nucleus radialis opticae basalis:

Nach Untersuchungen von Brecha et al. (1980) bei der Taube projiziert der nBOR bilateral zur caudalen Olive, zum Vestibulocerebellum und zum Nucleus interstitialis. Ipsilateral bestehen Verbindungen zu LM und dem ventralen Oculomotoriuskern. Contralateral entsendet der nBOR Nervenfasern zum dorsolateralen Oculomotoriuskern und zum nBOR der Gegenseite. Wang et al. (2000) berichten über eine direkte und eine, über die Kerne SP und IPS laufende, indirekte Verbindung des nBOR zum ROT.

Projektionen zum Nucleus radialis opticae basalis:

Neben der retinalen Projektion beschreiben Hamassaki und Britto (1990) eine Verbindung vom thalamischen nMOT zum nBOR.

Projektionen des Nucleus lentiformis mesencephali:

Studien von Wild (1989) zeigen Projektionen des LM zu den ipsilateralen Kernen DLL, DLAmc, Nucleus dorsolateralis, pars medialis thalami (DLM) und zu dem von Güntürkün und Karten (1991) als nMOT bezeichneten rotundusnahen Gebiet. Außerdem besteht eine Verbindung zum contralateralen DLL. Weiterhin sendet der LM Axone zur Pons (P) und zum Vestibulocerebellum.

Funktion der akzessorischen Bahn:

Läsionsstudien von Fite et al. (1979) zeigen die wichtige Rolle des nBOR bei Oculomotoriusreflexen und Kopfbewegungen. Diese Ergebnisse werden durch die

beschriebenen Projektionsziele und die periphere Lage der Dogielschen Ganglienzellen unterstützt. Brecha et al. (1980) vermuten eine besonders schnelle Informationsübertragung bei den Dogielschen Ganglienzellen. Die Beteiligung des LM am optokinetischen Nystagmus, bei dem das Auge versucht, durch Bewegung des Bulbus ein Bild auf der Retina festzuhalten, beschreiben Chown et al. (1984). Wild (1989) vermutet, daß Informationen über die oculomotorische Situation vom LM über den Thalamus zum Wulst weitergeleitet werden.

2.3.2. Vergleich zu Reptilien

Bei den Reptilien kann die Aufteilung der optischen Fasern auf die beim Vogel beschriebenen drei Hauptbahnen nachvollzogen werden. Repérant et al. (1990) informieren ausführlich über die visuellen Relaisstationen bei den verschiedenen Reptilienordnungen. Die Fasern des Nervus opticus kreuzen je nach Ordnung, aber auch gattungs- und artabhängig, teilweise oder komplett im CO (Cruce und Cruce 1978, Ulinski und Nautiyal 1988). Dies ermöglicht, im Gegensatz zu den Vögeln, bei vielen Reptilien eine ipsilaterale retinale Projektion. Zusätzlich zu den drei Hauptbahnen besteht auch beim Reptil eine direkte Verbindung von der Retina zum Hypothalamus (Northcutt und Butler 1974, Repérant et al. 1990).

Tectofugale Bahn:

Das optische Tectum der Reptilien, als primäres Zentrum des tectofugalen Weges, stellt sich, wie bei den Vögeln, als kugelförmige Ausbuchtung des Mesencephalon dar. Es wird nach Huber und Crosby (1933) in sechs Strata eingeteilt. Im Stratum fibrosum et griseum superficiale, das unter dem oberflächlichen Stratum opticum liegt, können bei Schildkröten, Krokodilen und Echsen wiederum sechs Laminae differenziert werden, während es bei Schlangen nur drei mehr oder weniger unterscheidbare Unterschichten enthält (Repérant et al. 1990). Lamina 2-6 des Stratum fibrosum et griseum superficiale gelten als retinaempfangende Schichten. Eine retinotopische Ordnung kann artabhängig im Tectum beobachtet werden, ist aber nicht in gleicher Weise an die Quadranten der Retina gebunden wie beim Vogel.

Die optische Information wird dann über den Nucleus rotundus des Thalamus zum Telencephalon geleitet.

Weitere tectale Projektionen ziehen zu den thalamischen Kernen Nucleus geniculatus lateralis, pars ventralis und Nucleus geniculatus lateralis, pars dorsalis, zum Hypothalamus sowie, descendierend, zu Kerngebieten der Pons und der Medulla (Reiner 1994). Vergleichbar mit dem aviären PT besteht durch den Nucleus praetectalis dorsalis der Reptilien eine in beide Richtungen verlaufende Verbindung zwischen Tectum und Praetectum (Reiner et al. 1980). Brauth und Reiner (1982) beschreiben außerdem die Projektion des praetectalen Nucleus dorsalis der Commissura posterior zum optischen Tectum der Reptilien und vergleichen diesen Kern mit dem SpL der Vögel, da beide Kerne Informationen aus den Basalganglien erhalten und Efferenzen in das optische Tectum senden.

Ebenso scheint bei den Reptilien eine zweite kleine tectofugale Projektion zu existieren, die über den Nucleus medialis posterior im dorsalen Thalamus zum Telencephalon zieht (Foster und Hall 1975).

Thalamofugale Bahn:

Aufgrund der zytoarchitektonischen Unterschiede bei den verschiedenen Ordnungen, wird die Nomenklatur der retinaempfangenden primären visuellen Zentren des dorsalen Thalamus auch bei den Reptilien von den Autoren uneinheitlich angegeben. Repérant et al. (1990) fassen den Subnucleus geniculatus lateralis pars dorsalis, der je nach Ordnung noch unterteilt werden kann, und den Subnucleus ovalis zum dorsalen lateralen geniculaten Komplex zusammen. Von hier wird die Information zum telencephalen dorsalen Cortex weitergeleitet. Im ventralen Thalamus stellen Nucleus geniculatus lateralis, pars ventralis und Nucleus ventrolateralis thalami

primäre visuelle Zentren dar. Wie beim Vogel, erhalten auch verschiedene praetectale Kerngebiete, wie die Nuclei lentiformis mesencephali, geniculatus praetectalis, griseus tectalis und posterodorsalis retinale Afferenzen.

Akzessorische Bahn:

Von Dogielschen Zellen und anderen retinalen Ganglienzellen der Reptilien ausgehend, ziehen Axone im Tractus opticus basalis zum caudoventral im Tegmentum liegenden Nucleus opticus tegmenti, der mit dem aviären nBOR vergleichbar ist. Läsionen des Tractus opticus basalis führen zu einer Reduktion des optokinetischen Nystagmus (Fite et al. 1979).

2.4. Neuropeptide

2.4.1. Allgemeines

1928 entdecken Berta und Ernst Scharrer sekretorische Nervenzellen im Hypothalamus (siehe Scharrer und Scharrer 1963), die Wolfgang Bargmann (1949) dem hypothalamo-neurohypophysären System zuordnen kann; er prägt den Begriff des peptidergen Neurons (Bargmann et al. 1967). Von Cyclostomen bis zu den Mammaliern werden seit dieser Zeit zahlreiche Neuropeptide im zentralen und peripheren Nervensystem beschrieben, die als Neurotransmitter, Neuromodulatoren oder Neurohormone dienen. Ausführliche Information über das peptiderge Neuron geben Gersch und Richter (1981).

Im Gehirn kann die Gesamtheit aller antigenen Strukturen, die mittels eines spezifischen Antiserums gegen ein bestimmtes Neuropeptid markiert werden, als ein Neuropeptidsystem definiert werden. Markierte Faserzüge können sich in einem Projektionsareal netzförmig aufspalten und enge räumliche Beziehungen zu lokalen immunnegativen Perikaryen aufnehmen (Kontaktareale nach Blähser 1983). Ob diese lichtmikroskopisch erkennbare Nähe tatsächlich synaptische Kontakte bedeuten, muß für jedes Kontaktareal und jedes Neuropeptid elektronenmikroskopisch geprüft werden. Kontaktareale einzelner Neuropeptide können überlappen. Eine gute Übersicht über Geschichte, Struktur und Funktion der gewählten Neuropeptide bietet Dockray (1994).

2.4.2. Neuropeptid Y (NPY)

Entdeckung, Isolierung, Strukturformel, Familienzugehörigkeit:

Neuropeptid Y ist ein aus 36 Aminosäuren bestehendes Polypeptid, das 1982 von Tatemoto aus Schweinegehirnen isoliert und dessen Sequenz entschlüsselt werden konnte.

Aufgrund struktureller und biologischer Ähnlichkeiten wird NPY den pancreatic polypeptides zugeordnet, wobei es als einziger Vertreter dieser Gruppe im zentralen und im peripheren Nervensystem vorkommt.

Strukturformel von NPY beim Huhn: (Ser an Position 7 ist bei Mensch, Ratte, Meerschweinchen und Kaninchen durch Asn ersetzt).

1	5	7	10	15	20
Tyr-Pro-Ser-Lys-Pro-Asp-Ser-Pro-Gly-Glu-Asp-Ala-Pro-Ala-Glu-Asp-Leu-Ala-Arg-Tyr					
	25		30	35	
-Tyr-Ser-Ala-Leu-Arg-His-Tyr-Ile-Asn-Leu-Ile-Thr-Arg-Gln-Arg-Tyr-NH ₂					

Der Vergleich der Aminosäuresequenz von NPY bei verschiedenen Tierarten zeigt eine erstaunliche strukturelle Konstanz. So unterscheidet sich das NPY der Ratte in nur einem Aminosäurerest von dem bei Mensch, Kaninchen und Meerschweinchen identischen NPY. Untersuchungen von Larhammer et al. (1990) und Blomqvist et al. (1992) ergaben beim Huhn ebenfalls nur die Abweichung an einer Position. Der Hornhai unterscheidet sich in drei, der Goldfisch in fünf Aminosäureresten von der NPY-Sequenz des Menschen. Diese erstaunliche phylogenetische Konstanz läßt die Vermutung zu, daß NPY eine Funktion in ganz basalen, evolutionär gesehen, alten Regelkreisen einnimmt.

Funktion:

NPY stimuliert bei der Ratte die Freisetzung der Hypophysenhormone LH (Kalra und Crowley 1984), ACTH (Wahlestedt et al. 1987) und Vasopressin (Willoughby und Blessing 1987). Nach Injektion von NPY in den III. Ventrikel stellen Clark et al. (1985) bei der Ratte eine Stimulation der Futter- und Wasseraufnahme und eine Dämpfung des Sexualverhaltens fest. Auch beim Vogel kommt es nach intracerebroventrikulärer Injektion von NPY zu einer gesteigerten Futtermaufnahme (Kuenzel 1986, Steinman et al. 1986) und einem erhöhten Plasmainsulinspiegel (Kuenzel und McMurty 1988). Ebenso beeinflusst NPY die Thermoregulation (Billington et al. 1991) und die Kreislaufregulation (Kubo und Kihara 1990, Barraco et al. 1991). In der Peripherie bewirkt NPY eine Vasokonstriktion und unterstützt synergistisch andere Vasokonstriktoren (Lundberg et al. 1982, Edvinsson et al. 1983). Albers und Ferris beschreiben 1984 beim Hamster die Beteiligung von NPY am Tag und Nacht Zyklus.

Vorkommen und Verteilung im Gehirn:

Das Eingreifen von NPY in zahlreiche physiologische Regelkreise wird durch das verbreitete und in manchen Hirnarealen, wie z.B. im Hypothalamus, auch gehäufte Vorkommen des Neuropeptids bestätigt. Dies belegen zahlreiche Untersuchungen bei höheren und niederen Vertebraten, wie z.B. von Allen et al. (1983), Pelletier et al. (1984b) und Chronwall et al. (1985) bei der Ratte, Adrian et al. (1983), Dawbarn et al. (1984) und Chan-Palay (1986) beim Menschen. Über NPY in Reptiliengehirnen berichten Reiner und Olivier (1987) bei der Schildkröte, Reiner (1990) bei Reptilien allgemein, Medina et al. (1992) bei der Eidechse sowie Bennis et al. (2001) beim Chamäleon. Danger et al. (1985) beschreiben die Verteilung des Neuropeptids im Froschhirn und Vallarino et al. (1988) im Gehirn von Knorpelfischen. Beim Vogel zeigen Arbeiten von Kuenzel und McMurty (1988) beim Huhn, Aste et al. (1991) bei der Wachtel und Boswell et al. (1998) bei Wachtel und Huhn und von Lorenz und Skofitsch (1990), Bagnoli et al. (1992) und den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) bei der Taube die breite Verteilung von NPY im Gehirn. Über das Vorkommen in Teilgebieten des Vogelhirns berichten Cassone und Moore (1988) im Hypothalamus des Hausspatzes, Anderson und Reiner (1990) im Telencephalon der Taube und Pries (1995) im Nucleus paraventricularis des Haushuhns. Die Verteilung von NPY innerhalb der optischen Bahnen des Haushuhns beschreiben Blähsner und Tobies (1990). Untersuchungen des akzessorischen optischen Systems liegen von Britto et al. (1989) und Hamassaki und Britto (1990) vor. Székeley et al. (1992) untersuchen das Neuropeptid innerhalb der retinaempfangenden Schichten des TO beim Huhn und Gamlin et al. (1996) bei der Taube. NPY und andere Neuropeptide innerhalb des sich entwickelnden optischen Systems werden von Bagnoli et al. (1992) beschrieben.

2.4.3. Substanz P (SP)

Entdeckung, Isolierung, Strukturformel, Familienzugehörigkeit:

1931 berichten von Euler und Gaddum über eine Substanz in Extrakten aus intestinalem Gewebe des Pferdes, die eine atropinresistente Kontraktion des Ileum bei Kaninchen verursacht. Die gleiche Substanz kann ebenfalls im Gehirn gefunden werden und zeigt starke vasodilatatorische Eigenschaften.

Erst 1970 gelingt es Chang und Leemann, das als Substanz P bezeichnete Polypeptid aus bovinem Hypothalamusgewebe zu isolieren und 1971 die Aminosäuresequenz aufzuklären (Chang et al. 1971).

Strukturformel von SP: (identisch bei Säugern und Vögeln)

1 5 10
Arg-Pro-Lys-Pro-Gln-Gln-Phe-Phe-Gly-Leu-Met-NH₂

Schon etwas früher isolieren Erspamer et al. zwei strukturell ähnliche Substanzen: das Polypeptid Physalaemin aus der Haut von Amphibien (1962) und das Eledoisin aus der Speicheldrüse von Mollusken (1964) und bezeichnen diese Substanzen als Tachykinine.

Den Tachykininen gemeinsam ist das C-terminale Pentapeptid Phe-X-Gly-Leu-Met (in der obigen Formel fettgedruckt), das ebenfalls Substanz P charakterisiert und für die Wirkung an glatter Muskulatur und Speicheldrüse verantwortlich ist.

Neben Substanz P werden auch noch die in den 80er Jahren isolierten Polypeptide Neurokinin A und B den Tachykininen zugeordnet (Kimura et al. 1983 und Tatemoto et al. 1985).

Funktion:

Substanz P spielt eine wichtige Rolle in der Schmerzweiterleitung im zentralen und peripheren Nervensystem. Es wird bei Reizung von primär sensiblen Neuronen (Nociceptive Neurone, A δ - und C-Fasern) freigesetzt und hat eine erregende Wirkung auf Neurone der Hinterhörner, die für die Verstärkung von Alarmsignalen verantwortlich sind (Übersicht siehe Frimmer 1986). Eine weitere Aufgabe besteht in der Beeinflussung der gastrointestinalen Motilität. SP bewirkt zum einen eine direkte Kontraktion der glatten Muskulatur (Bartho und Holzer 1985), und aktiviert zum anderen Neurone des Plexus myentericus durch Freisetzung von Acetylcholin (Katayama und North 1978). Substanz P erhöht den Speichelfluß (Leemann und Hammerschlag 1967, Gallacher 1983) und beeinflusst die Pankreassekretion (Ashton et al. 1990). Als starker Vasodilatator ist SP am Barorezeptorreflex beteiligt (Gillis et al. 1980, Häusler und Osterwalder 1980).

Vorkommen und Verteilung im Gehirn:

Aufgrund der großen Anzahl wissenschaftlicher Arbeiten über SP können die folgenden Literaturhinweise nur einen kleinen Ausschnitt der veröffentlichten Studien wiedergeben.

Es liegen zahlreiche Untersuchungen über die Verteilung von SP im menschlichen Gehirn vor (z.B. von Del Fiacco et al. 1984, Mai et al. 1986 und Bouras et al. 1986). Bei der Ratte berichten unter anderen Cuello und Kanazawa (1978) sowie Ljungdahl et al. (1978) über die Lokalisation des Neuropeptids. Über das Vorkommen von SP in Reptiliengehirnen liegen Arbeiten von Reiner et al. (1984) bei der Schildkröte, Reiner et al. (1990) in Reptiliengehirnen allgemein, von Bennis et al. (1994) beim

Chamäleon und von Medina und Smeets (1992) und Petkó und Ihionvien (1989) bei der Eidechse vor. Kuljis et al. (1982 und 1985) beschreiben SP positive Reaktionen im Sehsystem des Frosches. Eine Übersicht über die Verteilung von SP im Goldfischgehirn geben Sharma et al. (1989).

Beim Vogel informieren Bagnoli et al. (1992) bei der Taube, Aste et al. (1995) bei der Wachtel und den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) bei der Taube über die Verteilung SP-positiver Strukturen im Gehirn. Das Vorkommen von SP in Teilgebieten des Vogelhirns beschreiben Reiner und Karten (1983) im palaeostriatal-tegmentalen Pfad der Taube, Cassone und Moore (1987) im Hypothalamus des Hausspatzes, Ehrlich et al. (1987) im TO des Huhns, Shimizu und Karten (1990) im visuellen Wulst, Erichsen et al. (1991) im dorsomedialen Telencephalon und Güntürkün und Karten (1991) in Thalamusarealen der Taube. Neubert (1998) berichtet über SP-Immunreaktionen im dorsalen Vaguskomplex des Haushuhns.

2.4.4. Vasoaktives Intestinales Polypeptid (VIP)

Entdeckung, Isolierung, Strukturformel, Familienzugehörigkeit:

1970 entdecken Said und Mutt das Neuropeptid VIP bei der Untersuchung von Darm- und Lungenextrakten auf vasodilatatorische Eigenschaften. Es gelingt ihnen, das Polypeptid aus dem Duodenum vom Schwein zu isolieren und 1974 die Sequenz der 28 Aminosäurereste aufzuklären (Mutt und Said 1974).

Strukturformel von VIP beim Huhn: (Bei Ratte, Schwein und Mensch werden die Positionen 11, 13, 26 und 28 durch die in Klammern angegebenen Aminosäurereste ersetzt.)

His-Ser-Asp-Ala-Val-Phe-Thr-Asp-Asn-Tyr-Ser-Arg-Phe-Arg-Lys-Gln-Met-Ala-
20 5 10 (Thr) (Leu) 15
25 (Ile) (Asn)
Val-Lys-Lys-Tyr-Leu-Asn-Ser-Val-Leu-Thr-NH₂

Während VIP bei Ratte, Schwein und Mensch eine identische Aminosäuresequenz aufweist, unterscheidet es sich beim Huhn an 4 Positionen (Nilsson 1975).

VIP kann im Gastrointestinaltrakt, Respirationstrakt, Urogenitaltrakt, im endokrinen System und im ZNS gefunden werden. Es ähnelt Sekretin, Glucagon und GIP (gastric inhibitory polypeptide), die in epithelialen endokrinen Zellen gebildet werden, während VIP und das, aus dem gleichen Prohormon entstehende PHI (Peptide Histidin-Isoleucin), sowie das ebenfalls zur Familie gehörende PACAP (pituitary adenylate cyclase activating peptide) neuronalen Ursprungs sind.

Funktion:

Neben vasodilatatorischen und blutflußanregenden Eigenschaften stimuliert VIP auch die Sekretion exokriner Drüsen (Shimizu und Taira 1979, Bloom und Edwards 1980, Heistad et al. 1980). Weiterhin fördert VIP die Freisetzung verschiedener Hypophysenhormone. So berichten Kato et al. (1978) von der VIP induzierten Prolactinfreisetzung bei der Ratte und Frawley und Neill (1981) beim Rhesusaffen. Wie Macnamee et al. (1986) beim Bantam-Huhn und Proudman und Opel (1983) beim Truthahn feststellen, bewirkt VIP auch beim Vogel einen Prolactinanstieg. Ebenso stimuliert VIP bei Säugern und Vögeln die Freisetzung von GH

(Chihara et al. 1982, Proudman und Opel 1983) und ACTH (Oliva et al. 1982 und White et al. 1982). Inhibierend hingegen wirkt VIP auf die Sekretion von LH (Stobie und Weick 1989).

Eine aktivierende Wirkung hat VIP auf die Ausschüttung der Neurohypophysenhormone Oxytocin und Vasopressin (Ottesen et al. 1984) und wirkt ebenfalls anregend auf die Sekretion der Schilddrüsenhormone (Ahren et al. 1980). Gozes et al. (1989) berichten über die Stimulation des männlichen Sexualverhaltens durch VIP. Außerdem greift das Neuropeptid in den Energiemetabolismus durch Förderung der Glycogenolyse ein (Magistretti et al. 1981) und beeinflusst den Tag und Nacht-Zyklus (Moore 1983 und Yuwiler 1983)

Vorkommen und Verteilung im Gehirn:

Eine phylogenetische Studie über die Verteilung von VIP im ZNS bei Vertebraten erstellen Dietl et al. (1990). Bei Säugetieren beschreiben Sims et al. (1980) und Lorén et al. (1979) das Vorkommen von VIP im Gehirn von Ratte und Maus und Obata-Tsuto et al. (1983) von der Katze. 1989 untersuchen Petkó et al. VIP-immunreaktive Strukturen im ZNS der Eidechse. Reiner (1990) stellt unter anderem VIP in Reptiliengehirnen allgemein vor.

Beim Vogel liegen Arbeiten von Hof et al. (1991) und von den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) über die Verteilung von VIP im Gehirn der Taube und von Kuenzel und Blähser (1992) im Gehirn des Haushuhns vor. Einige Studien untersuchen das Vorkommen von VIP im aviären Hypothalamus (Wachtel: Yamada et al. 1982, Taube: Péczely und Kiss 1988 sowie Norgreen und Silver 1990). Über VIP und andere Neuropeptide im Telencephalon der Taube berichten Shimizu und Karten (1990) im visuellen Wulst und Erichsen et al. (1991) im dorsomedialen Telencephalon.

2.5. Färbemethoden

2.5.1. Übersichtsfärbung

Zur Differenzierung von Nervengewebe entwickelten Klüver und Barrera (1953) eine Färbemethode mit den Farbstoffen Kresylviolett, das eine Affinität zur Nissl-Substanz besitzt, und Luxol-Fast Blue, das zu einer Blaufärbung des Neurokeratins der Markscheiden führt.

2.5.2. Immunzytochemische Färbung

Bei allen immunzytochemischen Methoden bildet ein spezifischer Antikörper mit dem nachzuweisenden gewebeständigen Antigen einen Antigen-Antikörperkomplex. Um diesen Komplex sichtbar zu machen, wurden verschiedene Methoden entwickelt. Bei der direkten Immunfluoreszenzmethode wird das antigenhaltige Gewebe mit einem Fluorochrom-markierten Antikörper inkubiert. Der dadurch entstehende Antigen-Antikörper-Komplex kann im Fluoreszenzmikroskop nachgewiesen werden (Coons et al. 1941). Bei der etwas sensitiveren indirekten Methode wird nach der Inkubation mit unmarkiertem Antikörper erst in einem zusätzlichen Schritt ein Fluorochrom-markierter Sekundärantikörper zugeführt (Weller und Coons 1954). Um den Komplex auch im Lichtmikroskop sichtbar zu machen und eine bessere Haltbarkeit zu erreichen, kann der fluoreszierende Marker durch ein Enzym ersetzt werden, das anschließend in einer enzymatischen Reaktion sichtbar gemacht wird. Eine solche Methode entwickelten Graham und Karnovsky (1966) mit der Peroxidase-Technik, bei der 3,3'-Diaminobenzidin (DAB) als Chromogen dient. Eine Verbesserung der Peroxidase-Technik gelang Sternberger et al. (1970) durch die Verwendung eines Peroxidase-Anti Peroxidase-Komplexes (PAP-Technik). Hsu et al. modifizierten schließlich (1981) die PAP-Technik, indem sie einen Avidin-Biotin-Komplex zwischen Sekundärantikörper und Peroxidase schalteten (ABC-Technik). Einen Überblick über die verschiedenen immunzytochemischen Methoden bietet Vandesande (1979).

3. Material und Methoden

3.1. Tiere

Die Gehirne von 3 Araukaner Mischlingshähnen wurden für die vorliegenden Untersuchungen verwendet. Die Hähne entstammten der Privatzucht von Frau Prof. Blähsler und waren zuvor im adulten Alter aus der gemischtgeschlechtlichen Hühnerpopulation mit weiträumigem Auslauf herausgenommen und innerhalb des Institutsgeländes der Anatomie und Zellbiologie der Justus Liebig Universität in Gruppen von 8-10 Hähnen zusammengesetzt worden. Den Tieren standen pro Gruppe eine ca. 6-8 qm große Außenvoliere sowie ein 4-6 qm großer Innenraum zur Verfügung. Wasser und Körnerfutter konnte von den Tieren ad libitum aufgenommen werden. Grünfutter wurde zusätzlich jahreszeitabhängig angeboten.

3.2. Methoden

Untersucht wurden die Gehirne in horizontaler, frontaler und sagittaler Schnittebene. Der Vergleich zwischen den drei Ebenen vermittelt einen räumlichen Eindruck und bietet zudem eine gute Kontrolle der Ergebnisse.

3.2.1. Herstellung der Gewebeschnitte

In tiefer Narkose wurde den Hähnen, nach Eröffnung der Brusthöhle, ein Perfusionsschlauch über die linke Herzkammer in den Truncus brachiocephalicus gelegt. Als Narkosemittel kam das Kombinationspräparat Tilest (Parke Davis) zum Einsatz.

Um das Gefäßsystem für das Fixierungsmittel vorzubereiten, wurde mit heparinisierte 0.75 % Kochsalzlösung entblutet und ausgewaschen. Danach schloß sich über ca. 15 Minuten die Perfusionsfixierung mit Bouin'scher Lösung an. Nach Absetzen des Kopfes und Eröffnung des Schädeldaches folgte die Immersionsfixierung in einem Gefäß mit Bouin-Hollande-Sublimat. 24 Stunden später wurden die Gehirne aus den Schädeln herauspräpariert und einige Stunden in 0.1 molarer Phosphatpufferlösung gewaschen. Die anschließende Paraffineinbettung erstreckte sich in zahlreichen Zwischenschritten über ca. 4 Wochen. Danach wurden die Präparate in Paraffin ausgebettet und nach vollständiger Erstarrung auf einem Tetrander (Leitz) in den 3 Raumebenen frontal, sagittal oder horizontal in 10 µm dicke Scheiben geschnitten. Auf einer 37°C temperierten Wärmebank konnten die Schnitte anschließend gestreckt auf mit Eiweißglycerin beschichtete und mit Aqua bidest. benetzte Objektträger (7,6 cm x 2,6 cm bzw. 7,6 cm x 4,2 cm) gezogen werden. Dabei wurden 6 im Präparat aufeinanderfolgende Scheiben auf 6 einander folgende Objektträger verteilt. Jede 6-er Gruppe wurde als Serie (1-x) bezeichnet. Jedes Glasplättchen bot Raum für 3-4 Scheiben, so daß die auf einem Objektträger direkt benachbarten Schnitte 60 µm entfernte Areale im Gehirn darstellten. Ein mindestens 3 Tage dauerndes Trocknen im Wärmeschrank bei 37°C schloß sich an.

Herstellung der Gewebeschnitte in VI Teilschritten

I Narkose	Tilest, Parke Davis, Dosierung: 66 mg/kg Körpergewicht i.m.	
II transkardiale Perfusion	Auswaschen: 500 ml 0,75 % NaCl+ 600 IE Heparin (=1,2 ml Liquemin) Fixierung: Bouin'sche Lösung: (15 Minuten) 75 ml wässrige Pikrinsäure+ 25 ml Formaldehydlösung 37 %	
III Immersionsfixierung	Bouin- Hollande Sublimat: (24 Stunden) 80 ml Stammlösung: 2,5 g Kupferacetat mörsern und in 100 ml Aqua bidest. auflösen 4,5 g Pikrinsäure zugeben und filtrieren 10 ml wässrige Sublimatlösung: 1000 ml Aqua bidest. kochen lassen 60 g HgCl ₂ zugeben Stammlösung und Sublimatlösung vermischen	
IV Auswaschen der präparierten Gehirne	0,1 molarer Phosphatpuffer: (mehrere Stunden)	
V Paraffineinbettung (nach Möller 1976)	Ethanol 80 % Ethanol 100% Methylbenzoat I Methylbenzoat II Methylbenzoat III Methylbenzoat:Zedernholzöl=1:1 Zedernholzöl I Zedernholzöl II Zedernholzöl III Zedernholzöl:Paraffinöl=1:1 Paraffinöl I Paraffinöl II Paraffinöl III Paraffin 42-44°C Paraffin 51-53°C Paraffin 56-58°C in Paraffin	mehrere Tage 2 Tage bis Präparat untersinkt (auf Taumler) 1 Tag mindestens 2 Tage 1 Tag 1 Tag 1 Tag 2 Tage 1 Tag 1 Tag 1 Tag 2 Tage 1 Tag 1 Tag 1Tag
Ausbetten		
VI Herstellen der 10 µm dicken Gewebescheiben und Aufziehen der Schnitte auf beschichtete Objektträger	Eiweißglycerin: (Beschichtung)	1 Eiweiß mit 1 Thymolkristall schaumig schlagen, stehenlassen bis sich eine klare Flüssigkeit absetzt, diese filtrieren und Glycerin zugeben Glycerin:Filtrat = 1:1

3.2.2. Färbung der Gewebeschnitte

3.2.2.1. Übersichtsfärbung nach Klüver und Barrera

Die Färbung von Klüver und Barrera (1953) dient speziell der Differenzierung von Nervengewebe. Vor der eigentlichen Anfärbung der Schnitte mußte zunächst das Paraffin durch Xylol entfernt werden. Sublimatkristalle, die von der Immersionsfixierung stammten, konnten mit Lugol'scher Lösung aus dem Gewebe herausgelöst werden. Überschüssiges Jodid wurde anschließend an Natriumthiosulfat gebunden.

Der Farbstoff Luxol-Fast-Blue färbt myelinisierte Fasern blau und nicht myelinisierte Fasern grün. Die Gegenfärbung mit Kresylviolett ergibt eine violette Färbung der Perikaryen. Durch Variation der Färbezeiten konnte die Farbintensität beeinflusst werden. Jeder 6. Objektträger der 3 aufgeschnittenen Gehirne wurde dieser Färbung unterzogen.

Färbeprotokoll: Differenzierungsfärbung nach Klüver und Barrera

I Entparaffinieren	Xylol 100 % Ethanol	3 x 5 Minuten 2 x 3 Minuten
II Sublimat auswaschen	Lugol'sche Lösung Natriumthiosulfatlösung	20 Minuten 20 Minuten
Spülen	Aqua bidest.	mindestens 5 Minuten
III Färbung der Markscheiden	Luxol-Fast-Blue 95 % Ethanol	2- 3 Stunden bei 57°C kurz eintauchen
Spülen	Aqua bidest.	mindestens 5 Minuten
IV Entfärbung (Farbüberschuß)	Lithiumcarbonatlösung	2-3 Minuten
Spülen	70 % Ethanol	3 x 0.5 Minuten
Mikroskopische Kontrolle	Schritt IV evtl. wiederholen	
Spülen	Aqua bidest.	mindestens 5 Minuten
V Färbung der Perikaryen	Kresylviolettlösung	15 Minuten
Spülen	Aqua bidest.	kurz eintauchen
VI Entfärbung (Farbüberschuß)	100 % Ethanol+ Eisessig (einige Tropfen) 100 % Ethanol	kurz eintauchen 3 Minuten
Mikroskopische Kontrolle	Schritt VI evtl. wiederholen	
VII Entwässern	100 % Ethanol Xylol	2 x 3 Minuten 3 x 5 Minuten
VIII Eindeckeln	Entellan	

Benötigte Reagenzien:

(Angaben sind ausreichend für die Anfärbung von 20 Objektträgern 7,6 cm x 2,6 cm)

Lugol'sche Lösung
(Romeis 1989)

Stammlösung: 2 g Kaliumjodid in 10 ml Aqua bidest. lösen, 1 g Jod zugeben und auf 100 ml mit Aqua bidest. auffüllen

Gebrauchslösung: einige Tropfen Stammlösung in 80 % Ethanol geben

Natriumthiosulfat (0,25%)
(Romeis 1989)

0,625 g Natriumthiosulfat in 250 ml Aqua bidest. auflösen

Luxol-Fast-Blue
(Fa. Chroma Gesellschaft)

1 g Substanz in 1000 ml 95% Ethanol lösen
5 ml Eisessig (10%) zugeben, filtrieren

Lithiumcarbonat-Lösung (0,05%)
(Fa. Chroma Gesellschaft)

0,1 g Lithiumcarbonat in 200 ml Aqua bidest. lösen

Kresylviolett
(Fa. Merck)

Stammlösung: 1 % wässrige Kresylviolett-Lösung

Gebrauchslösung: 20 ml Stammlösung und 200 ml Aqua bidest. mischen, 5 Tropfen Eisessig zugeben, filtrieren

Eisessig (100%)
(Fa. Merck)

Gebrauchslösung: Essigsäure 10%

Entellan
(Fa. Merck)

3.2.2.2. Immunzytochemische Färbung

ABC Markierung nach Hsu (1981)

Um die Neuropeptidsysteme SP, NPY und VIP im Di- und Mesencephalon zu untersuchen, wurde jeweils ein Objektträger pro 6-er Serie für jedes Neuropeptid immunzytochemisch mittels der ABC-Methode nach Hsu et al. eingefärbt. Dazu mußten die Schnitte zunächst wieder entparaffiniert und das übriggebliebene Sublimat ausgewaschen werden. Freie unspezifische Bindungsstellen wurden daraufhin mit einem Präimmunserum von der Ziege belegt, so daß ungewollte Bindungen mit dem Sekundärantikörper vernachlässigt werden konnten. Im nächsten Schritt kamen spezifische polyklonale Antiseren gegen SP, VIP (von Frau Prof. Blähsler aus Kaninchen gewonnen) und NPY (Amersham, Großbritannien) zum Einsatz. Da das Antiserum gegen SP in der praeoptischen Lage Kreuzreaktionen mit dem Neuropeptid AVT aufwies, wurde an Sepharose-AVT gekoppeltes SP-Antiserum verwendet.

Um den nun entstandenen Antigen-Antikörperkomplex zu vergrößern und sichtbar zu machen, wurde, unter Ausnutzung der hohen Affinität zwischen Biotin und Avidin, ein

biotinyliertes Sekundärantiserum, das ebenfalls von der Ziege stammte, an das Primärserum gebunden. Das Tertiärantiserum enthielt zum einen Streptavidin, das die Verbindung zum Sekundärantikörper herstellte und zum anderen biotinylierte Meerrettich-Peroxidase, die letztendlich aus dem anschließend zugegebenen DAB mit Hilfe von H₂O₂ in einer enzymatischen Reaktion einen unlöslichen Farbkomplex ausfällte. Um die Farbreaktion zu verstärken, wurde in diesem Schritt Nickel-Ammoniumsulfat hinzugefügt. Als Inkubationspuffer wurde Tris-gepufferte NaCl-Lösung pH 7,6 bzw. pH 8,0 verwendet, dem in den einzelnen Spülschritten einige Tropfen Ilfotol zur Herabsetzung der Oberflächenspannung beigefügt wurden.

Färbeprotokoll: ABC- Markierung nach HSU

I Entparaffinieren	Xylol 100 % Ethanol	3 x 5 Minuten 2 x 3 Minuten
II Sublimat auswaschen	Lugol'sche Lösung Nathriumthiosulfatlösung Aqua bidest.	20 Minuten 20 Minuten mindestens 5 Minuten
Spülen	Tris-Puffer I + Ilfotol	2 x 5 Minuten
III <u>Präimmunserum</u>	Ziegennormalserum (ZN) ZN:Tris-Puffer I=1:185 <u>oder</u> Kalbnormalserum (KN) KN:Tris-Puffer I=1:4	20 Minuten bei Raumtemperatur
IV spezifisches <u>Primärantiserum</u> vom Kaninchen gegen gewebeständige Antigene: SP, NPY und VIP	Antiserum : Tris-Puffer/KN Anti-NPY (1:7000) Anti-SP (1:5000) Anti-VIP (1:4000)	24 Stunden bei 6-8°C
Spülen	Tris-Puffer I + Ilfotol	3 x 5 Minuten
V biotinyliertes <u>Sekundärantiserum</u> von der Ziege gegen Primärantiserum	Anti-Kaninchen-Antiserum : Tris-Puffer I /KN = 1:555	30 Minuten bei Raumtemperatur
Spülen	Tris-Puffer I + Ilfotol	3 x 5 Minuten
VI <u>Tertiärantiserum</u> Streptavidin und biotinylierte Meerrettich-Peroxidase	ABC- Reaktion Substanz A+B (1:1) : Tris-Puffer I = je 1:303	45 Minuten bei Raumtemperatur
Spülen	Tris-Puffer I + Ilfotol	2 x 5 Minuten
Spülen	Tris-Puffer II + Ilfotol	1 x 5 Minuten
Spülen	Tris- HCl	5 Minuten
VII enzymatische Ausfällung des Farbkomplexes	DAB + Ni-Ammoniumsulfat +Tris-Puffer II +H ₂ O ₂	NPY: 10-12 Minuten SP: 8-10 Minuten VIP: 3-4 Minuten
Spülen	Tris- HCl zum Stoppen der Enzymreaktion	5 Minuten
Mikroskopische Kontrolle:	Schritt VII evtl wiederholen	
Spülen	Aqua bidest.	5 Minuten
VIII Entwässern	100 % Ethanol Xylol	2 x 3 Minuten 3 x 5 Minuten
IX Eindeckeln	Entellan	

Benötigte Reagenzien:

(Angaben sind ausreichend für die Anfärbung von 20 Objektträgern 7,6 cm x 2,6 cm)

Lugol'sche Lösung und Natriumthio-sulfat: siehe benötigte Reagenzien für Übersichtsfärbung nach Klüver und Barrera

Tris- Puffer I und II: 2.4 g Tris=Hydroxymethylaminomethan (Fa. USB, Cleveland USA)+ 18 g NaCl (Fa. Merck) in 2000 ml Aqua bidest. lösen, mit 1n HCl einstellen auf:
-pH 7,6 = Tris-Puffer I
-pH 8,0 = Tris-Puffer II

Präimmunserum:

ZN (1:185) 27 µl ZN = Ziegen- Normalserum (aus Vectastain ABC Elite Kit) +5 ml Tris-Puffer I

oder

KN (1:4) 1 ml KN = fetales Kalbnormalserum (Fa. Serva) + 4 ml Tris-Puffer I

Primärantiserum:

Anti-NPY (1:7000): 4 µl Anti-NPY (Amersham, Großbritannien) + 6,8 ml Tris-Puffer I + 200 µl KN (vierfach vorverdünnt)

Anti-SP (1:5000): 100 µl Anti-SP (Herstellung von Frau Prof. Blähser) + 4,9 ml Tris-Puffer I + 100 µl KN (Sepharose-AVT gekoppelt, 100-fach vorverdünnt)

Anti-VIP(1:4000): 2 µl Anti-VIP (Herstellung von Frau Prof. Blähser) + 7,8 ml Tris-Puffer I + 200 µl KN

Sekundärantiserum: 9 µl Ziege-anti-Kaninchen-biotinyliertes IgG (aus Vectastain ABC Elite Kit)+4,9 ml Tris-Puffer I + 100 µl KN

Tertiärantiserum: 6 ml Tris-Puffer I +
19 µl Substanz A (aus Vectastain ABC Elite Kit) +
19 µl Substanz B (aus Vectastain ABC Elite Kit),
Substanz A und B getrennt dem Puffer zugeben, gut mischen,
vor Gebrauch 30 Minuten bei Raumtemperatur stehen lassen
[Vectastain ABC Elite Kit: PK 6101,(Fa. Vector Lab, USA)]

Tris HCl:
(Romeis 1989) Stammlösung: 30,25 g Tris in 350 ml Aqua bidest. lösen, mit HCl (rauchend) auf pH 7,6 einstellen, auf 500 ml mit Aqua bidest. auffüllen
Gebrauchslösung: 12 ml Stammlösung + 108 ml Aqua bidest.

Chromogen: 0,66 g Nickel-Ammoniumsulfat (NH₄)₂ Ni(SO₄)₂ 6H₂O (Fa. Fluka) in 220 ml Tris-Puffer II auflösen, 1,72 ml DAB-4-HCl (3,3'Diaminobenzidin-Tetrahydrochlorid, Fa. Serva) zugeben, filtrieren, 110 µl H₂O₂ 35 % (Fa. Fluka) direkt vor Gebrauch zugeben

Immunzytochemische Kontrollfärbungen:

Serumspezifitätskontrollen:

Um die Spezifität des verwendeten Antikörpers zu testen, wurde das Antiserum mit dem zur Immunisierung verwendeten und an CNBr-aktivierte Sepharose (Fa Pharmacia Upsala, Schweden) gekoppelten Antigen vorbehandelt. Damit waren die Antikörper in Antigen-Antikörperkomplexen gebunden und der Reaktion mit dem Gewebeanalytogen entzogen. Kam es nach Beendigung des gesamten Färbeprozesses nach Hsu zu immunzytochemischen Markierungen, mußten diese aus Kreuzreaktionen mit anderen heterologen antigenen Determinanten stammen oder durch unspezifische Antikörper im Antiserum verursacht worden sein.

Methodenspezifitätskontrollen:

Im Schritt IV des Färbeprotokolls der ABC-Markierung wurde das Primärintiserum durch Tris-Puffer I ersetzt. Immunzytochemische Reaktionen mußten in diesem Fall durch unspezifische Bindungen von Komponenten der übrigen Färbeschritte entstanden sein.

Kontrolle der Nickel-Ammoniumsulfat-Verstärkung

Um die Wirkung des Nickel-Ammoniumsulfats (NAS) zu überprüfen, wurden sowohl Färbeprozesse mit den Primärintisera gegen die drei Neuropeptide als auch die Methodenspezifitätskontrollen mit und ohne Zugabe von NAS durchgeführt.

3.2.3. Lichtmikroskopische Auswertung der Gewebeschnitte

Zur lichtmikroskopischen Beurteilung der angefärbten Präparate stand ein Ortholux-Mikroskop (Fa Leitz, Wetzlar) zur Verfügung.

3.2.4. Darstellung der Ergebnisse

3.2.4.1. Zeichnungen

Um einen Überblick über die histologischen und immunzytochemischen Verhältnisse im Mes- und Diencephalon zu ermöglichen, wurden jeweils 10 bzw. 11 6-er Serien der horizontalen, frontalen und sagittalen Raumebenen ausgewählt. Zur Darstellung der Kerngebiete, Schichten und Faserzüge mußten zunächst Zeichnungen von den nach Klüver und Barrera angefärbten Schnitten mit Hilfe eines Projektionsmikroskopes angefertigt werden. Für die computergestützte Fertigstellung der Bilder stand ein Intel Celeron 466 MHz 128 MB RAM Computer zur Verfügung. Nach dem Einscannen mit einem Medion Color Flachbettscanner MD 9850 erfolgte die weitere Bearbeitung mit dem Bildbearbeitungsprogramm Photoshop[®] Version 5.0 (Fa. Adobe, USA). Für den Ausdruck wurde ein Canon PIXMA iP3000 Tintenstrahldrucker verwendet.

3.2.4.2. Fotografien

Zur fotografischen Darstellung der gefärbten Hirnareale stand eine Fotoaufsatzkamera (Fa. Wild, Heerbrugg, Schweiz) für das Ortholux Mikroskop zur Verfügung. Für die nach Klüver und Barrera gefärbten Präparate wurde ein Ilford Pan Film für schwarz-weiß-Aufnahmen verwendet, während für die immunzytochemisch gefärbten Bilder Agfa Copex Pan oder Agfapan-Filme zum Einsatz kamen. Die schwarz-weiß-Negative wurden anschließend mit einem Horizon Ultra Scanner (Fa. Agfa) in einen Macintosh G3 Computer eingescannt und auf Zip-Disketten gespeichert. Die Fertigstellung der Fotos erfolgte im Bildbearbeitungsprogramm Photoshop[®] Version 5.0 (Fa. Adobe, USA). Die bearbeiteten Bilder wurden dann mit Hilfe des Canon PIXMA iP3000 Tintenstrahldruckers auf Fotopapier ausgedruckt.

4. Ergebnisse

4.1. Ergebnisse der lichtmikroskopischen Untersuchung

4.1.1. Zeichnerische Darstellung der drei Peptidsysteme in Di- und Mesencephalon

Zur Verdeutlichung der Verteilung peptiderger Strukturen werden in den drei Raumebenen je 10 Schnittbilder angelegt. Die ersten und letzten Schnittebenen zeigen den jeweiligen dorsalen und ventralen, rostralen und caudalen bzw. lateralen und medialen Grenzbereich des Tectum opticum (TO). Um den optischen Hauptkern (OPT) auch in der frontalen Ebene darzustellen, wird hier ein Schnittbild aus dem rostralen Bereich des Thalamus vorangestellt.

Nach der Nomenklatur der Schichten des TO, basierend auf Huber und Crosby (1933), modifiziert von Jungherr (1945) und Cowen (1961), werden von außen nach innen das Stratum opticum (SO), das Stratum griseum et fibrosum superficiale (SGFS) mit 10 Unterschichten a-j, das Stratum griseum centrale (SGC), das Stratum album centrale (SAC) und das Stratum griseum periventriculare (SGP) unterschieden.

Darstellung peptiderger Strukturen:

Die unterschiedliche lokale Dichte peptiderger Fasern wird durch folgende fünf abgestufte Muster dargestellt:

		NPY	SP	VIP
I	sehr gering			
II	gering			
III	mittel			
IV	hoch			
V	sehr hoch			

NPY SP VIP



immunpositive
Perikaryen



von immunpositiven
Fasern umlagerte immun-
negative Perikaryen

4.1.1.1. Horizontale Raumebene

Die Abbildungen der Horizontalebene sind von dorsal nach ventral angeordnet.

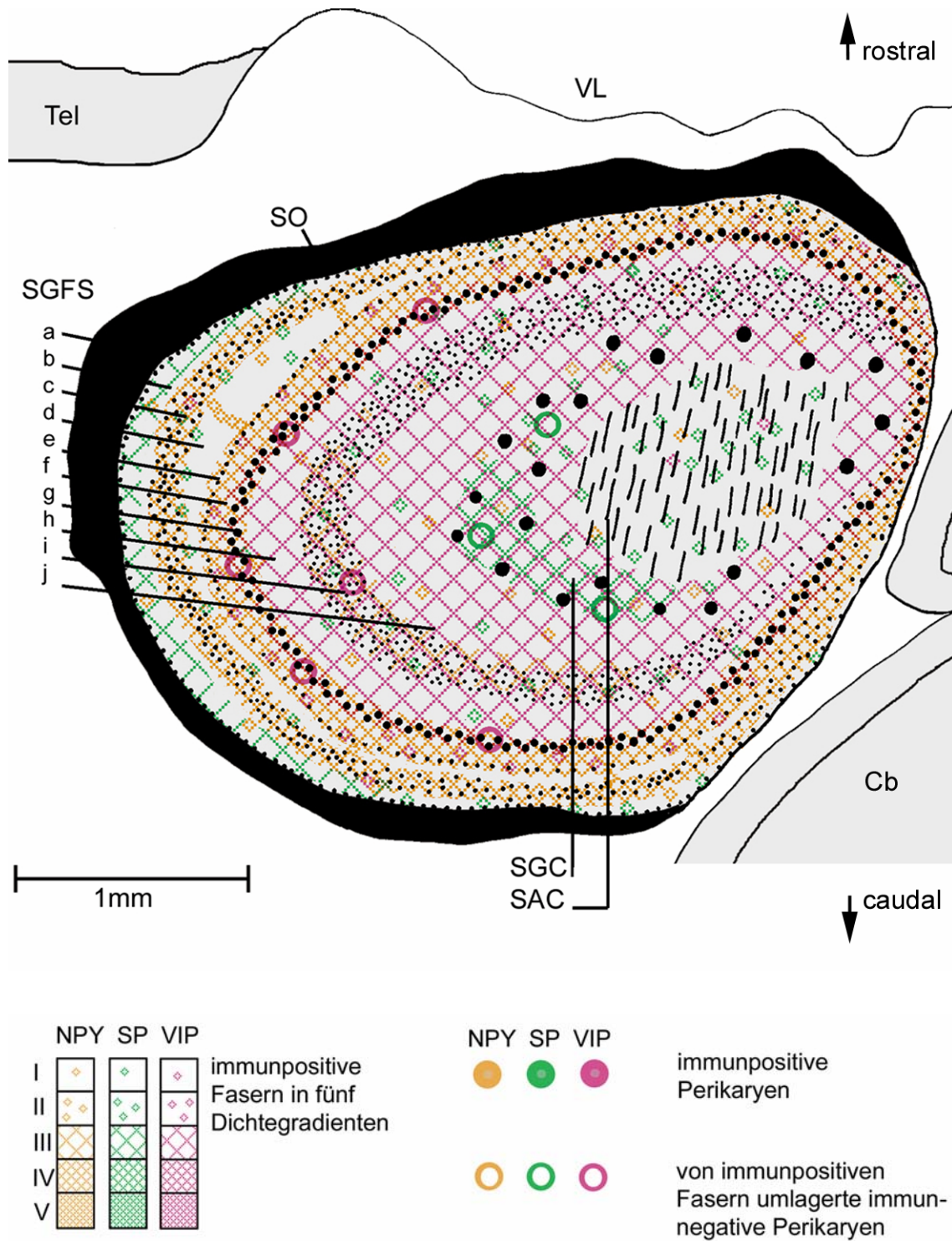


Abb.4.1: Tectum opticum, dorsalste Horizontalebene

Morphologie

Die erste Schnittebene liegt 1080 µm ventral des dorsalen tectalen Pols. Das kugelförmigen Tectum opticum (TO) ist in dieser Ebene dorsal der Verbindung zum übrigen Mesencephalon angeschnitten. Die einzelnen Schichten stellen sich als jeweils geschlossene Ringe dar. Peripher wird das TO von dem Stratum opticum (SO) bedeckt. Das nach innen folgende Stratum griseum et fibrosum superficiale (SGFS) läßt sich in 10 Schichten (a-j) unterteilen. Die Schichtenbreite des SGFS nimmt nach medial hin kontinuierlich ab, so daß sich am medialen Pol die einzelnen Schichten nicht mehr differenzieren lassen. Das Stratum griseum centrale (SGC) bildet einen inneren Ring um das im Zentrum liegende Stratum album centrale (SAC). Medial des TO befindet sich der rostrale Teil des Cerebellum (Cb). Rostral des TO lagert sich die caudale Wand des telencephalen Seitenventrikels dicht an.

NPY

In allen angeschnittenen Schichten des TO, ausgenommen des immunnegativen SO, sind NPY positive Reaktionen sichtbar. Die hohe Dichte immunpositiver Fasern in den Schichten c und e-g des SGFS lassen ein, für dieses Peptidsystem charakteristisches, Streifenmuster entstehen, das sich in unverminderter Intensität auf allen Schnittebenen darstellt. Die Schichten a,b,d,h und j des SGFS weisen eine geringe Immundichte auf, so daß sich Schicht i des SGFS in dieser Ebene durch einen leichten Anstieg der Anzahl peptiderger Fasern besonders im lateralen Abschnitt ebenfalls von den Nachbarschichten abhebt. In Schicht d fallen einige radial verlaufende immunpositive Fasern auf. Das SGC enthält eine geringe bis mittlere Anzahl NPY positiver Strukturen. Im zentral gelegenen SAC läßt sich nur eine geringe Anzahl immunpositiver Fasern nachweisen. Diese folgen zum großen Teil der spezifischen Faserrichtung dieser Schicht. Der restliche Teil verläuft ungeordnet. Da das SAC aber hier in seinem dorsalen Anfangsbereich getroffen ist und daher zwischen den Fasern des SAC noch Anteile des SGC erscheinen, kann eine Zuordnung der ir-Strukturen nicht immer eindeutig erfolgen.

SP

Im SO lassen sich keine SP positiven Fasern erkennen. Im lateralen SGFS zeigen sich in den Schichten a und b zumeist gröbere punktförmige Immunstrukturen in mittlerer Dichte. Nach medial hin nimmt die Konzentration mit Verjüngung dieser Schichten ab. In den Schichten c-h befinden sich nur sehr vereinzelt Immunreaktionen, wobei aber im lateralen Bereich kleinere punktförmige Ansammlungen am Übergang von Schicht c zu Schicht d auffallen. In Schicht i erhöht sich die Anzahl der SP positiven Fasern auf eine insgesamt noch geringe Dichte, die in Schicht j fast unmerklich abnimmt und sich dann im SGC besonders im ventrolateralen Teil auf eine mittlere Quantität steigert. In dieser Schicht liegen einige immunnegative Zellen, die von immunpositiven Fasern umspinnen werden. Im SAC treten SP positive Fasern in geringer bis mittlerer Anzahl auf, wobei besonders an der Grenze zwischen SAC und SGC Faserzüge über einige µm verfolgt werden können.

VIP

In den unter dem immunnegativen SO liegenden Schichten a-d des SGFS kommen nur sehr wenige immunpositive Fasern vor. Allerdings beginnt am rostromedialen Pol des Tectum, an dem die Schichten des SGFS ineinander übergehen, eine deutliche Immunreaktion schon direkt unterhalb des SO und bildet einen ca. 500 µm breiten, radialen Streifen im SGFS, in dem auffallend viele markierte Faserzüge radial ausgerichtet sind. Im restlichen Tectum erhöht sich die Anzahl immunpositiver Fasern von noch wenigen in Schicht e und f des SGFS auf eine mittlere Zahl in den

Ergebnisse

Schichten g-j des SGFS. Zahlreiche immunnegative Zellkörper werden in Schicht g von immunpositiven Fasern umgeben, wodurch diese Schicht auf charakteristische Weise hervorgehoben wird. In geringer Anzahl lassen sich solche immunpositiv umspinnenen Perikaryen auch in Schicht i nachweisen. Das SGC besitzt eine mittlere Dichte peptiderger Fasern. Im SAC lassen sich nur wenige Markierungen nachweisen, die punktförmig erscheinen oder dem Faserverlauf entsprechend ausgerichtet sind. Die VIP positiven Reaktionen erscheinen insgesamt sehr fein und erreichen nicht die gleiche Intensität wie die der Peptidsysteme NPY und SP. Die punktförmigen Anfärbungen sind zum Teil staubartig verteilt oder lassen sich aneinandergereiht in unterschiedliche Richtungen über kurze Strecken verfolgen.

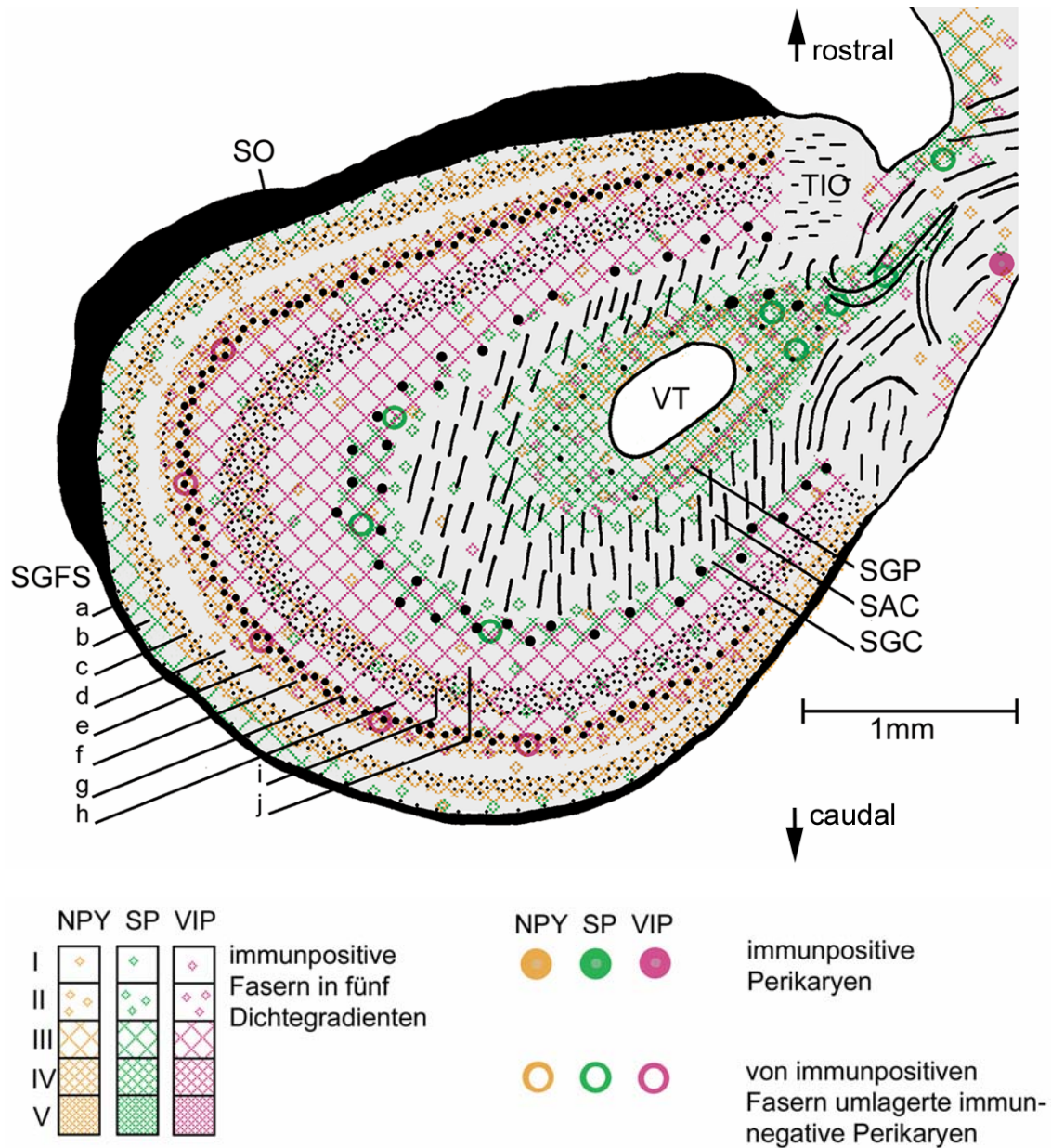


Abb.4.2: Horizontalschnitt, 480 μ m ventral von Abb.4.1

Morphologie

480 μ m ventral des ersten Schnittes ist das TO stielartig mit dem Tegmentum verbunden. Dieses schiebt sich mit seiner Commissura posterior (CP) zwischen den rostral gelegenen dorsalen Thalamus und das caudal angrenzende Cerebellum. Durch die entstandene Verbindung haben sich die ringförmigen Schichten des TO nach medial hin geöffnet. Zu dem SO, den 10 Schichten des SGFS, dem SGC und dem SAC ist nun das Stratum griseum periventriculare (SGP) hinzugekommen. Es umgibt ringförmig den ebenfalls angeschnittenen tectalen Ventrikel (VT). Am rostro-medialen Ende des SO lagern sich Fasern zum Tractus isthmo-opticus (TIO) zusammen.

NPY

Die laminare Verteilung der Immundichte ist im SGFS und SGC unverändert geblieben. Fast keine ir-Strukturen enthält das SAC. Nur an der Grenze zum SGP läßt sich eine geringe Anzahl von Faserzügen bis in das SGP verfolgen, das selbst eine mittlere Immundichte aufweist. Markant zeigen sich hier langgestreckte peptiderge Faserzüge, die parallel zur Ventrikelwand ziehen. Zahlreiche Fasern erscheinen aber auch ungeordnet. Nach lateral hin nimmt die Immunkonzentration in dieser Schicht ab. Der TIO ist immunnegativ. Am rostralen Übergang vom Tectum zum Diencephalon läßt sich eine Ansammlung immunpositiver Fasern in mittlerer Konzentration beobachten, während sich im restlichen Übergangsgebiet nur wenige aber gleichmäßig verteilte Fasern anfärben.

SP

Die SP immunpositiven Reaktionen im SGFS und SGC stellen sich ebenso wie in der Schnittebene zuvor dar. Im SAC befinden sich peripher an der Grenze zum SGC peptiderge Fasern in geringer bis mittlerer Konzentration, die sich zur Mitte hin verringert und sich dann kontinuierlich zur Grenze des SGP hin wieder auf eine mittlere Quantität steigert. Das SGP weist peripher eine hohe bis sehr hohe Anzahl positiver Fasern auf, die zum Ventrikel hin bis auf eine mittlere Anzahl abnimmt. Die hohe Faserkonzentration des SGP zieht sich weit nach medial bis in den Übergang zum Tegmentum hinein. Die Grenzen zu dem ansonsten nur mit einer geringen Anzahl immunreaktiver Strukturen durchsetzten Gebiet sind markant. Eine hohe bis mittlere Ansammlung peptiderger Fasern fällt im rostralen Übergang medial des TIO auf. Darin befinden sich zahlreiche, von immunpositiven Fasern umspinnene, negative Zellkörper. Solche Strukturen lassen sich auch im medialen Teil des SGP und im lateralen Abschnitt des SGC beobachten.

VIP

Wieder läßt sich die Steigerung der Anzahl VIP-immunpositiver Strukturen im SGFS und SGC von außen nach innen stufenförmig verfolgen. Bei vielen der schon angesprochenen umspinnenen Perikaryen in Schicht g kann ein immunpositiver Faserzug beobachtet werden, der fast immer nach außen gerichtet ist. Im SAC lassen sich nur sehr wenige, meist punktförmige Immunreaktionen erkennen. Das SGP enthält VIP positive Fasern im zentralen Teil in geringer und im peripheren Teil, am Übergang zum SAC, in geringer-mittlerer Konzentration. Hier gehen einige positive Immunreaktionen in die Faserzüge des SAC über. Außerdem lassen sich im SGP peptiderge Fasern über auffallend lange Strecken verfolgen, die häufig parallel zur Ventrikelwand verlaufen. Im medialen Abschnitt dominieren immungefärbte Fortsätze, die sich den durchziehenden Faserzügen folgend nach medial ausrichten. Im TIO färben sich keine Fasern an. Dafür zeigt sich in dem Verbindungsstück zu den in der Medianen liegenden Mes- und Diencephalon eine geringe Immundichte, die rostral und caudal der CP auf eine mittlere Quantität ansteigt. Durchziehende Faserbündel sind immunnegativ. Ganz vereinzelt lassen sich im caudalen Bereich dieses „Tectumhalses“ auch Zellkörper VIP positiv anfärben.

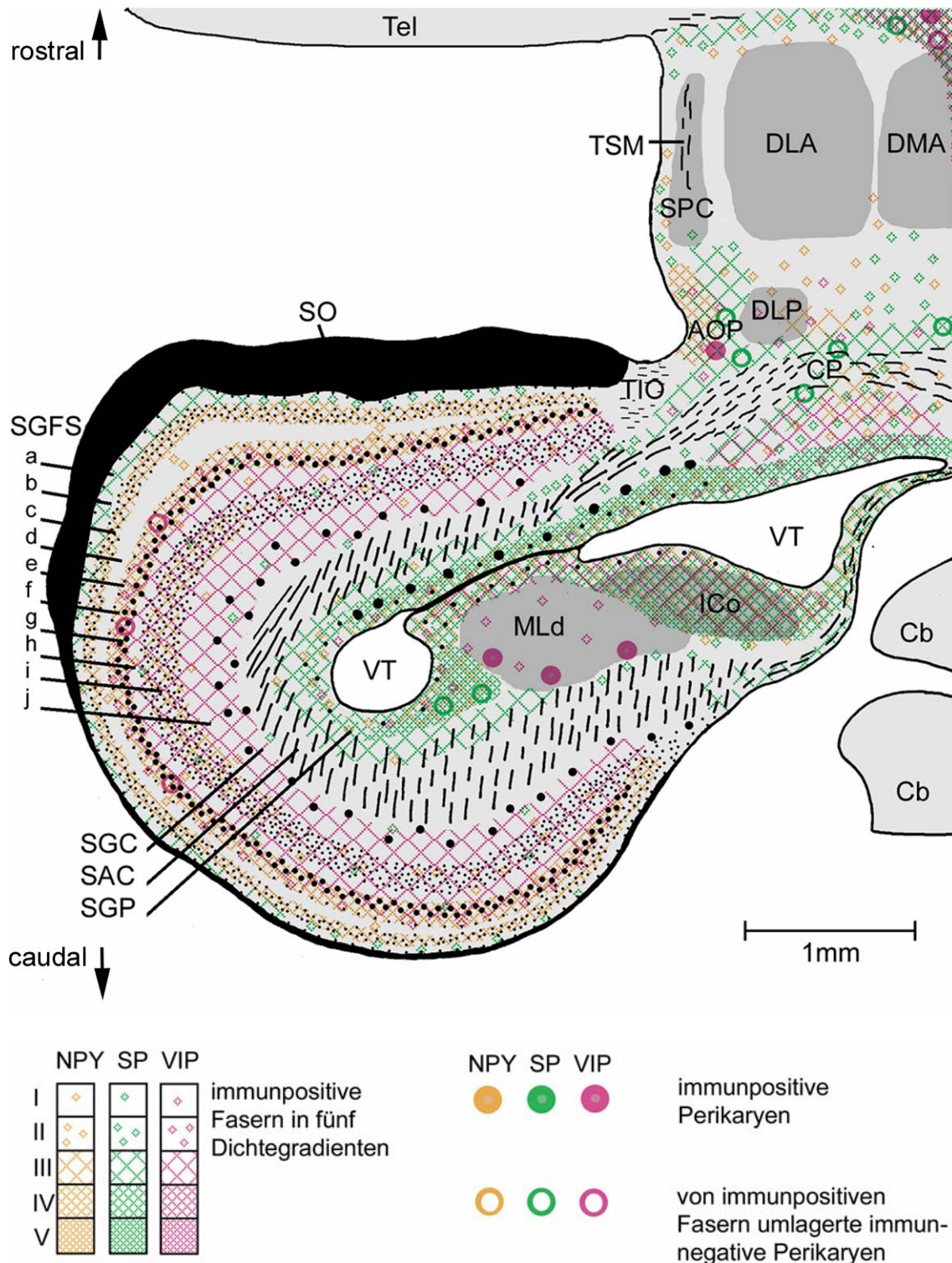


Abb.4.3: Horizontalschnitt, 360 μ m ventral von Abb.4.2

Morphologie

360 μ m ventral der vorangegangenen Schnittebene hat sich der tectale Ventrikel fast bis zur Mittellinie ausgedehnt. Die VT beider Seiten werden nur noch durch die Aneinanderlagerung der CP und der Commissura tectalis (CT) auf einer kurzen Strecke voneinander getrennt. Rostral der CP erstreckt sich der Thalamus mit seinen dorsalen Kerngebieten Nucleus dorsolateralis caudalis (posterior) thalami (DLP), Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior) thalami (DLA) und Nucleus dorsomedialis

rostralis (anterior) thalami (DMA), sowie dem, in den Fasern des Tractus septomesencephalicus (TSM) eingebetteten Nucleus superficialis parvocellularis thalami (SPC). Am rostro-medialen Ende des Tectum, am Übergang zum Diencephalon, liegt der TIO. Ihm rostromedial angelagert erstreckt sich die Area optica praetectalis (AOP) des Praetectum. Von außen nach innen sind die tectalen Schichten: SO, SGFS und SGC angeschnitten. Das u-förmige SAC geht mit seinem rostralen Schenkel in die CP und mit seinem caudalen Schenkel in die CT über. Im SGP fallen die großen reihenförmig angeordneten Zellen des Nervus trigeminus auf. Caudal hat sich im SGP der Nucleus mesencephalicus lateralis, pars dorsalis (MLd) schon zu einem großen Kerngebiet entwickelt, das mit seiner rostralen Ausdehnung den Ventrikel strichförmig verengt. Ohne Grenze geht der MLd medial in den Nucleus intercollicularis (ICo) über, der in dieser Ebene rostral vom Ventrikel, caudal und medial vom SAC und der CT begrenzt wird.

NPY

SGFS, SGC und SAC zeigen auch in dieser Schnittebene das typische, durch die unterschiedlichen Dichten der Immunreaktionen bedingte Streifenmuster. Im lateralen Abschnitt des SGP liegen nur wenige NPY positive Fasern. Deren Dichte nimmt jedoch nach medial hin, vor und hinter dem Ventrikel, zu. Diese mittlere Konzentration peptiderger Fasern setzt sich ohne Übergang im ICo fort. Im MLd lassen sich nur ganz vereinzelt Immunreaktionen beobachten. Wie in der faserreichen Schicht des SAC, färben sich auch nur sehr wenige Fasern der CT, der CP und des TIO an. Die AOP des Praetectum enthält viele immunreaktive Fasern. Der laterale, mediale rostrale und caudale Randbereich des Thalamus enthält, einschließlich des DLP, eine geringe bis mittlere Konzentrationen NPY-erger Fasern. Der mittlere Hauptanteil des Thalamus mit den Kernen DLA, DMA und SPC ist auffallend immunarm.

SP

Unverändert verteilen sich die SP positiven Reaktionen in den Schichten des SGFS. Allerdings kann eine Ansammlung zwischen den Schichten c und d hier nicht beobachtet werden. Im SGC kommt es im Gegensatz zu den vorhergehenden Schnittebenen nur zu einem geringen Faseranstieg. Im SAC steigt die Konzentration markierter Fasern von einer peripher sehr geringen auf eine zentral mittlere Quantität. Das SGP charakterisiert durch seine hohe bis sehr hohe SP positive Faserdichte das Immunbild des Lobus opticus. Im gesamten SGP steigt die Anzahl positiver Fasern vom Ventrikel ausgehend nach peripher an. Ebenso nimmt die Anzahl SP-erger Fasern von lateral nach medial hin zu, so daß im äußeren Bereich des SGP lateral eine mittlere, rostral und caudal des Ventrikels eine hohe bis sehr hohe Zahl immunpositiver Fasern markiert werden kann. Diese hohe Faserdichte setzt sich, mit nach peripher steigender Konzentration, im ICo fort. Dadurch wird der immunnegative MLd markant von hohen bis sehr hohen positiven Faseransammlungen eingegrenzt, die nur caudal auf eine geringe bis mittlere Zahl absinken. Im SGP werden besonders lateral des MLd immunnegative Zellen von punktförmigen immunpositiven Strukturen umlagert. Am caudalen Übergang des SAC in die CT lassen sich besonders im Randbereich Fasern in mittlerer Immunkonzentration anfärben. In einigen Abschnitten der ansonsten immunnegativen CP zeigen sich Immunreaktionen, die zumeist punktförmig erscheinen oder quer zur eigentlichen Faserrichtung der Kommissur verlaufen. Sie bilden schmale Bänder über die CP hinweg, die die mediale Fortsetzung des SGP und den Thalamus verbinden. Im rostral angrenzenden caudalen Abschnitt des Thalamus lassen sich immunpositive Fasern in geringer bis mittlerer Konzentration

beobachten, die die AOP durchziehen und die Grenze des immunnegativen DLP deutlich hervorheben. Außerdem fallen in diesem Bereich wieder immunnegative Zellkörper auf, die von SP positiven Axonen umspinnen werden. Der lateral gelegene SPC enthält in seinem caudalen Bereich einige punktförmige Immunreaktionen. Der übrige Thalamus zeigt nur im Randbereich eine rostral mittlere, nach medial hin sogar hohe Anzahl SP markierter Fasern.

VIP

Obwohl sich die Verteilung der feinkörnigen VIP-ergen Immunreaktionen im SGFS nicht verändert hat, hebt sich die Schicht g nicht so markant hervor wie in den vorherigen, da die Anzahl der immunpositiv umspinnenden Zellkörper in dieser Schicht abgenommen hat. Das SAC enthält kaum immunreaktive Strukturen. Rostral des Ventrikels läßt sich im lateralen Abschnitt des SGP eine sehr geringe, im mittleren Abschnitt eine geringe Immundichte beobachten. Nach medial hin erhöht sich die Immundichte auf eine mittlere Quantität. Dieser immunreaktive Bereich wird rostral durch die immunnegativen Fasern der CP deutlich begrenzt. Caudal des Ventrikels beinhaltet das SGP im lateralen Bereich wiederum nur wenige immunreaktive Fasern, deren Anzahl sich hier schon im mittleren Bereich deutlich steigert und bis zur CT eine mittlere Konzentration beibehält. Im Bereich der strichförmigen Verengung des Ventrikels fallen auf beiden Seiten langgestreckte Faserzüge auf, die sich parallel zur Ventrikelwand ausrichten. Im ICo läßt sich eine mittlere Anzahl positiver Fasern anfärben, wodurch sich der lateral angrenzende MLd mit seiner nur geringen Immunfaserdichte optisch abhebt. Dieser Kern beinhaltet aber große, zum Teil pyramidenförmige, positive Perikaryen mit mehreren Fortsätzen. Die Zellen liegen zum großen Teil entlang des caudalen Randgebietes. Ganz vereinzelt lassen sich auch medial des immunnegativen TIO spindelförmige Zellen anfärben. Dieses Gebiet zwischen TIO und CP besitzt eine geringe aber gleichmäßig verteilte Anzahl positiver Fasern, die sich rostral in die AOP, den DLP und den übrigen caudalen Thalamus erstrecken. Im mittleren und rostralen Thalamus bleiben auffallende Immunmarkierungen auf den schmalen rostro-medialen Randbereich beschränkt.

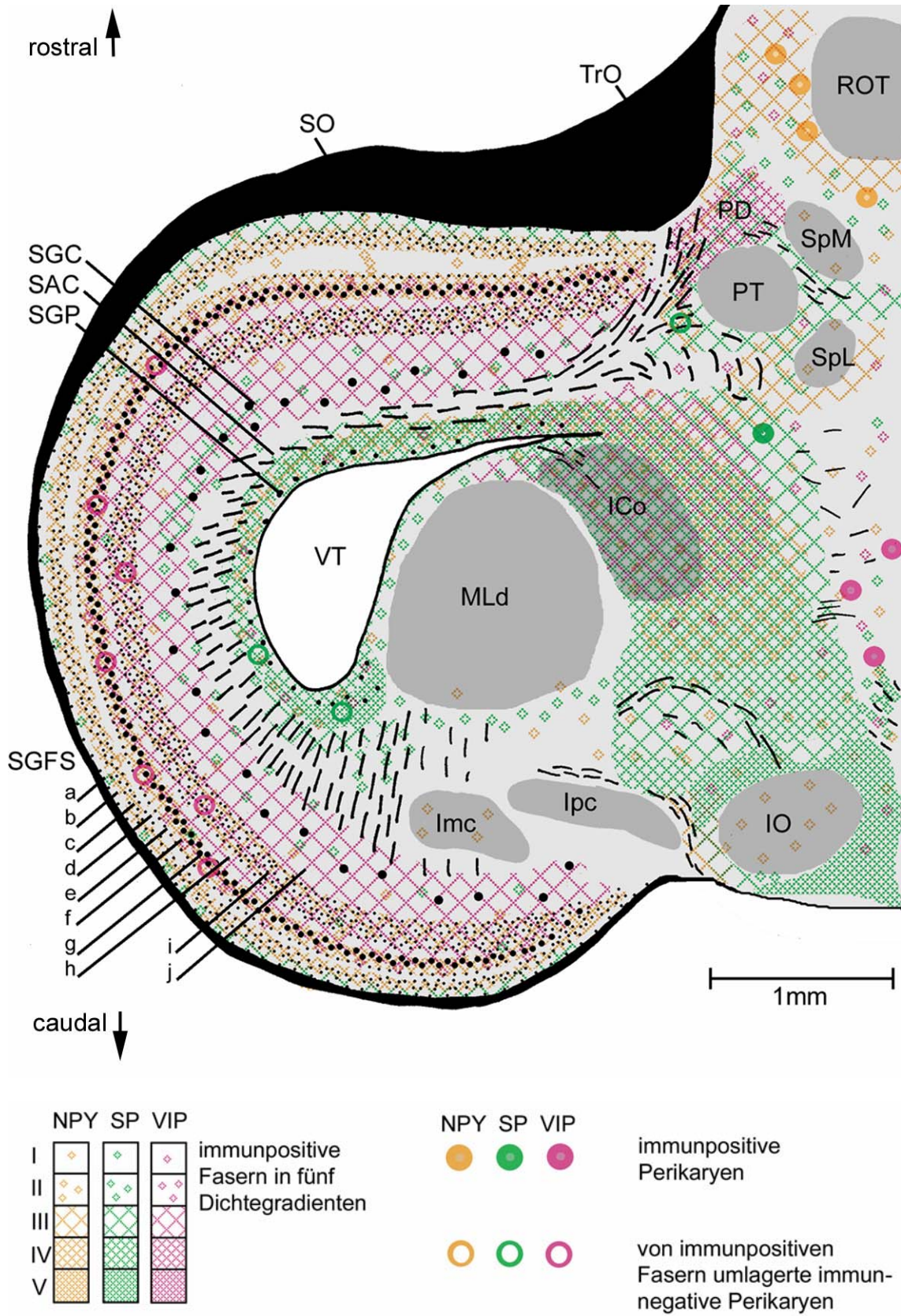


Abb.4.4: Horizontalschnitt, 900 µm ventral von Abb.4.3

Morphologie

900 µm ventral der vorherigen Schnittebene sind einige neue Kerngebiete hinzugekommen. Die tectalen Schichten SO, SGFS, SGC und SAC umlagern unverändert halbkreisförmig den Ventrikel, der sich hier nach lateral weit geöffnet darstellt, nach medial hin aber nicht mehr über das Tectum herausragt. Er wird geschlossen vom SGP umgeben. Die Nuclei MLd und ICo erreichen in dieser Ebene ihre größten Ausmaße. Caudal haben sich im SAC die Nuclei isthmi, pars magnocellularis (Imc) und pars parvocellularis (Ipc) entwickelt. Etwas weiter medial zeigt sich der hier schon in seinem mittleren Bereich getroffene Nucleus isthmo-opticus (IO). Neu hinzugekommen sind rostral der gut abgegrenzte Nucleus praetectalis (PT), der rostral anliegende Nucleus praetectalis diffusus (PD) und die Nuclei spiriformis lateralis (SpL) und medialis (SpM). Im Diencephalon sind der dorsale Abschnitt des Nucleus rotundus (ROT) und der ihn umgebende Nucleus marginalis tractus optici (nMOT) (Güntürkün und Karten 1991) angeschnitten.

NPY

Die Schichten des TO zeigen das bereits bekannte Immunbild des Neuropeptides. Im lateralen SGP färben sich wieder nur wenige Fasern an, deren Anzahl nach medial kontinuierlich bis auf eine mittlere Konzentration ansteigt. NPY-erge Fasern umziehen von medial bogenförmig den ICo. In diesem Gebiet lassen sich besonders viele lange, positive Faserzüge in rostro-caudaler Richtung verfolgen. Im ICo selbst befindet sich eine geringe Anzahl NPY-positiver Fasern, während der benachbarte MLd immunnegativ ist. Von der isthmischen Kerngruppe zeigt der IO eine geringe bis mittlere Immunkonzentration. Ipc und Imc sind immunnegativ. Das Gebiet um den IO herum wird von einer geringen Anzahl immunpositiver Fasern durchzogen, die sich lateral zwischen IO und Ipc auf eine mittlere Dichte erhöht. Das Praetectum enthält geringe punktförmige NPY positive Reaktionen, die übergangslos auch im PD zu finden sind. Besonders an den Randgebieten der immunnegativen Kerne PT und SpL liegen zahlreiche reaktive Fasern, so daß sie dort in mittlerer Konzentration die Kerne von ihrer Umgebung abgrenzen. Der SpM enthält einige immunreaktive Fasern. Rostral des SpL lassen sich vereinzelt Zellkörper immunpositiv anfärben. Der rostral liegende ROT zeigt selbst keine NPY positiven Reaktionen. Im umliegenden nMOT liegen jedoch zahlreiche spindelförmige Zellkörper, deren Achsen sich tangential zum Kernrand ausrichten. Häufig gehen von den Polen dieser Zellen ein bis zwei Fortsätze ab, die sich ebenfalls über kurze Strecken in tangentialer Richtung verfolgen lassen. Der nMOT wird außerdem von einer mittleren Anzahl immunpositiver Fasern durchzogen.

SP

In Schicht a und b des SGFS nimmt die mittlere Konzentration der vorwiegend punktförmigen Immunreaktion nach lateral hin etwas ab. Zwischen Schicht c und d treten wieder im lateralen Bereich dezente Anhäufungen SP positiver Reaktionen auf. Insgesamt sind aber in den Schichten c bis h nur wenige positive Fasern zu erkennen, deren Anzahl sich wie in den Schnittebenen zuvor in Schicht i erhöht, in Schicht j geringgradig abnimmt und im SGC, in dieser Ebene besonders im lateralen Teil, auf eine mittlere Dichte ansteigt. Das im mittleren Bereich nur gering bis sehr gering immungefärbte SAC zeigt sowohl in seinem peripheren Übergangsbereich zum SGC als auch an seiner inneren Grenze zum SGP einen deutlichen Anstieg der SP positiven Fasern. Langgezogene SP-erge Fasern ziehen vom caudalen SGP in das SAC hinein. Besonders auffallend hebt sich wieder das SGP mit seiner hohen bis sehr hohen Immundichte von den anderen Schichten des TO ab. Diese hohe bis sehr hohe Anzahl SP positiver Fasern durchzieht übergangslos den ICo, erstreckt

sich nach medial bis an die Grenze zum Tegmentum und umgibt caudal den immunnegativen IO, der dadurch deutlich, ebenso wie der immunnegative MLd, von seiner Umgebung abgegrenzt wird. Zum Ventrikel hin und nach lateral nimmt die Immundichte innerhalb des SGP ab. Auffallende immunpositiv umspinnene immunnegative Zellkörper liegen wieder besonders lateral im SGP und medial in der Verlängerung des SGP am Übergang vom Tectum zum Tegmentum. Die Nuclei Imc und Ipc sind immunnegativ. Rostral der beiden Kerne zeigen sich nur wenige positive Immunreaktionen, deren Anzahl sich zum MLd hin auf eine mittlere Dichte markierter Fasern erhöht. Im übrigen Tegmentum und im Diencephalon läßt sich eine geringe bis mittlere Konzentration SP positiver Fasern anfärben. Sie durchziehen auch den PD des Praetectum und umgeben die immunnegativen Nuclei PT, SpM, SpL und ROT.

VIP

Die Verteilung der VIP-Markierungen in den tectalen Schichten unterscheidet sich nicht von den vorhergehenden Schnittebenen. Besonders auffallend sind jedoch hier die runden immunnegativen Zellen in Schicht g und i, die von immunpositiven Fasern umspinnen werden. Häufig lassen sich positive faserförmige Züge von diesen Zellen aus auf kurze Strecken nach außen verfolgen. Wie bei den anderen untersuchten Peptidsystemen steigt die im lateralen Bereich des SGP geringe Immunkonzentration nach medial hin an und erreicht hier eine mittlere Dichte, die unvermindert den ICo durchzieht. Der benachbarte MLd und die Gruppe der isthmischen Kerne sind hingegen VIP immunnegativ. Fein verteilt zeigen sich immunpositive Reaktionen im gesamten übrigen Tectum und Tegmentum. Im Tegmentum, dorsal des, in dieser Ebene noch nicht angeschnittenen Nucleus tegmenti pedunculo-pontinus (TPc), lassen sich breit verteilt einige Zellkörper VIP positiv markieren. Der PD des Praetectum dominiert mit einer mittleren bis hohen Zahl peptiderger Fasern, die lateral eine deutliche Grenze zu den übrigen immunnegativen Kernen des Praetectum bilden. Vereinzelt markierte Fasern fallen im Thalamus einschließlich des nMOT auf, während der ROT keine immunreaktiven Strukturen enthält.

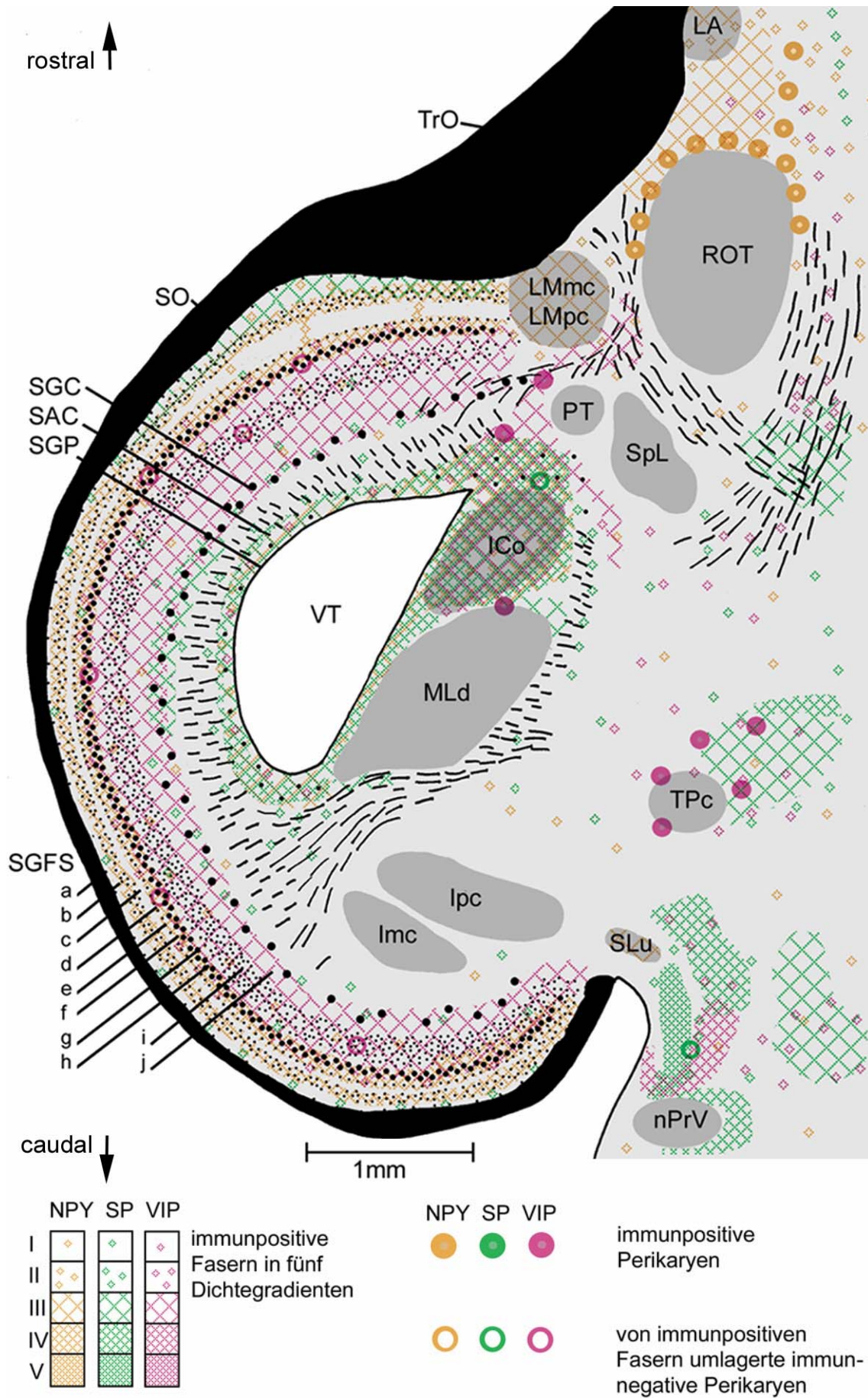


Abb.4.5: Horizontalschnitt, 900 µm ventral von Abb.4.4

Morphologie

Die Schnittebene 5 liegt 900 µm ventral der Schnittebene 4. Die morphologische Situation innerhalb des Tectum hat sich nur unwesentlich verändert. Medial im Tegmentum erstreckt sich der schlecht abzugrenzende TPc. Am caudalen Übergang der tectalen Strata in das Tegmentum zeigt sich der dorsale Abschnitt des SLu. Weiter caudal sind sensorische Nervenzellen des Nervus trigeminus (N V) zum Nucleus sensorius principalis nervi trigemini (nPrV) zusammengelagert. Große und kleine Zellen bilden im direkten Anschluß an das rostrale Ende der äußeren tectalen Schichten die Kerne Nucleus lentiformis mesencephali, pars magnocellularis (LMmc) und pars parvocellularis (LMpc). Während im übrigen Praetectum nur noch der SpL und das ventrale Randgebiet des PT zu sehen sind, ist der ROT in voller Ausdehnung angeschnitten. Weiter rostral erscheint der Nucleus lateralis anterior thalami (LA) des optischen Hauptkerns.

NPY

Während sich die Schichten a-h und j des SGFS, sowie das SGC, SAC und SGP mit ihrem gewohnten Muster immunmarkierter Strukturen präsentieren, zeigt Schicht i des SGFS in dieser Ebene nur eine geringe Anzahl markierter Fasern, die lateral etwas ansteigt. Innerhalb des ICo bildet sich ein immunarmer Hof, der nur von vereinzelt NPY positiven Fasern durchzogen wird. Nach außen hin nehmen die Fasern zu, so daß sie schließlich am schwer zu definierenden Übergang zum SGP und zum immunnegativen MLd hin eine mittlere Konzentration erreichen. Die isthmischen Kerne lmc und lpc, sowie ihre Umgebung zeigen keine Immunreaktionen. Im Tegmentum, einschließlich des Kerngebietes des TPc, lassen sich vereinzelt NPY positive Fasern anfärben. Der SLu enthält eine mittlere Konzentration NPY-erger Fasern. Der nPrV ist immunnegativ. Im Praetectum dominieren die Kerne LMmc und LMpc mit einer mittleren Anzahl NPY-erger Fasern, während im übrigen Praetectum nur eine geringe Menge peptiderger Fasern zwischen den immunnegativen Kernen PT und SpL zu sehen ist. Der ROT wird von einer geringen bis mittleren Dichte peptiderger Fasern umgeben. Zahlreiche NPY positive Perikaryen bilden im nMOT einen Halbkreis um den rostralen Pol des ROT. Von dort aus zieht eine Kette von positiven Perikaryen, eingebettet in zahlreiche positive Fasern, nach rostral zum LA, der selbst im rostralen Teil eine mittlere und im caudalen Teil eine geringe Anzahl NPY positiver Fasern beinhaltet

SP

Die Schichten a und b des SGFS besitzen rostral eine mittlere Dichte SP-erger Fasern. Lateral hingegen zeigen sich nur sehr vereinzelt positive Reaktionen, die nach caudal hin zahlenmäßig wieder zunehmen. Die restlichen tectalen Schichten unterscheiden sich in ihren Immunreaktionen nicht von der vorhergehenden Schnittebene. Wie bei der NPY-Immunfärbung bildet sich auch hier durch die Verminderung der SP positiven Fasern ein immunärmerer Hof im Zentrum des ICo. Peripher erhöht sich die Anzahl der Fasern, um dann in hoher Konzentration ohne Grenze in das SGP überzugehen. Der benachbarte MLd und die beiden Anteile des isthmischen Kerns sind immunnegativ. Das gesamte übrige Tectum und Tegmentum, einschließlich des TPc, wird von einer geringen Menge punktförmiger SP Immunreaktionen durchsetzt. Zu stärkerer Ansammlung SP positiver Fasern kommt es medial des SpL, medial des TPc und medial des immunnegativen SLu. Zwischen SLu und dem ebenfalls immunnegativen nPrV zieht ein schmaler Strang mit einer sehr hohen Dichte immunreaktiver Fasern. Von medial her wird der nPrV halbkreisförmig von Immunfasern in hoher Konzentration umschlossen. Vereinzelt werden auch in dieser Ebene im SGP und in dem markant gefärbten Gebiet

zwischen SLu und nPrV negative Zellen von SP positiven Fasern umgeben. Das Praetectum bleibt mit seinen Kernen immunnegativ. Auch der Thalamus mit ROT und LA enthält kaum SP-erge Immunreaktionen. Jedoch bilden medial des LA punktförmige Markierungen ein zartes Band, das sich bis zum Telencephalon erstreckt.

VIP

Unverändert präsentiert sich das Vorkommen VIP positiver Immunstrukturen in den tectalen Strata und den Kernen des Lobus opticus. Die in dieser Ebene neu hinzugekommenen Kerne SLu und nPrV sind immunnegativ. Dahingegen kommen im Gebiet um und innerhalb des TPc vereinzelt VIP-erge Fasern und zahlreiche VIP positive Zellkörper vor. Fein verstreut durchsetzen immunpositive Strukturen das gesamte Tegmentum. Caudal erhöht sich ihre Anzahl besonders zwischen dem SLu und nPrV auf eine mittlere bis hohe Konzentration. Während die Kerngebiete des Praetectum immunnegativ sind, wird der PT lateral und rostral von einem breiten Band mit zahlreichen immunreaktiven Fasern umgeben, das sich rostral bis zum ROT erstreckt. Im übrigen Thalamus lassen sich VIP positive Fasern in geringer Menge um und zwischen den immunnegativen Kernen ROT und LA erkennen.

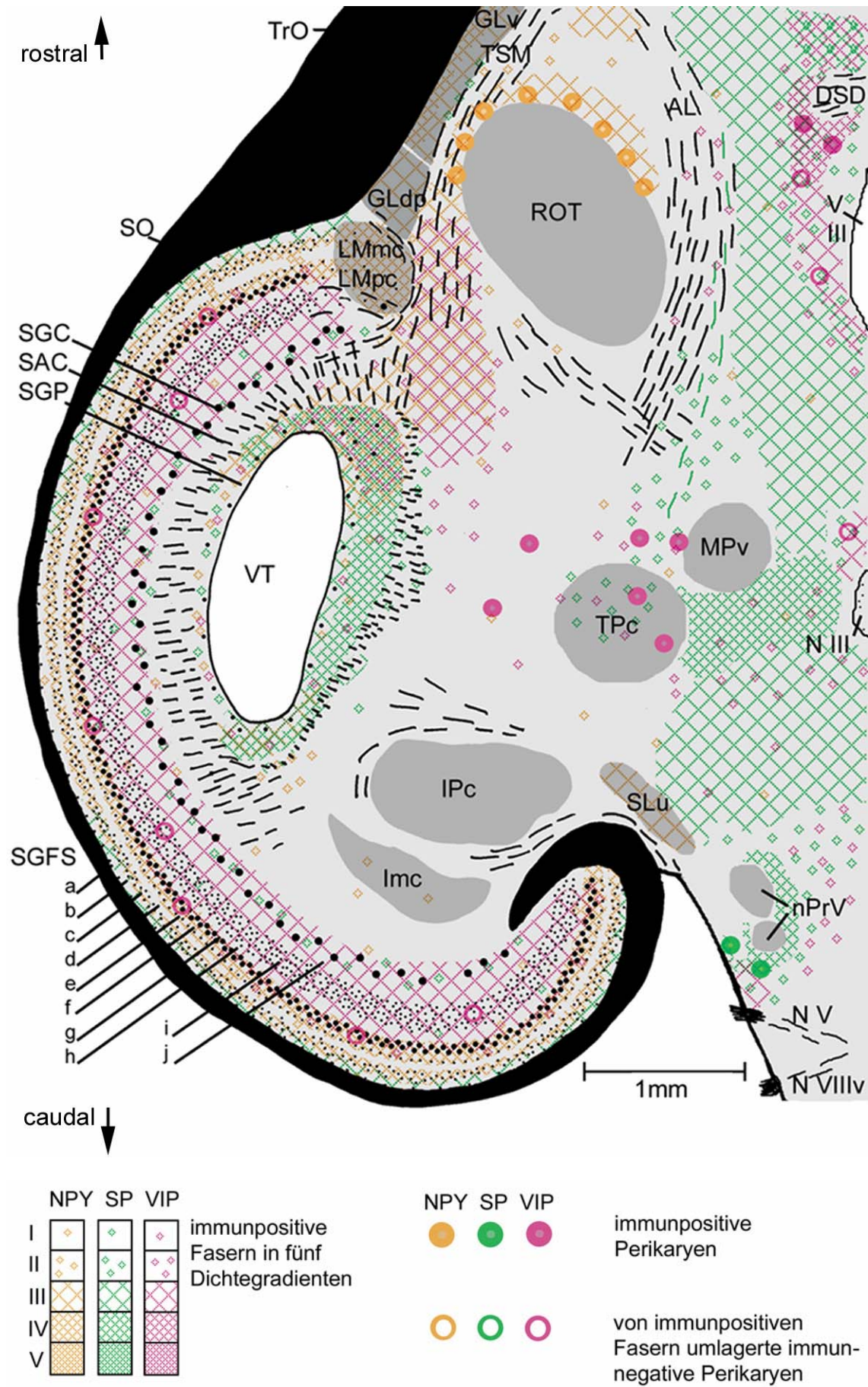


Abb.4.6: Horizontalschnitt, 900 µm ventral von Abb.4.5

Morphologie

900 µm ventral der Schnittebene 5 sind die tectalen Kerne MLd und ICo nicht mehr angeschnitten, so daß das SGP wieder direkt vom SAC umschlossen wird. Zwischen dem TPc und dem, der Medianen benachbarten, 3. Gehirnnerven liegt der ventrale Anteil des Nuc. mesencephalicus profundus (MPv). Im caudalen Mesencephalon präsentieren sich die Kerne Ipc, Imc und SLu nahezu unverändert. Ganz am caudalen Rand des gezeigten Ausschnittes läßt sich der Abgang des 8. Gehirnnerves erkennen. Etwas weiter rostral verläßt der 5. Gehirnnerv das Stammhirn, dessen motorische und sensorische Nervenzellen medial und rostral seiner Austrittsstelle zu sehen sind. Im Praetectum läßt sich lediglich der Nucleus lentiformis mesencephali (LM) von seiner Umgebung abgrenzen, da die Kerngebiete PT und SpL einer diffus verteilten praetectalen Kernmasse Platz gemacht haben. Weiter rostral im Diencephalon sind die, dem Tractus opticus anliegenden, Anteile des ventralen Kniehöckers Nucleus geniculatus lateralis, pars ventralis (GLv) und Nucleus geniculatus lateralis, pars dorsalis principalis (GLdp) angeschnitten. Lateral wird der mächtige ROT von Faserzügen des Tractus septomesencephalicus (TSM) begrenzt. Medial erstreckt sich die Ansa lenticularis (AL) bis in das Mesencephalon hinein. In dem an die Mittelebene mit dem 3. Ventrikel grenzenden Gebiet des Hypothalamus zeichnen sich die ersten dorsalen Faserzüge der Decussatio supraoptica dorsalis (DSD) ab.

NPY

Wie in der Schnittebene zuvor wird das peptidbedingte Streifenmuster durch die hohe Anzahl immunreaktiver Fasern in den Schichten c und e bis g des SGFS dargestellt. Schicht i reiht sich in dieser Ebene mit geringer Immundichte in seine Nachbarschichten ein. Das lateral und medial kaum angefärbte SAC zeigt caudal zum SGP hin geringe Immunreaktionen. Rostral wird es von einer mittleren Anzahl immunpositiver Fasern durchzogen. Das SGP besitzt rostral und caudal eine mittlere, lateral und medial des Ventrikels eine geringe Dichte peptiderger Fasern. Die Kerne Ipc und nPrV sind immunnegativ. Dezente Markierungen enthalten hingegen schmale Faserzüge, die den Imc durchqueren. Eine mittlere Konzentration peptiderger Fasern färbt sich im SLu an. Im TPc und im MPv des Tegmentum lassen sich vereinzelt NPY positive Reaktionen erkennen. Die gleichmäßige geringe Durchsetzung des restlichen Mesencephalon mit immunreaktiven Fasern zeigt sich auch weiter caudal am Übergang zur Pons im Bereich der Abgänge des 5. und 8. Gehirnnervens, deren angeschnittene Kerngebiete selbst immunnegativ sind. Rostral der äußeren Schichten des SGFS setzt sich die hohe Immunkonzentration in die Kerne LMpc und LMmc fort. Das übrige Praetectum, ebenso wie das GLdp, enthalten eine mittlere Zahl immunpositiver Fasern. Der GLv hingegen ist zweigeteilt und besitzt im lateralen Bereich eine hohe Konzentration und im medialen Anteil eine mittlere Zahl NPY-erger Fasern. NPY positive Perikaryen umlagern auch hier rostral, lateral und medial den ROT. In dem aus der AL und dem TSM gebildeten Dreieck rostral des ROT häufen sich NPY positive Fasern in mittlerer Konzentration.

SP

Eine mittlere Konzentration SP-erger punktförmiger Reaktionen zeigt sich rostral und caudal in den Schichten a und b des SGFS. Lateral treten sie hingegen in diesen Schichten nur vereinzelt auf. Die übrigen Schichten des SGFS entsprechen den vorhergehenden Schnittebenen. Das SGC und der laterale Anteil des SGP sind in dieser Ebene nur gering markiert, während sich der mediale Anteil des SGP mit seiner gewohnt hohen bis sehr hohen Konzentration SP positiver Fasern präsentiert. Auch in dieser Ebene fällt ein schmaler Streifen um den Ventrikel mit deutlich

geringeren peptidergen Reaktionen auf. Unverändert immunarm präsentiert sich der caudale Lobus opticus mit seinen Kerngebieten Ipc, Imc und SLu. Lateral des 3. Gehirnnervens umfaßt ein deutlich abgesetztes Gebiet mit sehr hoher Immundichte von ventral her den immunnegativen MPv. Auch medial wird der MPv von einigen peptidergen Fasern umgeben. Großflächig durchsetzen von dort aus SP positive Fasern in geringer-mittlerer Anzahl das mittlere und caudale Tegmentum, einschließlich des TPc. Von caudal und medial wird der nPrV von einer hohen Konzentration immunreaktiver Fasern umgeben. Lateral davon lassen sich einige Zellkörper SP positiv färben. Im Praetectum zeigen sich keine Immunreaktionen. Auch die diencephalen Kerne GLdp und ROT und ihre Umgebung sind SP immunnegativ. Obwohl der größte Teil des GLv ebenfalls immunnegativ ist, fallen an seinem medialen Randgebiet einige sehr grobkörnige SP positive Markierungen auf. Markant färben sich außerdem Faserzüge des medialen Anteils der Ansa lenticularis positiv. Zwischen der AL und dem Ventrikel setzt sich ein breiter Streifen mit zumeist mittlerer Konzentration peptiderger Fasern in das Mesencephalon fort.

VIP

Mit unveränderter Intensität und Lokalisation stellen sich die VIP-ergen Immunreaktionen innerhalb des Tectum dar. Zwischen TPc und dem 3. Gehirnnerv färbt sich eine geringe bis mittlere Anzahl an Fasern VIP positiv an. Nach rostral setzt sich die Immunfaserfärbung als schmaler Streifen paramedian bis in das Diencephalon fort. Viele immunnegative Zellen werden innerhalb dieses Streifens von positiven Fasern umwoben. Auffallend breit verstreut liegen zahlreiche VIP positive Zellen in und um den TPc, sowie um den selbst immunnegativen MPv. Vereinzelt bis gering verteilen sich die immunpositiven Fasern auch in dieser Ebene über das gesamte übrige Tegmentum. Caudal des Tegmentum erhöht sich die Anzahl peptiderger Fasern etwas und erreicht lateral der immunnegativen Trigemuskern eine mittlere Konzentration. Medial der immunnegativen Anteile des LM wird das übrige Praetectum auffallend von VIP positiven Fasern in mittlerer Anzahl durchsetzt. Die beiden Teile des lateralen Kniekerns GLv und GLdp, sowie der ROT sind immunnegativ. Das ansonsten nur vereinzelt bis gering immunmarkierte Diencephalon zeigt lateral des 3. Ventrikels eine mittel bis hochgradige positive Faseransammlung, die so die immunnegative DSD hervorhebt. In diesem Bereich reagieren auch einige Zellkörper VIP positiv.

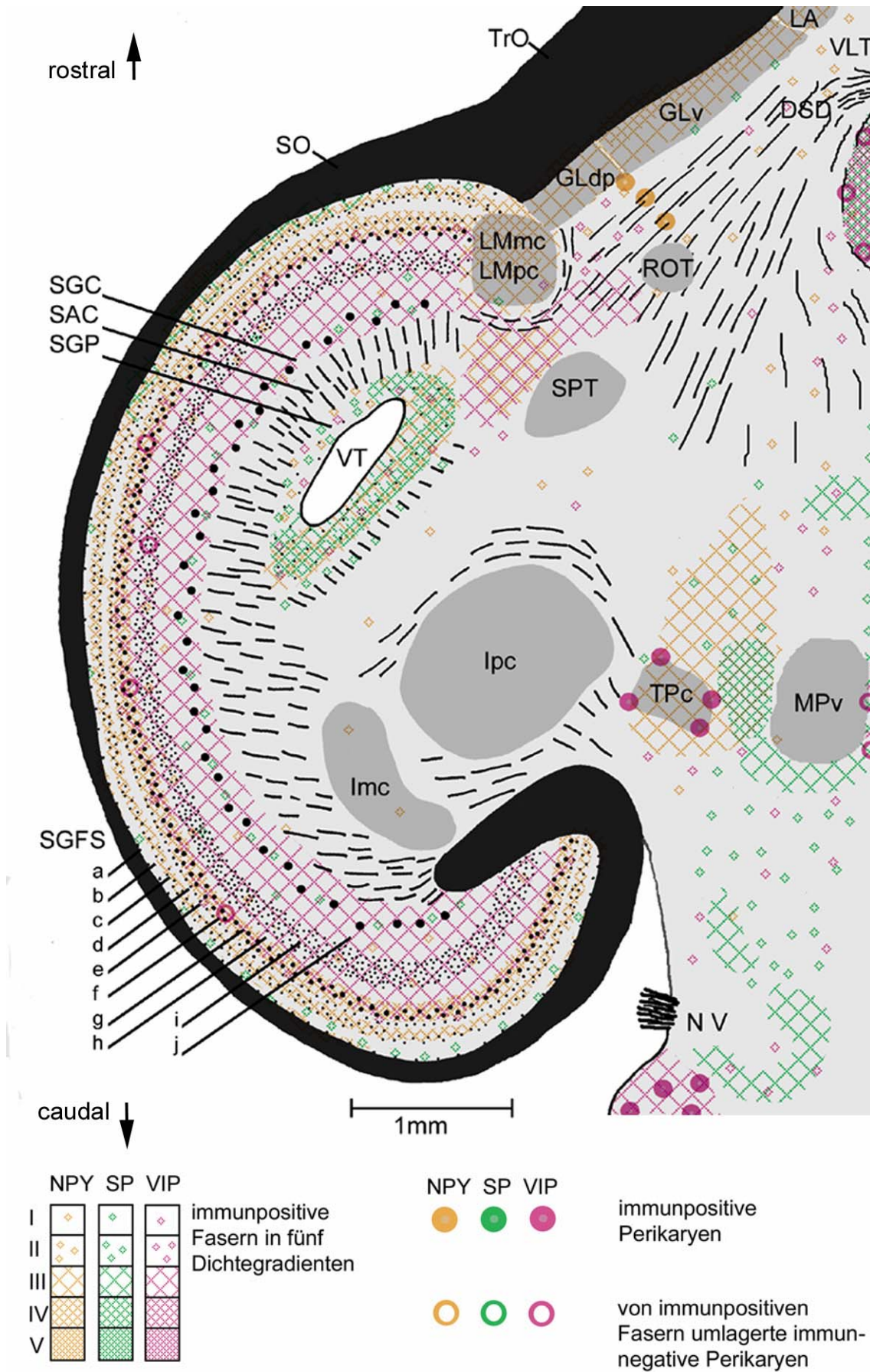


Abb.4.7: Horizontalschnitt, 540 µm ventral von Abb.4.6

Morphologie

540 µm ventral der vorherigen Schnittebene ist der tectale Ventrikel in seinem ventralen Endbereich angeschnitten. Die Anordnung der umlagernden Schichten gleicht der vorhergehenden Ebene. Während sich der Ipc zu einem großen rundlichen Kern entwickelt hat, haben die Kerne Imc, TPc und MPv ihre morphologische Gestalt weitgehend beibehalten. SLu und nPrV sind in dieser Ebene nicht mehr angeschnitten. Im Praetectum ist, neben dem LM, der Nucleus subpraetectalis (SPT) auf der Schnittfläche sichtbar. Der größte Teil des ROT liegt oberhalb der vorliegenden Ebene, so daß in diesem Bereich nun zahlreiche Faserzüge dominieren. Im Bereich des Hypothalamus sammeln sich rostral einige dieser Faserzüge, um in der Decussatio supraoptica dorsalis zur contralateralen Seite zu kreuzen. Rostral der Anteile des ventralen Kniehöckers GLdp und GLv ist in dem gezeigten Ausschnitt noch ein Stück des LA in seinem ventralen Endbereich zu sehen. Medial des LA ist der caudale Teil des Nucleus ventrolateralis thalami (VLT) angeschnitten.

NPY

Auch in dieser Ebene hat sich die Verteilung der Immunreaktionen im Tectum kaum verändert. Schicht i des SGFS hebt sich hier mit einer kaum merklichen Verstärkung der Anzahl peptiderger Fasern von den geringgefärbten Nachbarschichten etwas ab. Die Fasern des SGP sind lateral gering und medial des Ventrikels mittelgradig NPY-immunreaktiv. Während der Imc wieder vereinzelte positive Fasern beinhaltet, bleiben Ipc und MPv immunnegativ. Die ansonsten gleichmäßig gering verteilten Immunreaktionen des Mesencephalon verdichten sich in der Gegend des TPc auf eine mittlere Konzentration, während sich der Übergang zum Pons auffallend immunarm darstellt. Im Praetectum bildet sich, neben der hohen Konzentration peptiderger Fasern im LM, ein breiter Streifen mit zahlreichen NPY positiven Fasern lateral des immunnegativen SPT. Rostrolateral der verbliebenen ROT Zellen zieht ein schmaler Streifen mit NPY positiv gefärbten Perikaryen zwischen die beiden Anteile des Kniehöckers GLv und GLdp, die die schon in der vorhergehenden Ebene beschriebene Verteilung NPY-erger Fasern aufweisen. Der sich rostral anschließende LA enthält eine geringe-mittlere Anzahl peptiderger Fasern. Der übrige Teil des Thalamus, einschließlich des VLT, zeigt vereinzelte punktförmige Immunreaktionen.

SP

Im SGFS a und b läßt sich rostral eine mittlere, lateral eine sehr geringe und caudal, im Gegensatz zur Ebene zuvor, nur noch eine geringe Anzahl an Fasern SP positiv anfärben. Ansonsten behält der Lobus opticus, einschließlich der Kerne Imc und Ipc, seine bekannte Immunfaserverteilung bei. Eine mittlere Dichte immunreaktiver Fasern umgibt caudal den immunnegativen MPv und verstärkt sich zwischen TPc und MPv auf eine hohe Konzentration. Lateral der Mittelebene liegt ein Streifen mit mittlerer bis hoher SP immunreaktiver Faserdichte. Im Übergang zum Pons und im Bereich der Austrittsstelle des 5. Gehirnnervens verteilt sich eine geringe bis mittlere Anzahl immunreaktiver Fasern. Praetectum und Diencephalon zeigen sich wieder gewohnt immunarm. Jedoch setzt sich der schmale, lateral der Mittelebene liegende Streifen mit zahlreichen immunreaktiven Fasern im Hypothalamus bis zur DSD fort. Auch der mediale Randbereich des GLv enthält wieder grobkörnige Immunreaktionen.

VIP

Im Vergleich mit der vorhergehenden Schnittebene sind keine Veränderungen in der Verteilung und Intensität des Peptidsystems innerhalb des Lobus opticus eingetreten. Während sich eine geringe Menge VIP-erger Fasern gleichmäßig im übrigen Tegmentum und zum Pons hin verteilt, dominieren positive Perikaryen, sowohl im Bereich des TPc des Tegmentum als auch in der Pons caudal des Trigemiusabganges. Auffallend sind auch wieder zahlreiche mediannähe, von VIP-positiven Fasern umwobene, immunnegative Zellkörper, die medial des MPv zwischen einer mittleren Anzahl peptiderger Fasern zu finden sind. Im Praetectum schiebt sich das breite Gebiet mit zahlreichen immunreaktiven Fasern zwischen die immunnegativen Kerne LM und SPT. Es zieht rostral bis zum Endbereich des ROT, der wie die anderen thalamischen Kerngebiete und ihre Umgebungen auch in dieser Ebene immunnegativ ist. Dafür bilden aber zahlreiche immunreaktive Fasern caudal der DSD einen paramedianen Streifen im Hypothalamus, der ebenfalls immunnegative Perikaryen enthält, deren Konturen sich, aufgrund der sie umgebenden Immunreaktionen, abzeichnen.

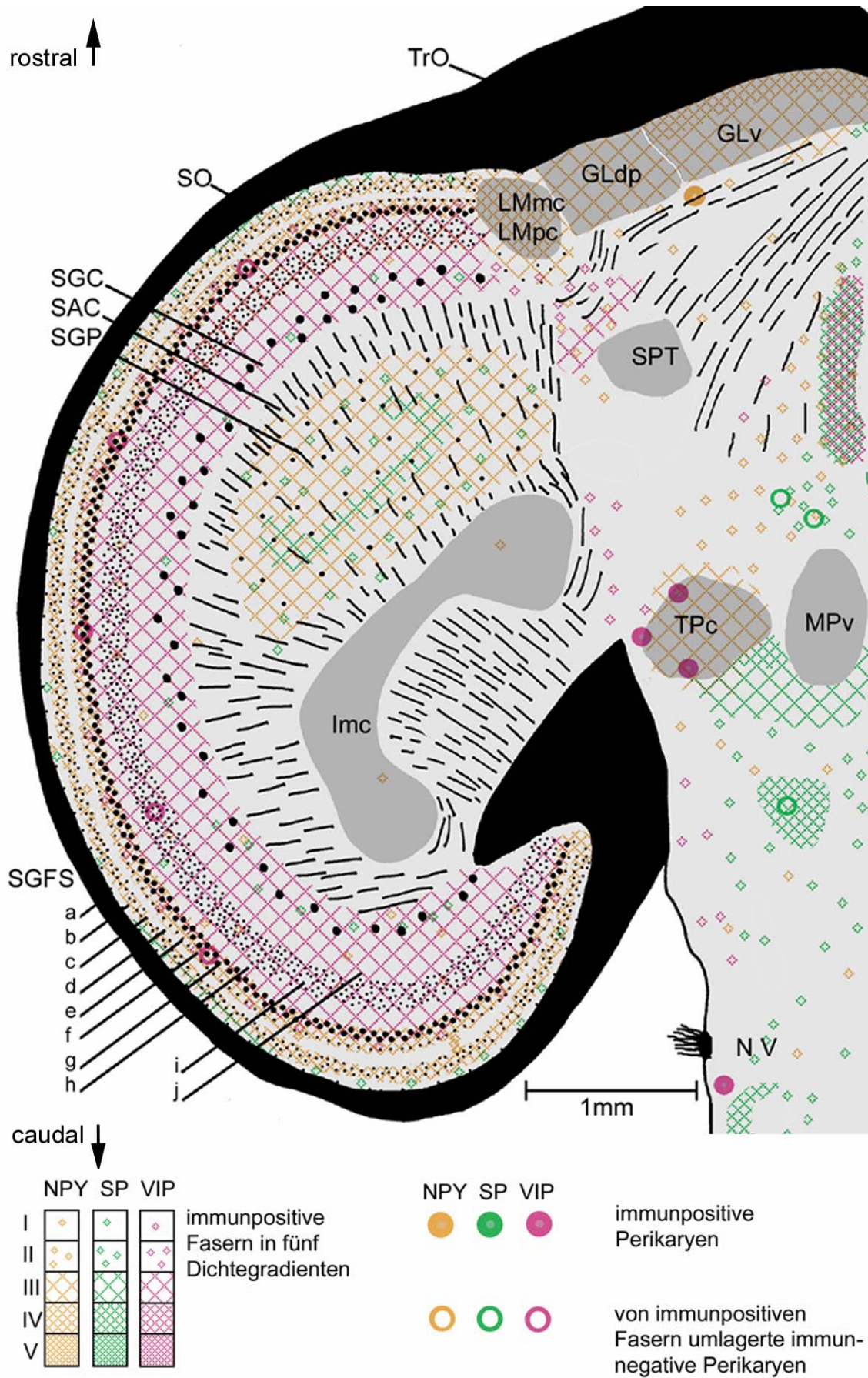


Abb.4.8: Horizontalschnitt, 300 µm ventral von Abb.4.7

Morphologie

300 µm ventral der vorhergehenden Schnittebene ist der tectale Ventrikel nicht mehr angeschnitten. Daher erstreckt sich nun im tectalen Zentrum das SGP, das schon stark mit Fasern des SAC durchsetzt wird. Der Übergang zwischen Tectum und Tegmentum verjüngt sich erneut, so daß sich die kreisförmigen tectalen Schichten wieder um SAC und SGP zu schließen beginnen. Während sich der Imc bogenförmig ausgedehnt hat, ist der Ipc nicht mehr angeschnitten. Die morphologische Situation im Tegmentum mit den Kernen TPc und MPv, sowie im Praetectum mit den Kernen LM und SPT entspricht der vorhergehenden Ebene. Die Anteile des ventralen Kniehöckers GLv und GLdp haben sich etwas ausgeweitet. Der ROT hingegen hat nun vollständig zahlreichen Faserzügen der DSD Platz gemacht, die die laterale Grenze zum Hypothalamus bilden.

NPY

In dieser Ebene bilden NPY-erge Fasern im Tectum das charakteristische Streifenmuster mit einem großflächigen immunreaktiven Zentrum, das durch eine mittlere Konzentration peptiderger Fasern im SGP gebildet wird. Die Verteilung immunreaktiver Fasern im Tegmentum und im Praetectum hat sich im Vergleich zur Schnittebene zuvor nicht nennenswert verändert. Eine mittlere Anzahl positiver Fasern durchzieht wieder den GLdp. Der GLv zeigt auch hier zwei deutlich abgegrenzte Anteile mit unterschiedlicher Dichte der Immunreaktionen. Perikaryen lassen sich nur noch vereinzelt im Grenzbereich am GLdp und GLv anfärben. Die sehr geringen Immunreaktionen innerhalb des übrigen Thalamus verdichten sich im Hypothalamus etwas.

SP

Im SGFS a und b kommen SP positive punktförmige Reaktionen rostral in mittlerer, lateral in geringer, caudolateral in mittlerer und caudomedial in geringer Konzentration vor. In dem peripher nur von einer geringen Anzahl SP positiver Reaktionen durchsetzten SGP bilden positive Fasern in mittlerer Dichte einen zentralen Bogen. Der Imc ist auch in seinem ventralen Abschnitt immunnegativ. Die Kerne TPc und MPv werden caudal von einer mittleren bis hohen Menge SP-erger Fasern umfaßt. Immunreaktive Fasern bilden in dem ansonsten gleichmäßig mit geringen peptidergen Fasern durchsetzten Übergang zur Pons inselartige Verdichtungen. Die „Inseln“ enthalten einige immunnegative Zellkörper, die von feinen Immunreaktionen begrenzt werden. Diese Immunstrukturen fallen auch im rostromedialen Tegmentum auf. Praetectum und Thalamus sind bis auf die schon beschriebenen grobkörnigen Markierungen am inneren Rand des Glv immunnegativ. Dafür dominiert im Diencephalon der Hypothalamus mit einer hohen Konzentration SP positiver Fasern.

VIP

Auch bei diesem Peptidsystem ist die Verteilung im Bezug zur vorhergehenden Schnittebene sowohl im Mesencephalon als auch im Diencephalon nahezu gleich geblieben. Im Pons lassen sich caudal des Trigeminasabgangs nur noch vereinzelt Perikaryen VIP positiv anfärben. Das mit zahlreichen peptidergen Fasern durchsetzte Gebiet im Praetectum zwischen den immunnegativen Kerngebieten LM und SPT hat sich in dieser Ebene sowohl in der Ausdehnung als auch in der Anzahl der Fasern etwas verringert. Die sich rostral anschließenden Gebiete des ventralen Thalamus bleiben immunnegativ, während der medial benachbarte Hypothalamus wieder eine hohe Anzahl peptiderger Fasern aufweist.

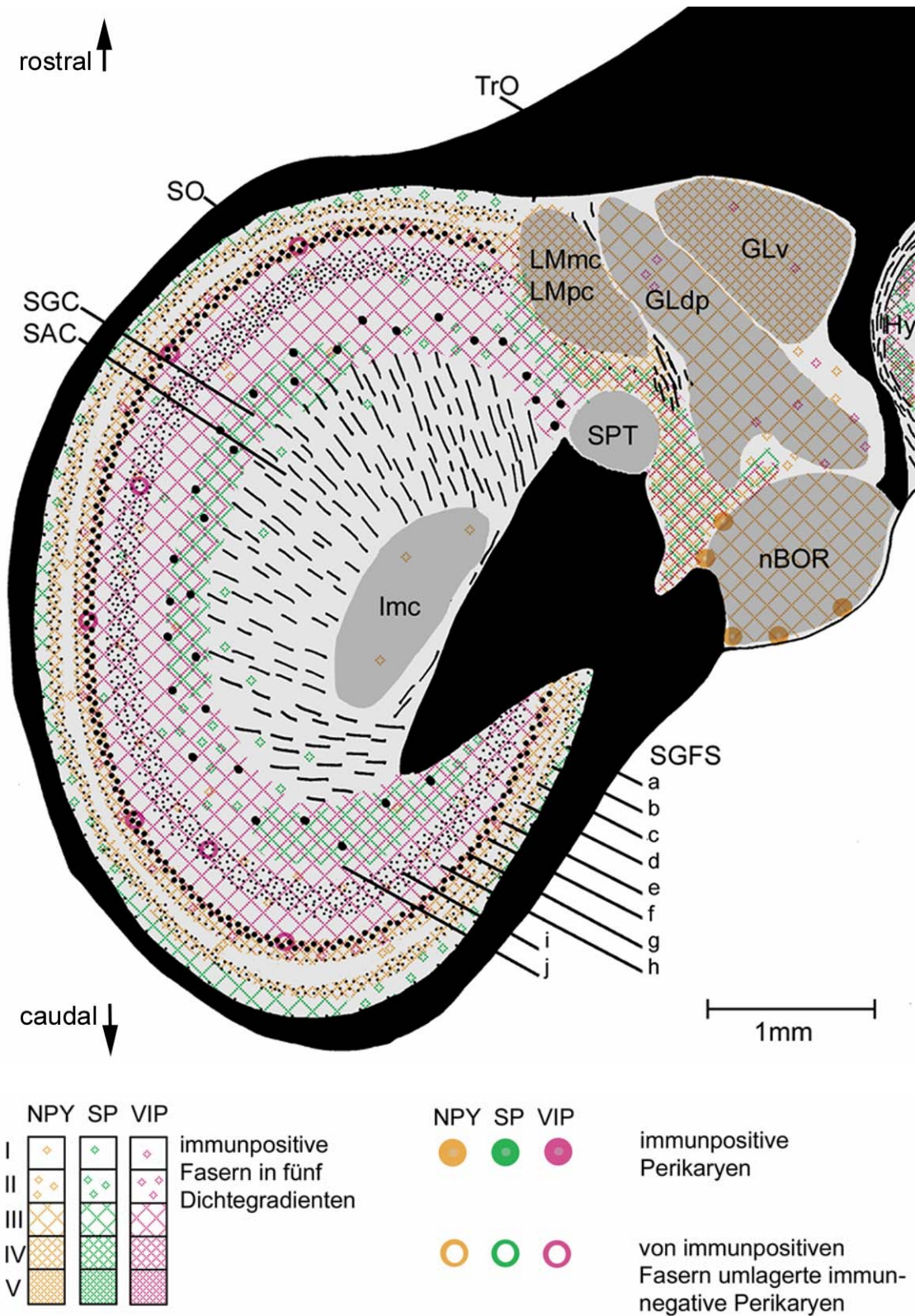


Abb.4.9: Horizontalschnitt, 360 µm ventral von Abb.4.8

Morphologie

360 µm ventral der vorigen Schnittebene haben sich die medialen Enden des SGFS und SGC noch weiter angenähert. Das SGP ist nicht mehr angeschnitten. Dadurch bildet der Imc mit dem SAC den tectalen Mittelpunkt. Tegmentum und Thalamus haben sich stiel förmig verjüngt und präsentieren dicht aneinandergedrängt ihre Kerne. Der tegmentale Anteil der Ebene wird nahezu vollständig durch den mächtigen nBOR eingenommen. Dahingegen ist der SPT nur noch in seinem kleinen ventralen Pol getroffen. Die Kerne LM, GLdp und GLv liegen nebeneinander in einer von caudolateral nach rostromedial ziehenden Achse. Sie werden rostral von den Fasern des hier starken Tractus opticus umfassen. Diese Fasern bilden auch eine deutliche Grenze zum lateralen Anteil des Hypothalamus.

NPY

Unverändert in Intensität und Verteilung durchziehen NPY positive Fasern die tectalen Schichten und die angeschnittenen Kerngebiete. Der neu hinzugekommene nBOR enthält eine mittlere Anzahl positiver Fasern. Caudolateral wird er von NPY-positiven Zellkörpern umrandet. Diese Perikaryen treten nur in einem, auf die horizontale Ebene bezogenen, schmalen Streifen auf, so daß 40 µm dorsal bzw. ventral keine positiven Zellkörper mehr zu finden sind. Die Zellen sind rund bzw. pyramidenförmig mit mehreren ungerichtet verlaufenden Fortsätzen. Im lateralen Hypothalamus liegen rostral vereinzelt immunreaktive Fasern, deren Anzahl sich nach caudal hin noch etwas erhöht.

SP

Die SP positiven Reaktionen gleichen zwar in ihrer Verteilung der vorhergehenden Ebene, haben sich aber in ihrer Anzahl insgesamt etwas verstärkt. So ergibt sich im SGFS a und b rostromedial, lateral, caudolateral und medial eine mittlere Konzentration peptiderger Fasern. Diese Gebiete werden durch Abschnitte mit geringerer Immunfaserdichte verbunden. Das SGC enthält eine geringe-mittlere Anzahl SP positiver Fasern, die zum Teil in das periphere Gebiet des SAC hineinziehen. Der innere Anteil des SAC und der Imc zeigen keine Immunreaktionen. Der immunnegative nBOR wird rostromedial von einer mittleren Anzahl peptiderger Fasern begrenzt. Diese setzen sich zwischen den ebenfalls immunnegativen Kernen SPT und GLdp fort und umfassen lateral den LM des Praetectum, der selbst ebenso wie der GLv immunnegativ erscheint. Im lateralen Hypothalamus fällt im Grenzbereich zum TrO eine rostral hohe und caudal sehr hohe Immunfaserkonzentration auf.

VIP

Die tectalen Schichten zeigen die gewohnte Verteilung immunpositiver Fasern. Der Imc und der tegmentale nBOR enthalten keine VIP-ergen Reaktionen. Dafür wird der Zwischenraum zu den ebenfalls immunnegativen praetectalen Kernen PT und LM von zahlreichen VIP positiven Fasern ausgefüllt. In den Anteilen des ventralen Kniehöckers GLdp und GLv fallen in dieser Ebene ganz vereinzelte punktförmige Reaktionen auf. Der Hypothalamus zeigt in seinem lateralen Randgebiet rostral eine sehr hohe und nach caudal hin eine hohe Immunfaserkonzentration.

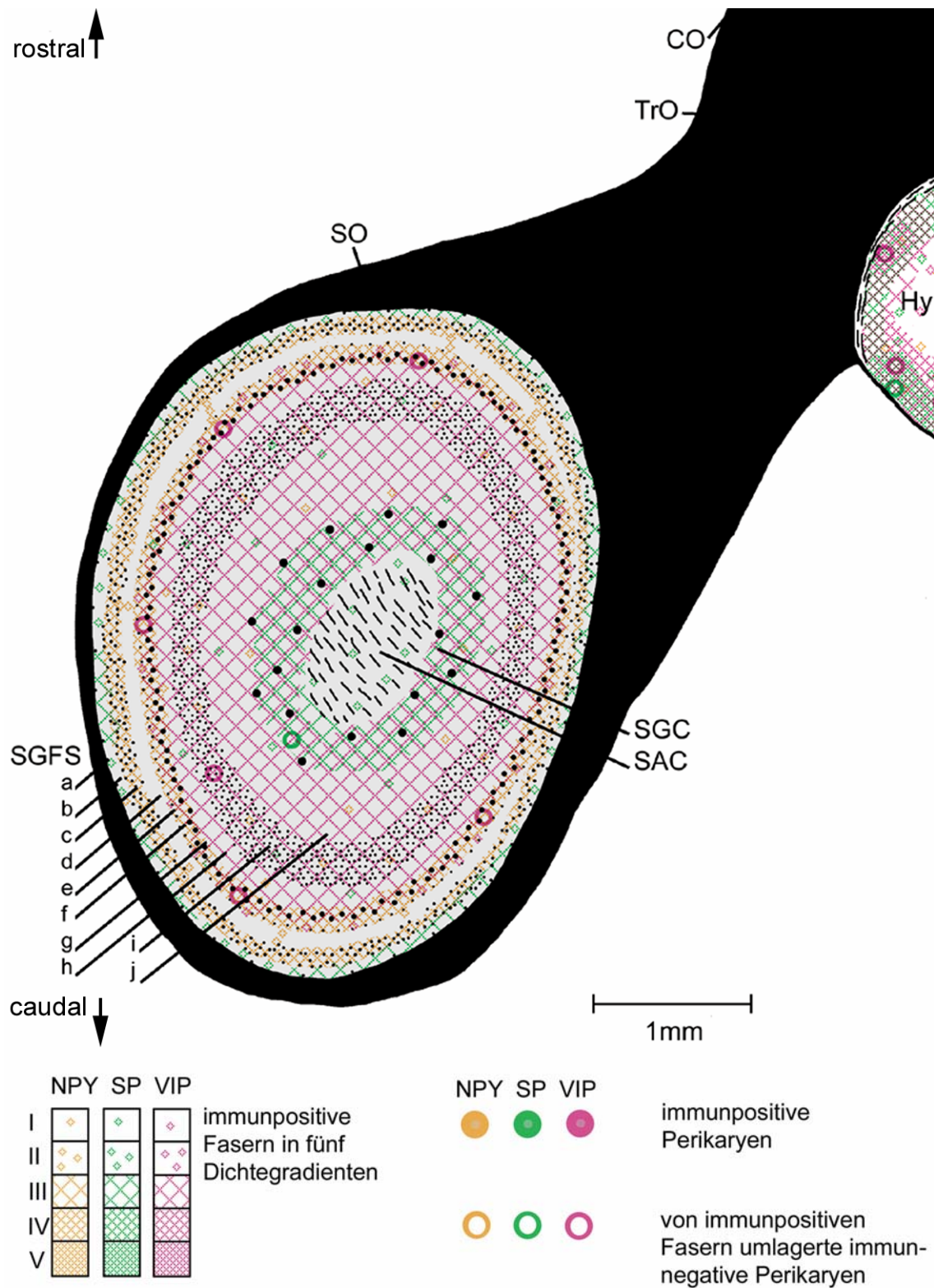


Abb.4.10: Horizontalschnitt, 540 µm ventral von Abb 4.9

Morphologie

540 µm ventral der vorigen Schnittebene sind die tectalen Schichten um das SAC herum wieder zu vollständigen Kreisen vereinigt. Die Kerngebiete der vorhergehenden Ebene werden nicht mehr angetroffen. Der Tractus opticus bildet die Verbindung zum Diencephalon und mündet stielförmig in das Chiasma opticum (CO), mit dem er den Hypothalamus lateral und rostral begrenzt.

NPY

Auch hier im ventralen Endabschnitt des Tectum ist das Peptidsystem sowohl in seiner Intensität als auch in seiner Verteilung unverändert. In dem gezeigten Anteil des Hypothalamus lassen sich rostral wieder nur vereinzelt Fasern NPY positiv anfärben. Caudal steigt ihre Zahl auf eine insgesamt geringe Konzentration an.

SP

Das SGFS zeigt in seinen Schichten a und b fast durchgehend eine mittlere Konzentration peptiderger Fasern, die sich nur an einigen Stellen etwas verringert. Das SGP besitzt eine gleichmäßige mittlere Dichte immunpositiver Fasern. Im caudalen Bereich des SGP fallen einige immunnegative Zellen auf, die von positiven Fasern umschlossen werden. Unverändert präsentieren sich die übrigen tectalen Schichten. Im lateralen Randbereich des Hypothalamus befindet sich rostral eine hohe Anzahl immunmarkierter Fasern, die sich nach caudal hin noch steigert, nach medial hin aber mit einem plötzlichen Übergang auf eine geringe Konzentration abfällt. Auch hier liegen innerhalb der Areale mit hoher bis sehr hoher Faserkonzentration einige positiv umspinnene immunnegative Zellen.

VIP

Die gleichmäßige Intensität und Verteilung der VIP positiven Faserreaktionen bleiben auch im ventralen Tectum erhalten. Eine hohe bis sehr hohe Konzentration markierter Fasern läßt sich im lateralen Hypothalamus erkennen. Nach medial hin nimmt sie bis auf einige VIP-erge Reaktionen ab. Im Randgebiet mit hoher bis sehr hoher Immunkonzentration werden auch hier einige immunnegative Zellkörper von VIP positiven Fasern umgeben.

Ergebnisse

4.1.1.2. Frontale Raumebene

Die Abbildungen der Frontalebene sind von rostral nach caudal angeordnet

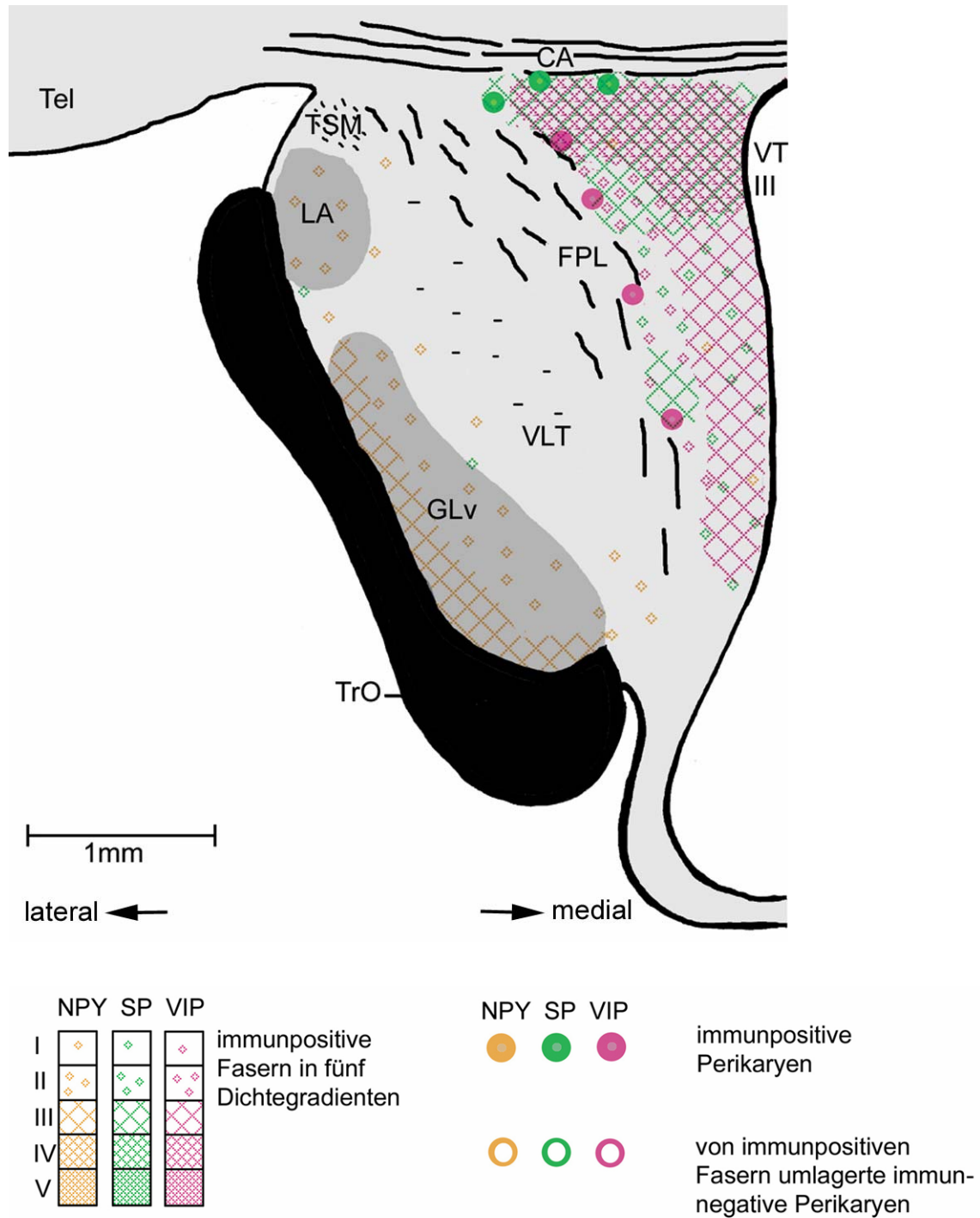


Abb.4.11: Frontalschnitt durch den rostralen Thalamus zur Darstellung des optischen Hauptkerns

Morphologie

Im rostralen Anfangsbereich des Thalamus liegen der zum optischen Hauptkern gehörende LA sowie der mächtige GLv dem TrO an. Dorsal des LA ist der TSM angeschnitten. Der Nucleus ventrolateralis thalami (VLT) wird medial von Faserzügen des Fasciculus prosencephali lateralis (FPL) begrenzt. Dorsal wird der Thalamus durch die telencephale Commissura rostralis (anterior) (CA) überdacht.

NPY

Der LA enthält eine geringe Menge NPY-erger Fasern. Der GLv ist durch seine zweigeteilte Immunmarkierung charakterisiert. Wandständig enthält er eine mittlere und medial eine geringe Anzahl peptiderger Fasern. Im VLT läßt sich eine geringe Anzahl Fasern NPY positiv markieren. Die Fasern des TSM, der CA und des FPL sind immunnegativ. Medial zur Medianen hin können vereinzelt peptiderge Fasern gesehen werden.

SP

Während der laterale Thalamus mit den Kernen LA, VLT und GLv, sowie die Fasern des FPL, des TSM und der CA nahezu immunnegativ bleiben, lassen sich medial des FPL Ansammlungen von peptidergen Fasern in mittlerer-hoher Konzentration erkennen. Im dorsalen Bereich können hier zahlreiche markierte, ungeordnet verlaufende Fasern über lange Strecken verfolgt werden. Direkt unterhalb der CA liegen einige SP positive Perikaryen.

VIP

Ganz vereinzelt zeigen sich VIP positive Fasern im LA. GLv und VLT sind immunnegativ. Auch die Faserzüge des FPL, des TSM und der CA enthalten keine Immunmarkierungen. Medial des FPL jedoch fallen neben zahlreichen immunpositiven Fasern auch VIP-erge Perikaryen auf.

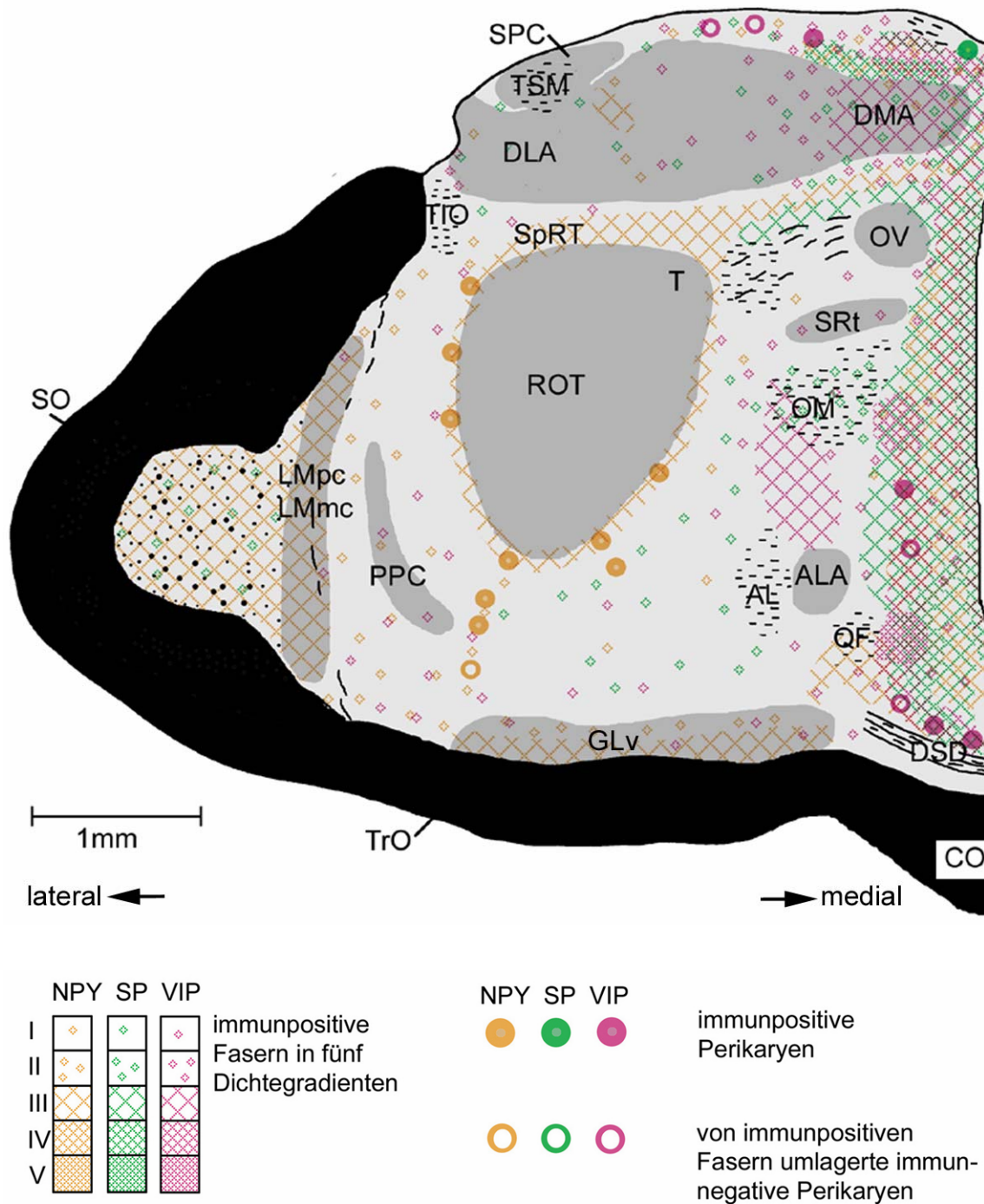


Abb.4.12: Frontalschnitt, 1440 μm caudal von Abb.4.11

Morphologie

1440 μm caudal der ersten frontalen Schnittebene besteht die tectale Auswölbung noch ohne Schichtenbildung. Ungeordnete Zellen der äußeren Schichten des SGFS werden von einem breiten, aus dem TrO entstandenen SO umgeben. Ersterer bildet den ventralen Boden des Hirnabschnittes und geht medial in das CO über. Am dorsalen Ende des SO schließen sich die Faserzüge des TIO an. Im Praetectum liegen die länglichen Kerne LMpc und LMmc. Weiter medial befindet sich der Nucleus principalis praecommissuralis (PPC). Der dorsale Thalamus wird

hauptsächlich durch die Kerngebiete DLA und DMA ausgefüllt. Dorsal davon liegt der kleine SPC zwischen den Fasern des TSM. Im mittleren Thalamus sind die Kerne ROT und T sowie OV und der kleine Nucleus subrotundus (SRt) angeschnitten. Der rostrale Anteil des Nucleus ansae lenticularis (ALA) wird dorsal vom OM und ventrolateral von dem Tractus quintofrontalis (QF) begrenzt. Ventral, zur Medianen hin, sind Faserzüge der DSD zu erkennen. Der GLv liegt breitbasig dem TrO an.

NPY

Die tectale Auswölbung enthält eine mittlere Anzahl NPY positiver Fasern, die übergangslos auch die Kerne LMmc und LMpc durchsetzen. Vereinzelt befinden sich markierte Fasern im PPC und seiner Umgebung. Die, nur vereinzelte peptiderge Fasern enthaltenden, dorsalen Thalamuskern DLA, DMA und SPC werden von einer geringen-mittleren Anzahl NPY-erger Fasern umgeben. Ventral, medial und lateral des immunnegativen ROT liegen zahlreiche NPY positive Perikaryen, die in ein breites Band peptiderger Fasern von mittlerer Konzentration eingebettet sind. Von dem ventralen Pol des ROT ausgehend, ziehen positive Zellkörper kettenförmig bis zum lateralen Ende des GLv. Innerhalb dieses Gebietes befinden sich auch von markierten Fasern umspinnene immunnegative Zellen. Dorsal des ROT und des ebenfalls immunnegativen T setzt sich ein breiter Strang mit zahlreichen NPY-ergen Fasern bis zur Medianen fort und zieht dann am Ventrikel entlang ventralwärts bis zur immunnegativen DSD. OV, SRt und ALA sind immunnegativ. Der GLv zeigt die gleiche zweigeteilte Immunreaktion wie in der Ebene zuvor.

SP

Das tectale Gewebe enthält einige SP positive Fasern. Das Praetectum bleibt mit seinen Kernen nahezu immunnegativ. Während die dorsalen Thalamuskern SPC und DLA nur vereinzelte Immunreaktionen aufweisen, enthält der DMA eine geringe bis medial mittlere Konzentration SP-erger Fasern. Die um diese Kerne herum zu findenden markierten Fasern steigern ihre Anzahl ebenfalls von lateral nach medial auf eine mittlere bis hohe Konzentration, die von dort den DMA umgibt und als breites Band mit mittlerer Immundichte am Ventrikel entlang nach ventral bis zur immunnegativen DSD zieht. Zwischen die Faserbündel des OM ziehen positive Fasern, so daß der Eindruck eines weitmaschigen Netzes entsteht. Die Kerne T, ROT, OV, SRt, ALA und GLv sind immunnegativ. Im übrigen mittleren und ventralen Thalamus lassen sich Fasern in geringer Konzentration anfärben.

VIP

Das Tectum und die Kerne LMmc und LMpc sind immunnegativ. Medial dieser Kerne und im PPC liegen vereinzelt immunpositive Fasern. Der DLA enthält nur im lateralen Randbereich einige markierte Fasern. Der SPC ist immunnegativ. Die Zahl der peptidergen Fasern steigt nach medial kontinuierlich an und erreicht im medialen DMA eine mittlere, dorsal des Kernes sogar eine hohe Konzentration. Hier befinden sich auch vereinzelt positive Perikaryen und positiv umrandete negative Zellen. Mediannah bilden zahlreiche VIP positive Fasern ein breites Band. Es bildet die mediale Grenze zu dem immunnegativen OV und dem, einige markierte Fasern enthaltenden SRt und erstreckt sich bis ventral zur DSD. Innerhalb des Bandes und oberhalb der DSD befinden sich sowohl VIP positive Perikaryen als auch einige positiv umspinnene immunnegative Zellkörper. Medial des OM und des QF liegen inselförmige Ansammlungen mit einer hohen Konzentration peptiderger Fasern. Das Areal zwischen OM und dem immunnegativen ALA enthält eine mittlere Zahl VIP-erger Fasern. Im lateralen Thalamus können breitflächig um die immunnegativen Kerne ROT und T VIP-erge Fasern in geringer Menge gefunden werden. Auch der GLv enthält vereinzelt VIP positive Fasern.

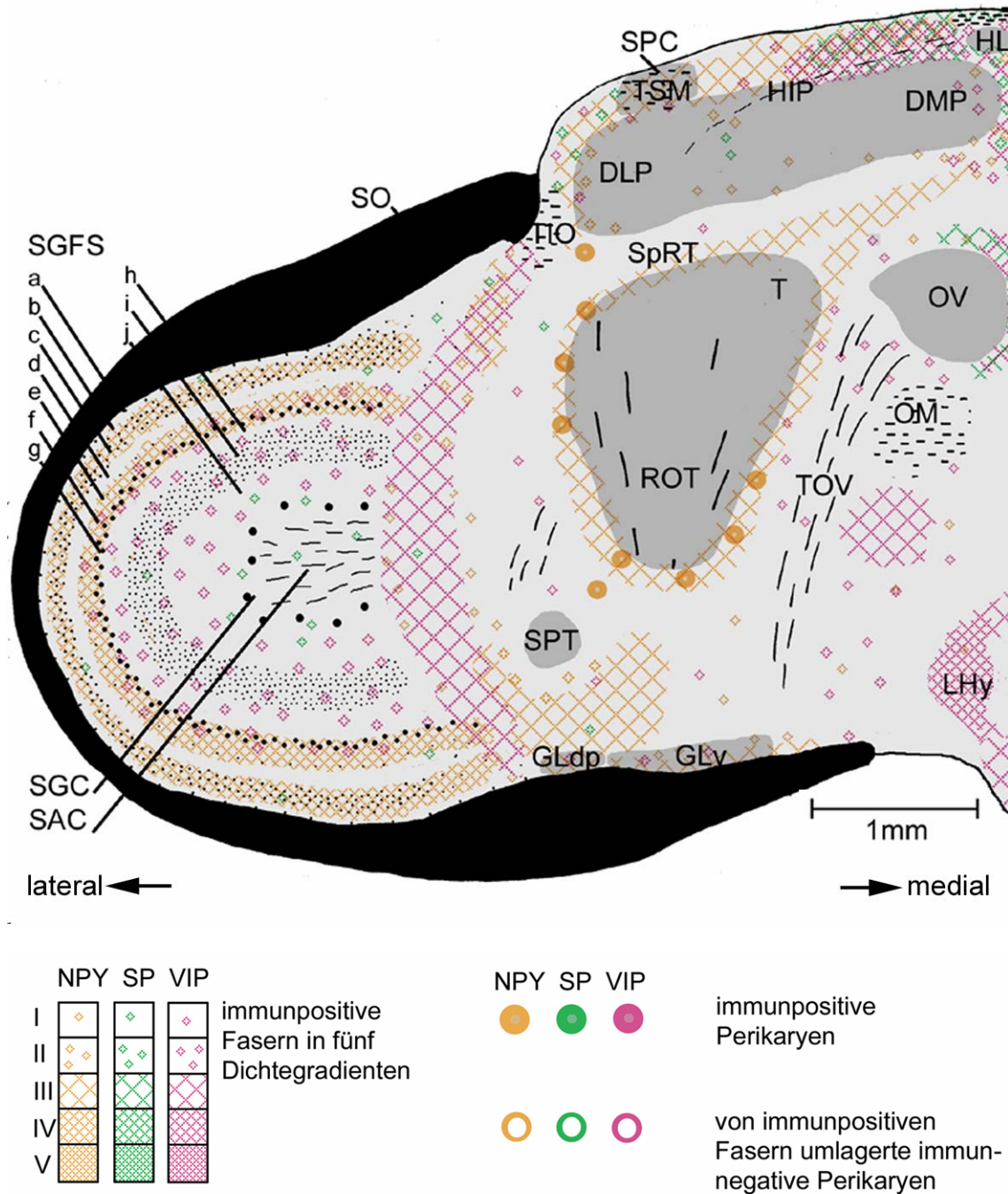


Abb.4.13: Frontalschnitt, 900 µm caudal von Abb.4.12

Morphologie

900 µm caudal der vorhergehenden Schnittebene liegen die tectalen Schichten SO, SGFS a-j und das SGC in nach medial offenen Halbkreisen um das SAC herum. Dem dorsalen Ende des SO liegt der TIO an. Im Praetectum ist der SPT in seinem rostralen Anfangsbereich angeschnitten. Der dorsale Thalamus wird hauptsächlich durch die mächtigen Kerne DLP und DMP geprägt. Im dorsalen Wandbereich liegt außerdem der SPC zwischen den Fasern des TSM. Weiter medial sind der laterale Anteil des Nucleus habenularis und sein zugehöriger Tractus HIP angeschnitten. Im mittleren Thalamus dominieren ROT und der ihm dorsomedial anliegende T. Dorsal schließt sich der kleine SpRT an. Medial des T entläßt der OV seinen nach ventral

ziehenden Tractus (TOV). Im ventralen Bereich sind lateral des Hypothalamus die beiden Anteile des lateralen Kniehöckers GLdp und GLv zu erkennen.

NPY

Das SO ist immunnegativ. Schicht c und e-f des SGFS enthalten positive Fasern in mittlerer bis hoher Dichte. Die übrigen Schichten des SGFS und das SGC zeigen eine geringe, gleichmäßig verteilte Anzahl peptiderger Fasern. Das SAC ist immunnegativ. Positiv gefärbte Fasern in geringer bis mittlerer Konzentration bilden am Übergang zum Praetectum ein zartes dorsoventrales Band, das sich ventral in den Thalamus hinein fortsetzt und die Konturen des immunnegativen SPT unterstreicht. Der dorsale DLP enthält im lateralen Bereich einige peptiderge Fasern. Die ansonsten nur sehr gering markierten dorsalen Thalamuskern DLP und DMP werden von einer ventral geringen und dorsal mittleren Zahl NPY-erger Fasern umgeben. Der dorsal gelegene SPC enthält eine geringe Anzahl positiver Fasern. HL und HIP sind immunnegativ. Die Kerne ROT und T werden von einem breiten Band mit einer mittleren Dichte NPY-erger Fasern umgeben. Ventral und lateral fallen direkt am Kernrand NPY positive, häufig spindelförmige Perikaryen auf. Der medial gelegene OV und seine Umgebung bleiben nahezu immunnegativ. Im ventralen Thalamus durchsetzt eine mittlere Anzahl peptiderger Fasern das caudale Endgebiet des GLdp. Der GLv besitzt die in der Ebene zuvor beschriebene zweigeteilte Immundichte.

SP

Das SO ist immunnegativ. Zwischen den kaum markierten Schichten SGFS und SAC setzt sich das SGC mit einer geringen Anzahl peptiderger Fasern ab. Die tectale Immunarmut setzt sich im Praetectum fort. Der SPT ist immunnegativ. Lediglich das dorsale Praetectum zeigt vereinzelte Immunreaktionen. Im Thalamus enthält der größtenteils immunnegative DLP im lateralen Abschnitt einige punktförmige Markierungen. Im SPC lassen sich vereinzelt Fasern positiv anfärben. Eine starke Ansammlung peptiderger Fasern befindet sich am dorsalen Dach des Thalamus, lateral der Habenulakerne. Einige SP-erge Fasern umranden medial den immunnegativen DMP. Auch dem OV sind medial zahlreiche immunmarkierte Fasern angelagert. Der GLdp ist wie der übrige Thalamus immunnegativ.

VIP

Während das SO und die Schichten a-d des SGFS immunnegativ sind, lassen sich in den Schichten e-j und im SGC peptiderge Fasern in geringer Zahl erkennen. Das SAC ist immunnegativ. Eine halbkreisförmige, etwas nach außen gewölbte Grenze zum Praetectum wird durch eine mittlere Anzahl VIP positiver Fasern gebildet, deren Verlauf in dorsoventraler Ausrichtung oftmals über längere Strecken verfolgt werden kann. Der SPT ist immunnegativ. Nach dorsal setzt sich die Markierung VIP-erger Fasern in geringer Konzentration zwischen TIO und TSM fort. SPC und die lateralen bzw. medialen Randgebiete von DLP und DMP enthalten einige peptiderge Fasern. Dorsal des DMP erstreckt sich eine starke Ansammlung positiv gefärbter Fasern nach medial. Nahe der Mittellinie ergibt sich ein schmales dorsoventrales Band (nicht mehr abgebildet) mit einer mittleren Immundefaserdichte, von dem aus die Kerne DMP und OV von medial umfaßt werden. Weiter ventral geht dieses Band in die mittlerehohe Konzentration peptiderger Fasern des Hypothalamus über. Während es ventral des OM zu einer Ansammlung VIP positiver Fasern in mittlerer Anzahl kommt, lassen sich im übrigen Diencephalon und auch in den Kernen GLdp und GLv vereinzelt Fasern VIP positiv markieren.

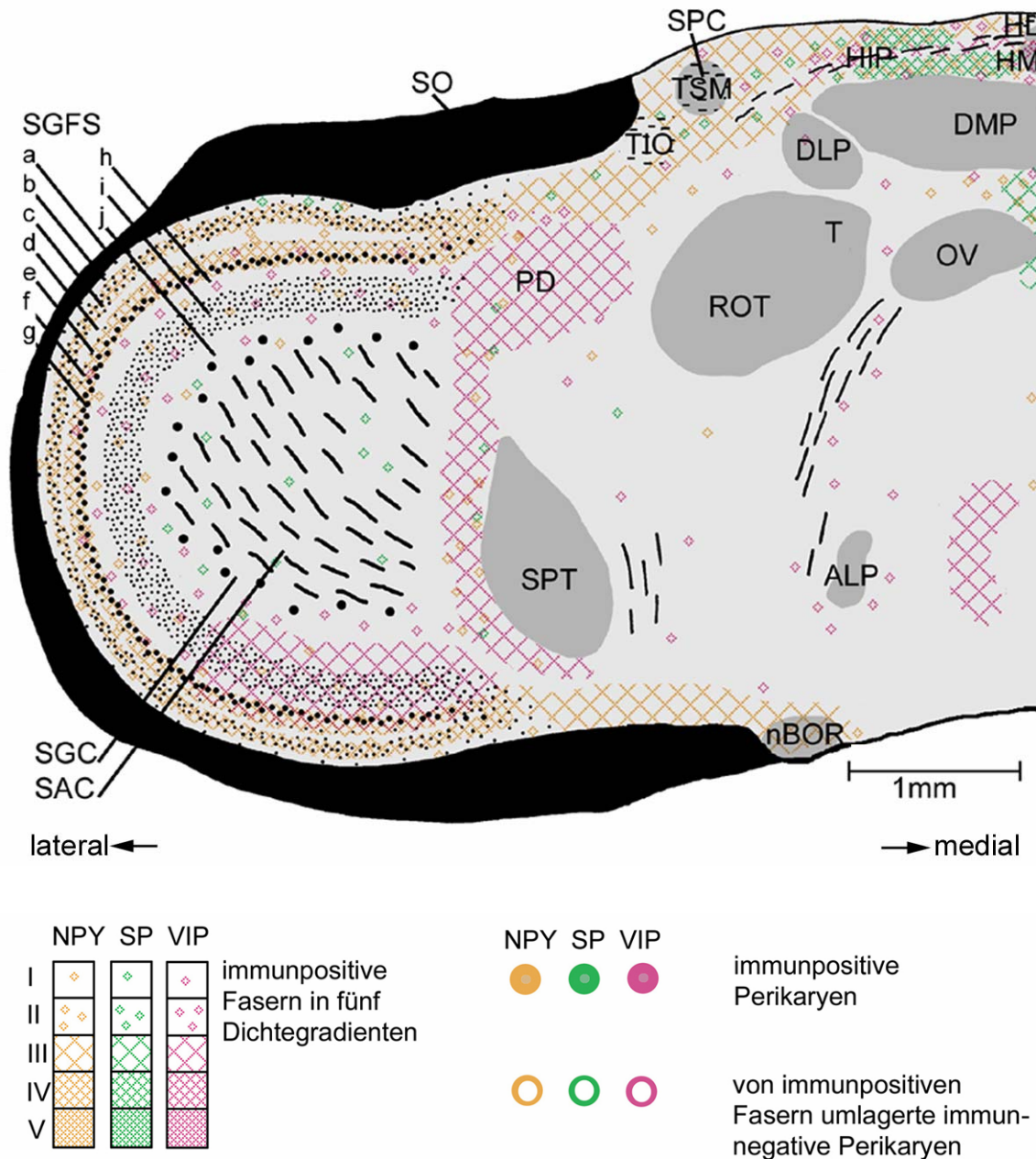


Abb.4.14: Frontalschnitt, 360 µm caudal von Abb.4.13

Morphologie

In dieser Schnittebene ist das SAC tectaler Mittelpunkt, den die übrigen Schichten halbkreisförmig umlagern. Im Praetectum sind ventral der SPT und dorsal der nicht von seiner Umgebung zu trennende PD angeschnitten. Dem TIO schließen sich nach medial hin wieder der TSM und die Kerne SPC, DLP und DMP an. Neben dem lateralen Anteil des Nucleus habenularis und dem zugehörigen Tractus HIP ist nun auch ein Teil des medialen Kernanteils (HM) zu sehen. Direkt ventral des DLP beginnt der T. Der angrenzende ROT hat sich im Vergleich zur vorhergehenden Ebene deutlich verkleinert. Etwas weiter medial ist der OV noch in voller Ausdehnung angeschnitten. Der Nucleus ansae lenticularis caudalis (posterior) (ALP) und der nBOR sind hier in ihren rostralen Anfangsbereichen getroffen.

NPY

Während sich Anzahl und Verteilung NPY positiver Fasern in den tectalen Schichten nicht verändert haben, fällt medial des Tectum eine geringe Zahl positiver Fasern auf, die die dorsoventral verlaufende Grenze zum Praetectum betonen und bis in den PD hinein zu sehen sind. Dorsal erstreckt sich ein wandständiges Band mit positiv markierten Fasern in mittlerer Dichte von den tectalen Schichten nach medial und umfaßt die immunnegativen Tractus TIO und TSM. Zwischen den Fasern des TSM sind vereinzelte Immunreaktionen im SPC zu erkennen. Von dorsal umgeben peptiderge Fasern die thalamischen Kerne DLP und DMP. Die Kerne HL und HM sind immunnegativ. Nur vereinzelt lassen sich Fasern im mittleren Thalamus anfärben. Auch der ALP enthält keine NPY-ergen Reaktionen. Ventral hingegen befinden sich Fasern in mittlerer Anzahl im nBOR und erstrecken sich nach lateral bis zu den tectalen Schichten.

SP

Das gesamte SGFS bleibt nahezu immunnegativ. SGC und SAC zeigen geringe peptiderge Markierungen. Das Praetectum mit seinen Kernen PD und SPT ist immunarm und enthält nur im dorsalen Bereich zwischen den immunnegativen Strukturen des TSM und des TIO einige markierte Fasern. Auffällig ist die starke Ansammlung positiver Fasern, die sich dorsal des DMP bis zu den Nuclei habenulares lat. und med. erstreckt und durch die immunnegativen Faserzüge des HIP unterteilt wird. Die Kerne DMP, DLP, HM und HL sind immunnegativ. Während der laterale Thalamus nur vereinzelte punktförmige peptiderge Reaktionen vorweist, umgibt eine mittlere Anzahl SP-erger Fasern von medial den OV. Die ventralen Thalamuskern ALP und nBOR sind, wie ihre Umgebung, immunnegativ.

VIP

Im SGFS e-j und im SGC sind im dorsalen und lateralen Bereich eine geringe und ventral eine geringe (e und f) bis mittlere (g-j) Anzahl positiver Fasern zu finden. Ein dorsoventral durchgehend verlaufendes Band mit einer mittleren Dichte peptiderger Fasern verdeutlicht wieder die Grenze zwischen Tectum und Praetectum. Diese peptidergen Fasern umfassen den SPT von lateral und setzen sich dorsal in den PD hinein fort. Zwischen den immunnegativen Tractus TIO und TSM, einschließlich des SPC, sowie um die immunnegativen Kerne DMP und DLP herum lassen sich Fasern in geringer Konzentration positiv anfärben. Während der HL auch in dieser Ebene immunnegativ bleibt, lassen sich in HM und HIP eine mittlere Zahl peptiderger Fasern erkennen. Die im mittleren und ventralen Thalamus nur vereinzelt vorkommenden VIP-ergen Fasern verdichten sich zum Hypothalamus hin zu einem Netz mittlerer Quantität. Die Kerne ALP und nBOR sind immunnegativ.

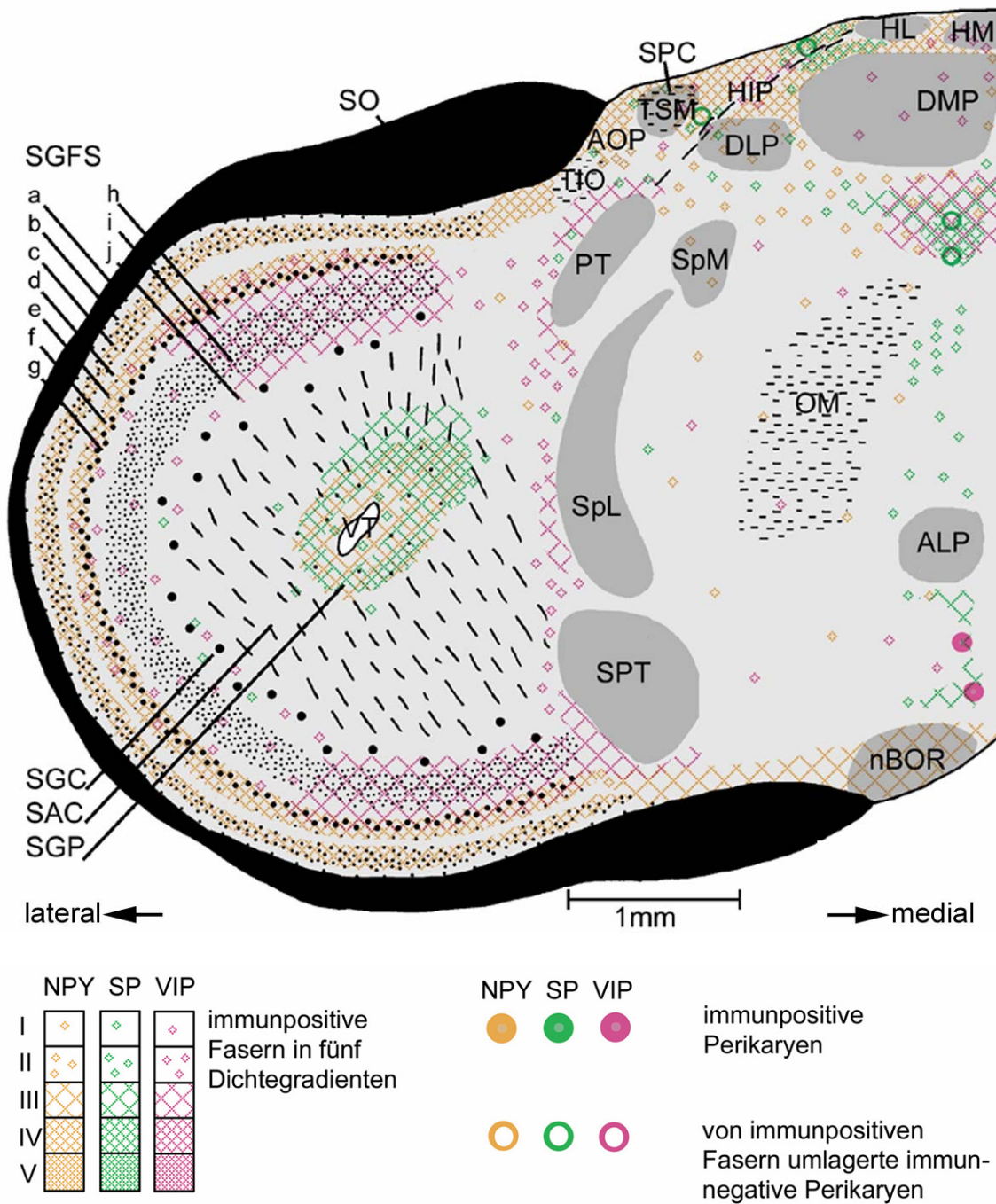


Abb.4.15: Frontalschnitt, 360 µm caudal von Abb.4.14

Morphologie

360 µm caudal der vorhergehenden Schnittebene umgeben SGP und SAC vollständig den rostralen Anfangsbereich des tectalen Ventrikel, während sich die Schichten des SGFS und das SO halbkreisförmig nach außen anschließen. Im Praetectum ist der laterale Anteil des Nucleus spiriformis zwischen dem dorsal gelegenen PT und dem ventral gelegenen SPT angeschnitten. Der SpM liegt medial des PT. Die Area optica praetectalis (AOP) wird lateral vom TIO und medial von Fasern des Tractus septomesencephalicus (TSM) und dem darin eingebetteten SPC begrenzt. Im dorsalen Bereich des Thalamus sind die Nuclei DMP und DLP erkennbar. Dorsal des DMP liegen HL und HM, an die sich dorsal der Übergang zum

Pinealorgan und lateral der zugehörige Tractus HIP anschließen. Medioventral des OM liegt der ALP. Basal ist der nBOR angeschnitten.

NPY

Die positiven Reaktionen in den tectalen Schichten SGFS, SGC und SAC gleichen der vorhergehenden Ebene. Das SGP enthält eine geringe bis mittlere Konzentration peptiderger Fasern. Im dorsalen Wandbereich setzt sich die hohe Anzahl NPY positiver Fasern der Schichten c und e-g des SGFS nach medial, unter Aussparung der Fasern des TIO, in die AOP hinein fort. Zwischen den immunnegativen Faserzügen des TSM können vereinzelte punktförmige Markierungen im SPC gefunden werden. Zahlreiche markierte Fasern umgeben von dorsal die Kerne DLP und DMP, die selbst nur sehr vereinzelt NPY-erge Fasern enthalten. Zwischen den Kerngebieten des dorsalen Thalamus und dem OM bilden NPY positive Fasern in geringer bis mittlerer Dichte ein breites Band. Den SpM dorsal umgebend, erstreckt es sich nach lateral bis zum immunnegativen PT. Während sich im SpM vereinzelt Fasern positiv anfärben, ist der SpL immunnegativ. Der mittlere Anteil des Thalamus enthält nur vereinzelte Immunreaktionen. Ventral durchziehen NPY-erge Fasern in mittlerer Anzahl den nBOR und setzen sich lateral bis zu den tectalen Schichten fort.

SP

Bis auf geringe punktförmige Reaktionen im lateralen SGC sind die Schichten SGFS und SGC nahezu immunnegativ. Das SAC enthält nur zum SGP hin eine geringe bis dorsomedial mittlere Anzahl SP positiver Faserzüge. Im SGP läßt sich ein schmaler innerer Kreis mit geringer Dichte peptiderger Fasern von einem äußeren Kreis mit mittlerer bis hoher Immundichte unterscheiden. Das Praetectum enthält nur vereinzelt immunmarkierte Fasern, die etwas verstärkt dorsal im Bereich der AOP vorkommen. Mit Ausnahme einiger punktförmiger Markierungen im SPC sind die angeschnittenen Kerne des Praetectum und des Thalamus immunnegativ. Lateral des HL befindet sich eine hohe Anzahl positiver Fasern, die durch die immunnegativen Faserzüge des HIP unterbrochen werden. Innerhalb dieses scharf begrenzten positiven Bereiches fallen einige positiv umwobene negative Perikaryen auf. Positiv umlagerte Zellkörper liegen außerdem, eingebettet in Fasern mittlerer bis hoher Dichte, ventral der dorsalen Thalamuskern. Die Anzahl SP positiver Fasern nimmt im übrigen Thalamus von einer lateral sehr geringen bis medial geringen bis mittleren Konzentration zu.

VIP

Die Schichten e und f, sowie der laterale Bereich der Schichten g-j des SGFS und des SGC enthalten eine geringe Anzahl VIP-erger Fasern, die im dorsalen und ventralen Bereich der Schichten g-j und des SGC auf eine mittlere Konzentration ansteigen. Im SGP ist eine geringe bis mittlere Anzahl peptiderger Fasern zu sehen. Eine geringe bis mittlere Konzentration VIP positiver Fasern bildet ein auffälliges Band an der Grenze zwischen Tectum und Praetectum, das die lateralen Konturen der immunnegativen Kerne PT, SpL und SPT hervorhebt. Der SpM ist immunnegativ. Einige Fasern lassen sich in der AOP, im SPC sowie in den Kernen DLP und DMP markieren. Dorsal von DMP und DLP befinden sich VIP positive Fasern in geringer Anzahl. HM und die Faserzüge des HIP enthalten eine mittlere Anzahl VIP-erger Fasern. Eine Ansammlung positiver Fasern mittlerer Konzentration befindet sich zwischen DMP und OM. Dorsal des nBOR liegen einige VIP positive Perikaryen. Im übrigen Thalamus sind vereinzelt Fasern markiert.

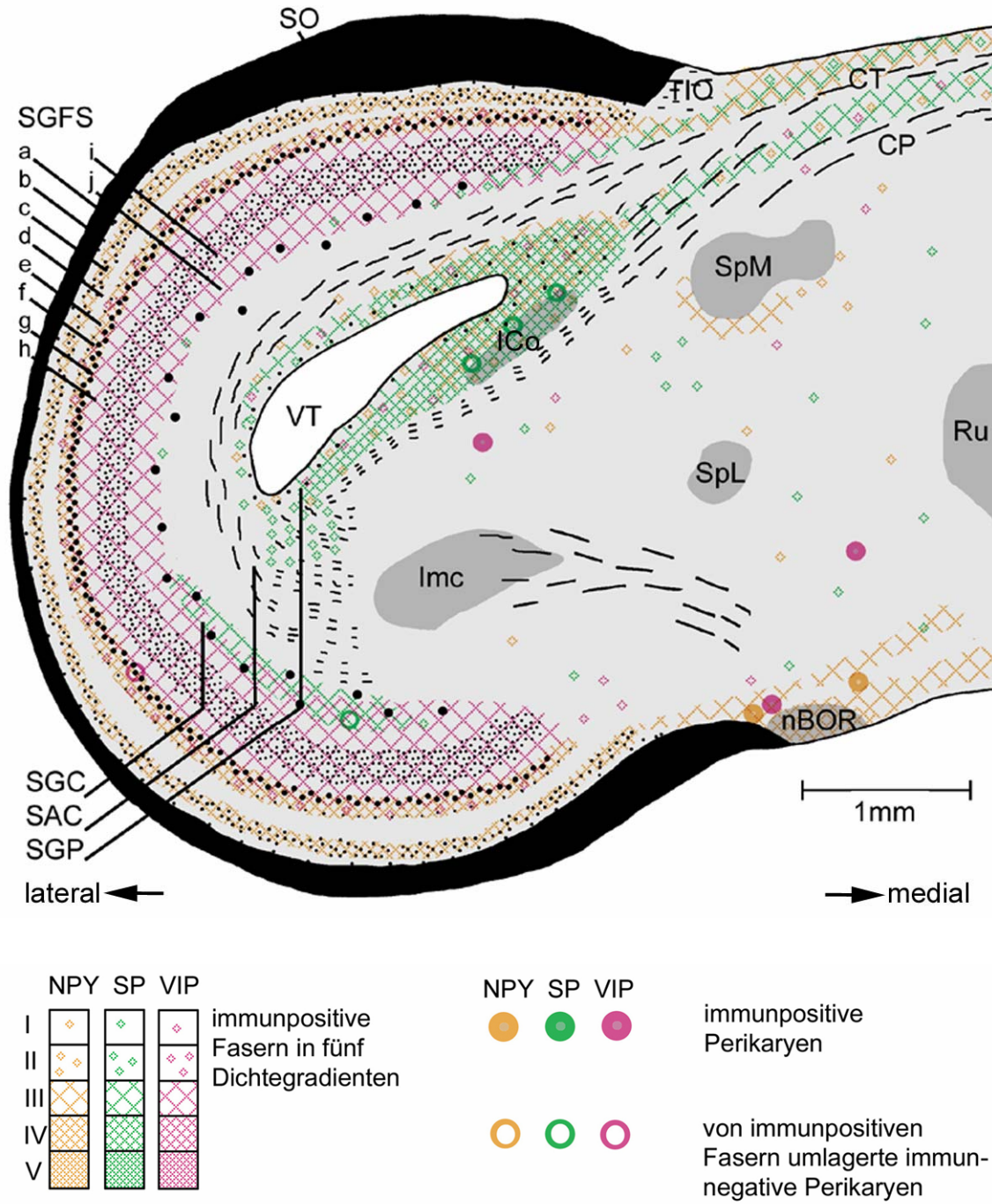


Abb.4.16: Frontalschnitt, 680 µm caudal von Abb.4.15

Morphologie

680 µm caudal der vorherigen Schnittebene besteht die Anordnung der tectalen Schichten um den nun deutlich ausgedehnten Ventrikel unverändert. Am dorsalen Ende der halbkreisförmigen Tectumschichten ist wieder der TIO zu sehen. Die medialen Fasern des SAC finden dorsal ihren Anschluß an die Faserzüge der CT und gehen ventral zum Teil in die CP über, die direkt unterhalb der CT die Mediane überquert. Medial des tectalen Ventrikels ist der ICo angeschnitten. Im ventralen Lobus opticus ist der, hier tropfenförmige, Imc zu sehen. Unterhalb der CP liegt der SpM. Vereinzelt lassen sich auch noch weiter ventral Zellen des SpL erkennen. Zur

Mitte hin beginnt der Nucleus ruber (Ru). Ganz ventral ist der nBOR in seinem caudalen Bereich getroffen.

NPY

Auch in dieser Ebene weisen die äußeren tectalen Schichten die gleiche Verteilung NPY positiver Fasern wie in der vorherigen Ebene auf. Das SGP enthält lateral eine sehr geringe, im mittleren Abschnitt, einschließlich des ICo, eine geringe und medial eine mittlere Konzentration NPY-erger Fasern, die sich nach medial zwischen CT und CP fortsetzen. Auch dorsal der CT reagiert eine mittlere Anzahl Fasern positiv. Imc und Ru sind immunnegativ. Unterhalb des SpM hebt eine mittlere Ansammlung positiver Fasern die ventralen Konturen des Kerns hervor. Der ventral gelegene nBOR sowie seine Umgebung weisen eine hohe Immundichte auf. Am dorsalen Rand des nBOR liegen einige immunpositive Perikaryen. Das übrige tectale und tegmentale Gewebe wird von einer geringen Anzahl immunpositiver Fasern durchsetzt.

SP

Nur sehr vereinzelt enthält das gesamte SGFS punktförmige Immunreaktionen. Auch im SGC sind lediglich im ventrolateralen Abschnitt und im dorsalen Übergang zum Tegmentum eine geringe bis mittlere Konzentration positiver Fasern, die sich als schmaler Streifen oberhalb der CT weiter nach medial erstrecken, nachweisbar. Der übrigen geringen Immundichte im SGC folgend enthält auch das SAC im peripheren Bereich nur vereinzelt bis sehr geringe Faserreaktionen. Dahingegen fallen im inneren Bereich des SAC ventrolateral einige markierte Faserzüge auf, die sich über längere Strecken nach ventral verfolgen lassen. Innerhalb des SGP lässt sich nicht nur ein Konzentrationsanstieg von zentral nach peripher, sondern auch von lateral nach medial beobachten. So erreicht das laterale und dorsale periphere SGP eine geringe bis mittlere Konzentration SP-erger Fasern, während das ventrale periphere und mediale SGP mit einer hohen Immundichte dominiert. Im lateralen Bereich ist das SGP, durch den plötzlichen Abfall der Immunfaserdichte auf eine zentral sehr geringe Anzahl, zweigeteilt. Im medialen Bereich verringern sich hingegen die positiven Fasern zum Ventrikel hin nur unwesentlich. Der ICo enthält eine hohe Immundichte. Innerhalb dieses Kerns und seiner Umgebung im SGP werden auffallend viele negative Zellen von immunpositiven Fasern umspinnen. Von diesen Umrandungen ausgehend können Fortsätze bevorzugt in radialer Richtung beobachtet werden. Vom SGP ausgehend zieht ein schmales Band mit einer mittleren Immunfaserkonzentration zwischen CT und CP. Die Kerne Imc und Ru sind immunnegativ. Im übrigen Tegmentum sind einige gleichmäßig verteilte, zumeist punktförmige Immunreaktionen zu sehen.

VIP

In den Schichten a-d des SGFS zeigen sich ganz vereinzelt feine punktförmige Reaktionen. In Schicht e und f steigt deren Zahl zunächst auf eine geringe Konzentration an und erreicht ab Schicht g bis in das zentrale SGC hinein eine mittlere Dichte. Im lateralen Tectumbereich werden in den Schichten g und i einige immunnegative Perikaryen von VIP positiven Fasern umspinnen. Die geringe Konzentration VIP-erger Fasern in SGP und ICo setzt sich nach medial zwischen den Faserzügen der CP und der CT fort. Der Imc ist immunnegativ. Fein verteilt liegen einige punktförmige positive Reaktionen sowie vereinzelte positive Zellkörper im übrigen Tectum und Tegmentum. Vermehrt kommen peptiderge Perikaryen in dieser Ebene nur im Randgebiet des nBOR vor.

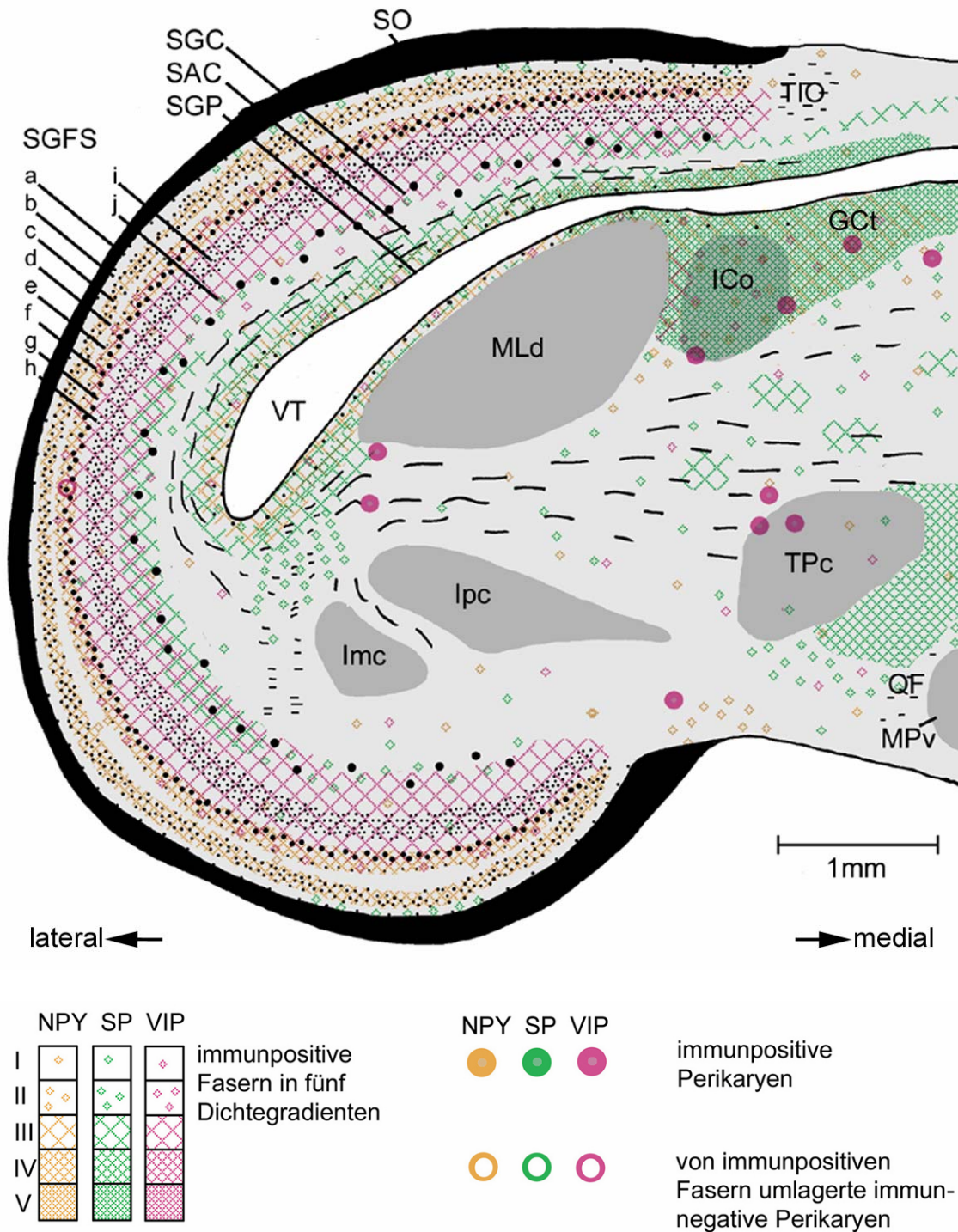


Abb.4.17: Frontalschnitt, 1090 µm caudal von Abb.4.16

Morphologie

Die tectalen Schichten umgeben unverändert den tectalen Ventrikel, der sich nach medial hin ausdehnt und in offener Verbindung mit dem Aquaeductus mesencephali steht. Am dorsalen Ende der halbkreisförmigen Tectumschichten ist der TIO angeschnitten. Lateral des ICo verdrängt der große MLd die Fasern des SAC und engt das SGP ein. Ohne deutliche Grenze geht der ICo medial in das GCT über. Medial des Imc ist der Ipc angeschnitten. Im mittleren Tegmentum liegt der

ausladende TPc. Medial des Tractus quintofrontalis (QF) lassen sich Zellen des Nucleus mesencephalicus profundus, pars ventralis (MPv) erkennen.

NPY

Die Verteilung der Immunmarkierungen in den tectalen Schichten entspricht der vorhergehenden Ebene. Lediglich im SGP ist die Anzahl NPY-erger Fasern wieder auf eine mittlere Dichte angestiegen. Der ICo enthält eine geringe Menge peptiderger Fasern. Dadurch läßt sich die Grenze zum GCt mit dessen mittlerer Konzentration NPY positiver Fasern erahnen. MLd und Ipc sind immunnegativ. Nur vereinzelt zeigen sich im gesamten übrigen Tectum und Tegmentum sowie im TPc positive punktförmige Reaktionen. Der MPv ist immunnegativ.

SP

Die Schichten a und b des SGFS enthalten in ihren dorsalen und ventralen Abschnitten punktförmige Reaktionen in sehr geringer bis geringer Konzentration. Im lateralen Teil der Schichten a und b sowie in den übrigen Schichten des SGFS reagieren nur vereinzelt Fasern immunpositiv. SGC, SAC und SGP zeigen die in der vorhergehenden Ebene beschriebene Verteilung der markierten Fasern. Zwischen dem ventrolateralen Bereich des SAC und dem Imc lassen sich auffallend lange markierte Faserzüge verfolgen. Im Tegmentum begleitet dorsal des Ventrikels eine sehr hohe Dichte SP positiver Fasern die Züge des SAC bis zur CT. Ventral des Ventrikels liegen zahlreiche peptiderge Fasern im ICo. Sie heben die Grenze zu dem immunnegativen MLd hervor und setzen sich medial übergangslos in das GCt hinein fort. Im ventralen Tectum kann nur eine geringe Anzahl an positiven Fasern ventral der immunnegativen isthmischen Kerne gefunden werden. Im mittleren Tegmentum liegen breit verteilt markierte Fasern in geringer bis mittlerer Anzahl. Zwischen dem immunarmen TPc und dem immunnegativen MPv reagiert eine hohe bis ventral mittlere Menge Fasern immunpositiv.

VIP

Unverändert verteilen sich die VIP-erg markierten Fasern innerhalb der tectalen Schichten. ICo und GCt enthalten eine mittlere Dichte VIP-erger Fasern. MLd und Ipc sind immunnegativ. VIP positive, zumeist punktförmige Reaktionen, lassen sich in sehr geringer bis geringer Anzahl zwischen den Kerngebieten im gesamten Tectum und Tegmentum sowie im TPc anfärben, während der MPv immunnegativ bleibt. Besonders auffallend sind in dieser Ebene zahlreiche positive Perikaryen, die weit gestreut in Tectum und Tegmentum vorkommen. Sie liegen bevorzugt am ventralen Rand des MLd, medial und ventral des ICo, im GCt, sowie innerhalb und in den Randgebieten des TPc.

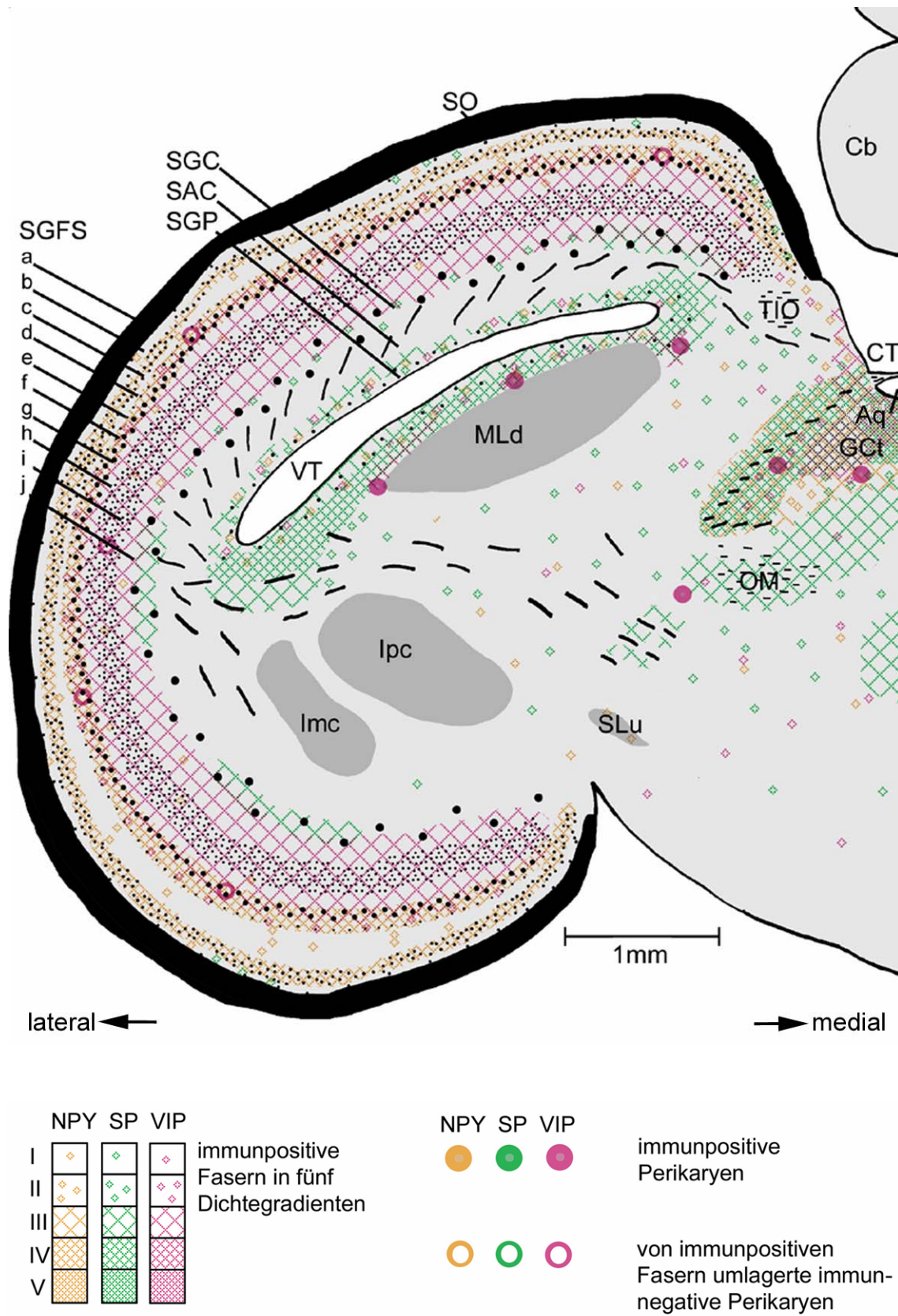


Abb.4.18: Frontalschnitt, 1080 µm caudal von Abb.4.17

Morphologie

1080 µm caudal der vorhergehenden Schnittebene ist die morphologische Situation der tectalen Schichten und Kerne konstant geblieben. Lediglich der ICo ist nicht mehr angeschnitten. Der SLu ist hier in seinem rostralen Anfangsbereich getroffen. Im mittleren Tegmentum sind Faserzüge des OM angeschnitten. Die Commissura tectalis (CT) überdeckt als dünner Strang den Aquaeductus mesencephali.

NPY

Entsprechend der morphologischen Konstanz gleicht die Verteilung der Immunmarkierungen in den Schichten und Kernen des Tectum der vorigen Ebene. Allerdings ist die Anzahl der peptidergen Fasern im SGP auf eine geringe Konzentration gesunken. Im Tegmentum ist ein deutliches dorsoventrales Immungefälle erkennbar. Zwar beinhaltet der SLu einige markierte Fasern, der umliegende ventrale Bereich des Tegmentum bleibt jedoch auffallend immunarm. Dorsal hingegen lassen sich zahlreiche Fasern im Bereich des GCt immunpositiv markieren.

SP

In sehr geringer Anzahl treten SP positive Immunreaktionen in dorsalen und ventralen Abschnitten der Schichten a und b des ansonsten kaum markierten SGFS auf. Das SGC enthält eine geringe bis stellenweise mittlere Dichte peptiderger Fasern. Die Fasern des SAC bleiben in ihrem mittleren Bereich nahezu immunnegativ. Sowohl nach peripher zum SGC als auch zum SGP hin nimmt die Immundefaserdichte aber kontinuierlich zu und erreicht in den grauen Schichten ihren abschnittsweise jeweils unterschiedlichen Höhepunkt. Dieser beinhaltet im peripheren Abschnitt des SGP dorsal des Ventrikels eine mittlere Immunkonzentration, die zum Ventrikel hin wieder abnimmt. Ventral des Ventrikels begrenzt eine hohe bis sehr hohe Anzahl positiv gefärbter Fasern im peripheren SGP markant den immunnegativen MLd. Auch hier nimmt die Konzentration zentralwärts ab, so dass der dem Ventrikel anliegende Bereich eine mittlere Zahl peptiderger Fasern enthält. Im Tegmentum setzt sich das zentrale Grau mit seiner hohen bis sehr hohen Dichte von seiner Umgebung ab. Nach ventral verringert sich die Anzahl peptiderger Fasern. Sie bilden zwischen den quergetroffenen Faserzügen des OM ein weitmaschiges Netz in mittlerer Dichte. Dorsal des immunnegativen SLu liegt eine mittlere Anzahl immunpositiver Fasern fingerförmig zwischen längsgetroffenen negativen Fasern.

VIP

Die Immunreaktionsverteilung im SGFS, SGP und SAC ist im Vergleich zur vorhergehenden Ebene unverändert. Im SGP erhöht sich die insgesamt geringe Anzahl peptiderger Fasern am Übergang zum MLd auf eine mittlere Dichte. Hier fallen auch einige VIP-positive Zellkörper auf. Eine hohe Anzahl immunpositiver Fasern befindet sich im zentralen Grau. Diese nimmt nach medial hin etwas ab und erstreckt sich nach dorsolateral hin als schmaler Streifen mit geringer bis mittlerer Immunkonzentration bis zu den immunnegativen Fasern des TIO. Im zentralen Grau färben sich auch einige Perikaryen positiv an. Im gesamten übrigen Tegmentum und Tectum lassen sich einige feine punktförmige Immunreaktionen erkennen.

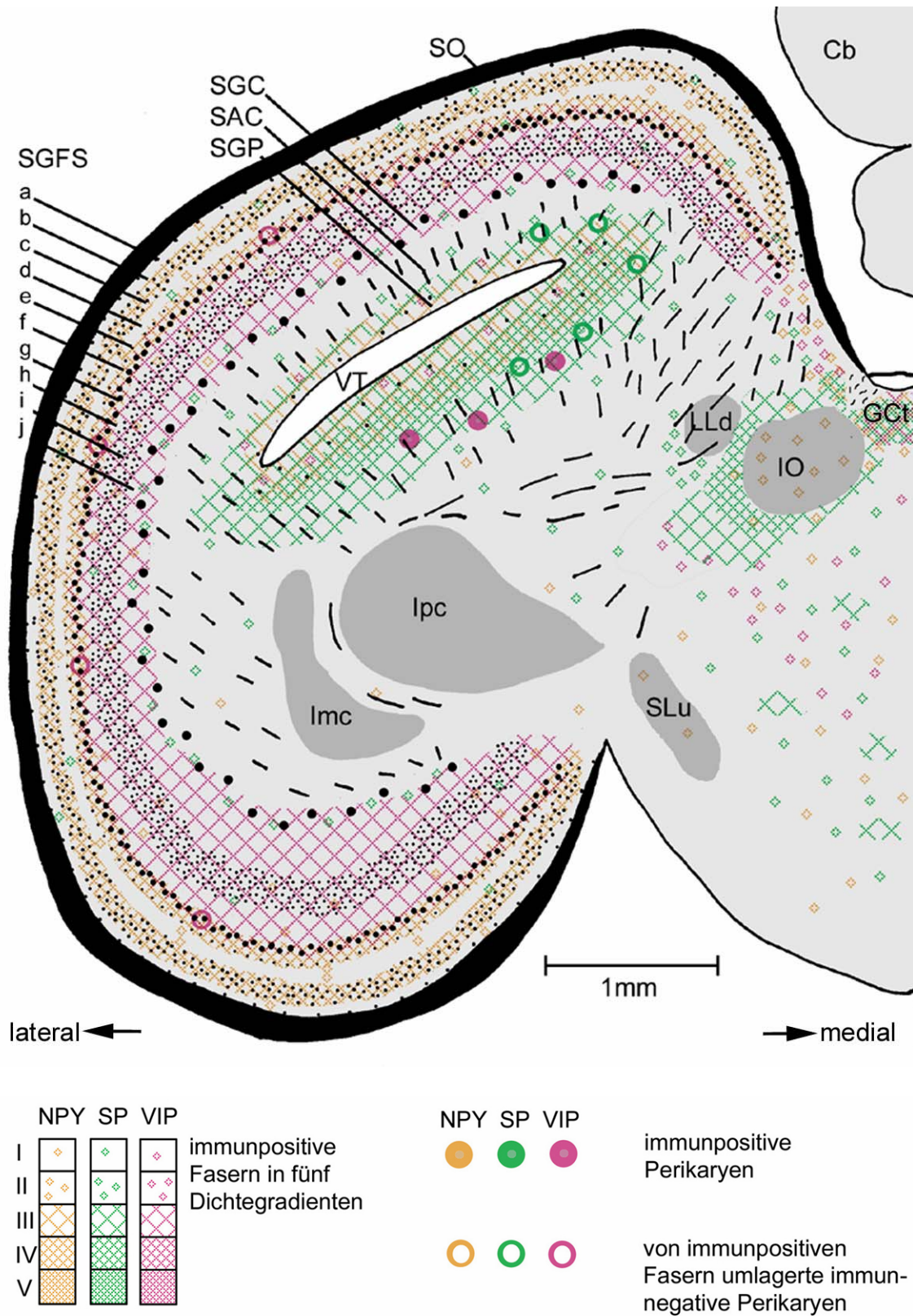


Abb.4.19: Frontalschnitt, 360 µm caudal von Abb.4.18

Morphologie

360 µm caudal der vorhergehenden Ebene wird der tectale Ventrikel wieder von SGP und SAC vollständig umschlossen, während sich die übrigen tectalen Schichten nach außen halbkreisförmig anschließen. Ventral ist die isthmische Kerngruppe Imc, Ipc und SLu angeschnitten. Dorsal ist der IO in voller Ausdehnung zwischen dem lateral von ihm gelegenen LLd und dem ihn medial begrenzenden GCt getroffen.

NPY

Erneut dominieren die Schichten c und e-g des SGFS durch ihren hohen Anteil an NPY positiven Fasern das streifenförmige Immunbild. Auch in den Schichten i und j lassen sich positive Faserzüge über längere Strecken verfolgen. Dadurch ergibt sich in diesen Schichten eine geringe bis mittlere Immundichte, die sie etwas von den benachbarten gering markierten Schichten SGFS und SGC abhebt. Im SGP lassen sich NPY positive Markierungen in mittlerer Konzentration erkennen. Ein schmaler, den Ventrikel direkt umgebender Streifen enthält allerdings nur eine geringe bis sehr geringe Dichte an peptidergen Fasern. Die Verhältnisse innerhalb der angeschnittenen Kerne und der umliegenden Gebiete gleichen denen der vorhergehenden Schnittebene. Der IO enthält eine geringe Anzahl peptiderger Fasern. Der LLd ist immunnegativ.

SP

Das gesamte SGFS enthält nur vereinzelt SP positive Fasern. Daher hebt sich das SGC mit seiner insgesamt zwar geringen, aber dennoch deutlichen Dichte SP-erger Fasern ab. Diese Konzentration SP positiver Fasern setzt sich in das SAC hinein fort, nimmt zur Mitte hin bis auf einzelne Markierungen ab und steigt zum SGP hin dorsolateral bis auf eine geringe und ventromedial auf eine mittlere Konzentration an. Die Verteilung der immunreaktiven Fasern im SGP gleicht der vorigen Ebene. Im medialen Bereich des SGP sind zahlreiche immunnegative Zellkörper von SP positiven Fasern umspinnen. Deutlich markieren peptiderge Reaktionen im Tegmentum die Grenzen der SP-immunnegativen Kerne LLd und IO. Das GCt enthält wieder eine hohe Anzahl peptiderger Fasern. Im übrigen Tegmentum reagieren überall Fasern in geringer bis mittlerer Anzahl SP positiv.

VIP

In dieser Ebene fallen besonders viele immunnegative Zellkörper in den Schichten g und i auf, die von immunpositiven Fasern umspinnen werden. In den übrigen Schichten des Tectum hat sich keine nennenswerte Veränderung in der Verteilung der peptidergen Fasern ergeben. Ventromedial des Ventrikels sind zwischen SAC und SGP einige Perikaryen VIP positiv markiert. LLd und IO sind immunnegativ. Dorsal hingegen bilden zahlreiche VIP-erge Fasern einen wandständigen Streifen, der auch das GCt durchsetzt. Im restlichen Tegmentum verteilen sich besonders im zentralen Bereich einige markierte Fasern.

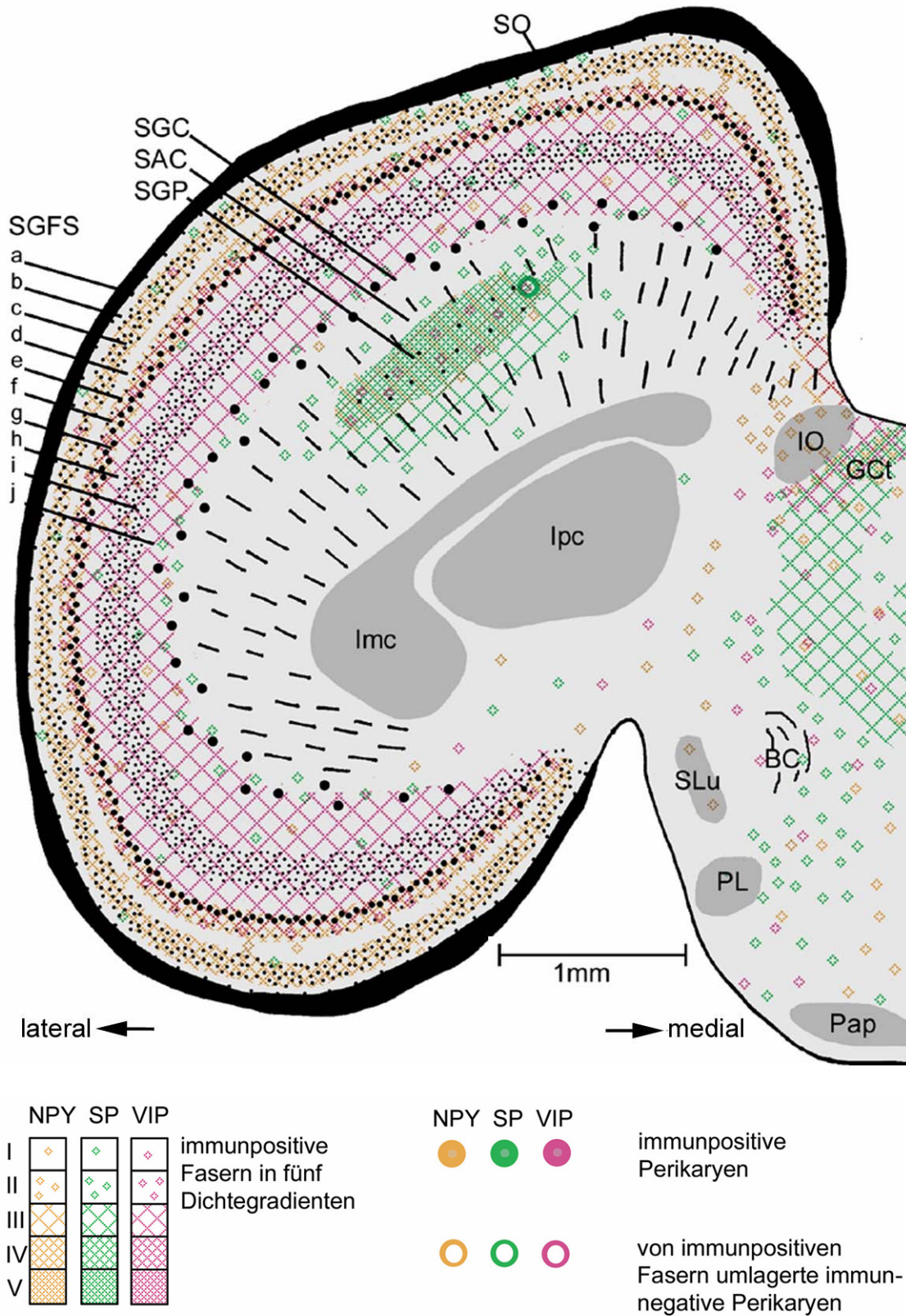


Abb.4.20: Frontalschnitt, 360 µm caudal von Abb.4.19

Morphologie

360 µm caudal der vorhergehenden Schnittebene ist der tectale Ventrikel nicht mehr angeschnitten. Faserzüge des SAC umgeben das zentral gelegene SGP und bilden die laterale Grenze zum Imc, der bogenförmig den Ipc umfaßt. Im Tegmentum sind dorsal IO und GCt angeschnitten. Medial des SLu ziehen Faserzüge des Brachium conjunctivum (BC). Unterhalb des SLu liegt der rundliche Nucleus pontis lateralis (PL). Ganz ventral sind Zellen des Nucleus papilliformis (Pap) zu erkennen.

NPY

Die Verteilung NPY positiver Fasern in den tectalen Schichten gleicht der vorigen Ebene. Eine geringe Menge NPY positiver Fasern durchsetzt den IO, dem lateral zum Tectum hin zahlreiche positive Fasern anliegen. Diese bilden ein immungefärbtes Band, das sich bis zu den tectalen Schichten erstreckt. Das GCt enthält eine mittlere Konzentration NPY-erger Fasern. Ganz vereinzelt kommen NPY positive Reaktionen innerhalb des SLu vor. Die Kerne PL und Pap sind immunnegativ. Im umliegenden Tectum und Tegmentum sind NPY positive Fasern in geringer bis sehr geringer Konzentration gleichmäßig verteilt.

SP

Während SP positive Reaktionen im gesamten SGFS nur sehr vereinzelt vorkommen, zeigt sich dorsolateral in den Schichten a und b ein leichter Anstieg grober, punktförmiger Markierungen. Das SGC enthält eine geringe Immunkonzentration. Von peripher nach zentral steigt die Zahl der positiv markierten Fasern im SAC von einer sehr geringen auf eine dorsolateral geringe und ventromedial mittlere Konzentration an. Auffallend setzt sich das SGP mit seiner sehr hohen Immundefaserdichte von den übrigen tectalen Schichten ab. Alle angeschnittenen Kerne sind immunnegativ. Auch im Übergangsbereich vom Tectum zum Tegmentum lassen sich nur sehr vereinzelt Immunreaktionen erkennen. Dahingegen begrenzt eine sehr hohe Dichte SP-erger Fasern im GCT medial den IO. Sie setzt sich, in ihrer Konzentration etwas abnehmend, nach ventral hin fort und bildet so eine deutliche mediale Umrandung des PL. Nach ventral beschreibt dieses breite Immunfaserband einen medialen Bogen um das Brachium conjunctivum (BC) und zieht bis zum Pap. Im übrigen Tegmentum lassen sich weit verstreut Fasern in mittlerer bis geringer Konzentration anfärben.

VIP

Die in der vorigen Ebene beschriebene Verteilung VIP-erger Fasern in den tectalen Schichten SGFS a-j und im SGC liegt auch in dieser Schnittebene vor. Jedoch fehlen die immunpositiv umspinnenden negativen Zellkörper in den Schichten g und i des SGFS. Im SGP verteilt sich eine geringe Anzahl VIP positiver Fasern. Die angeschnittenen Kerne enthalten keine VIP positiven Strukturen. Positiv markierte Fasern in mittlerer Dichte umgeben jedoch sowohl lateral als auch medial den IO. Während die laterale Faseransammlung bis in die tectalen Schichten zieht, erstreckt sich die mediale über die ganze dorso-ventrale Ausdehnung des IO bis in das GCt hinein. Vereinzelt Immunreaktionen lassen sich im gesamten übrigen Tectum und Tegmentum erkennen.

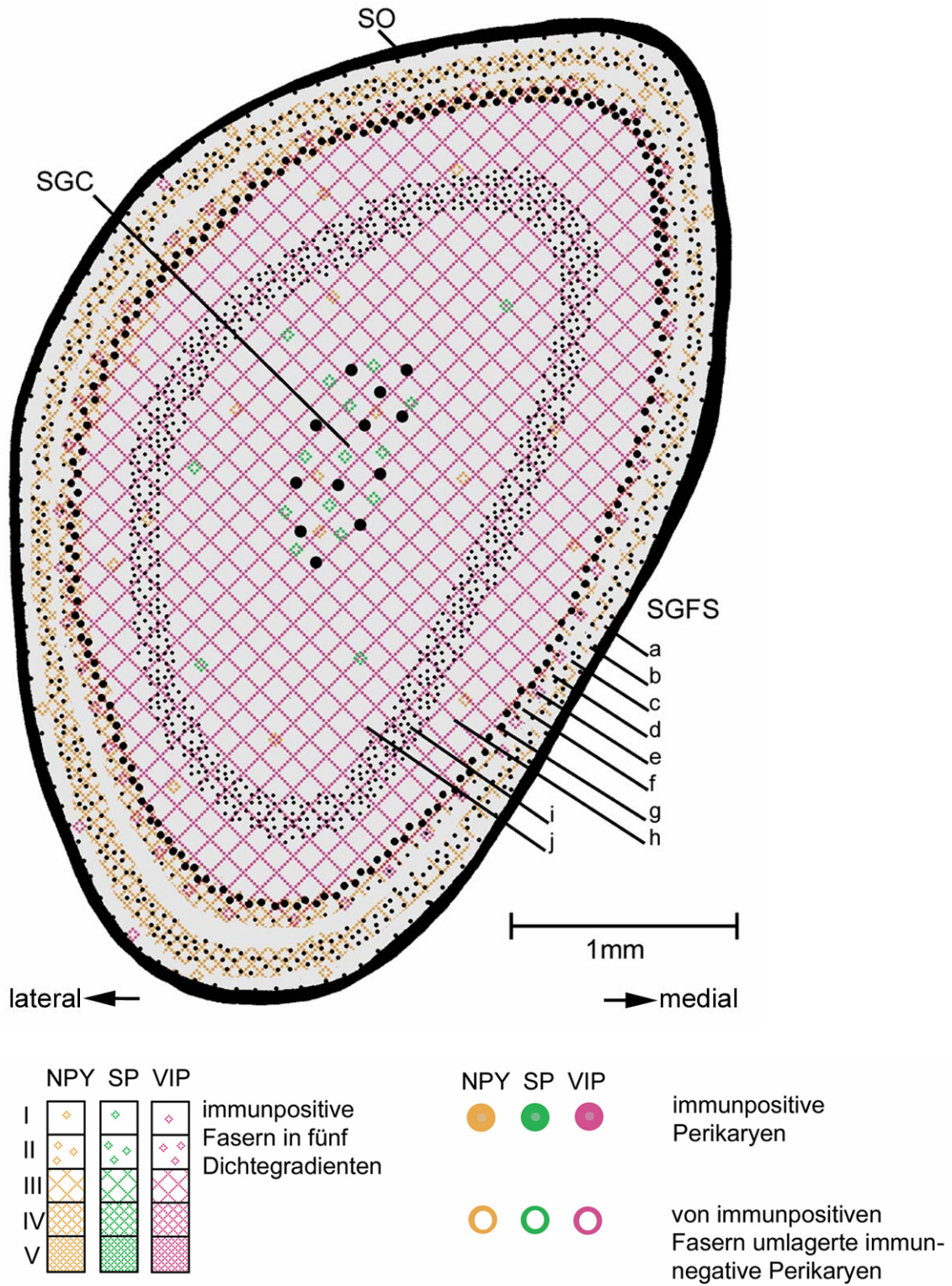


Abb.4.21: Frontalschnitt, 360 µm caudal von Abb.4.20

Morphologie

360 µm caudal der vorherigen Schnittebene, am Übergang des Mesencephalon zum Pons, ist der caudale Pol des TO vom Tegmentum getrennt. Das zentral gelegene SGC wird daher vollständig vom SGFS mit seinen Unterschichten und außen vom SO umschlossen.

NPY

Auch im caudalen Tectum enthalten alle Schichten des SGFS NPY positive Reaktionen. Schicht c und e-f enthalten positive Fasern in mittlerer bis hoher Dichte. Die Fasern lassen sich zum Teil über einige µm hinweg verfolgen und verlaufen besonders im dorsolateralen und ventrolateralen Abschnitt der Schicht c radial oder schräg in Richtung SO. Medial verringert sich die Immunkonzentration in Schicht c und e-f auf eine mittlere Quantität. Hier dominieren einzelne punktförmige Reaktionen. Die übrigen Schichten SGFS und das SGC enthalten eine geringe aber gleichmäßig verteilte Anzahl peptiderger Fasern.

SP

In den äußeren Schichten des SGFS lassen sich nur sehr vereinzelt punktförmige Markierungen erkennen, deren Anzahl zum Zentrum hin etwas ansteigt und im SGC eine geringe Konzentration erreicht.

VIP

In den Schichten a-g des SGFS liegen ganz vereinzelt feine punktförmige Reaktionen. In Schicht e steigt deren Zahl zunächst auf eine geringe Konzentration an und erreicht ab Schicht f bis in das zentrale SGC hinein eine mittlere Dichte.

4.1.1.3. Sagittale Raumebene

Die Abbildungen der Sagittalebene sind von lateral nach medial angeordnet.

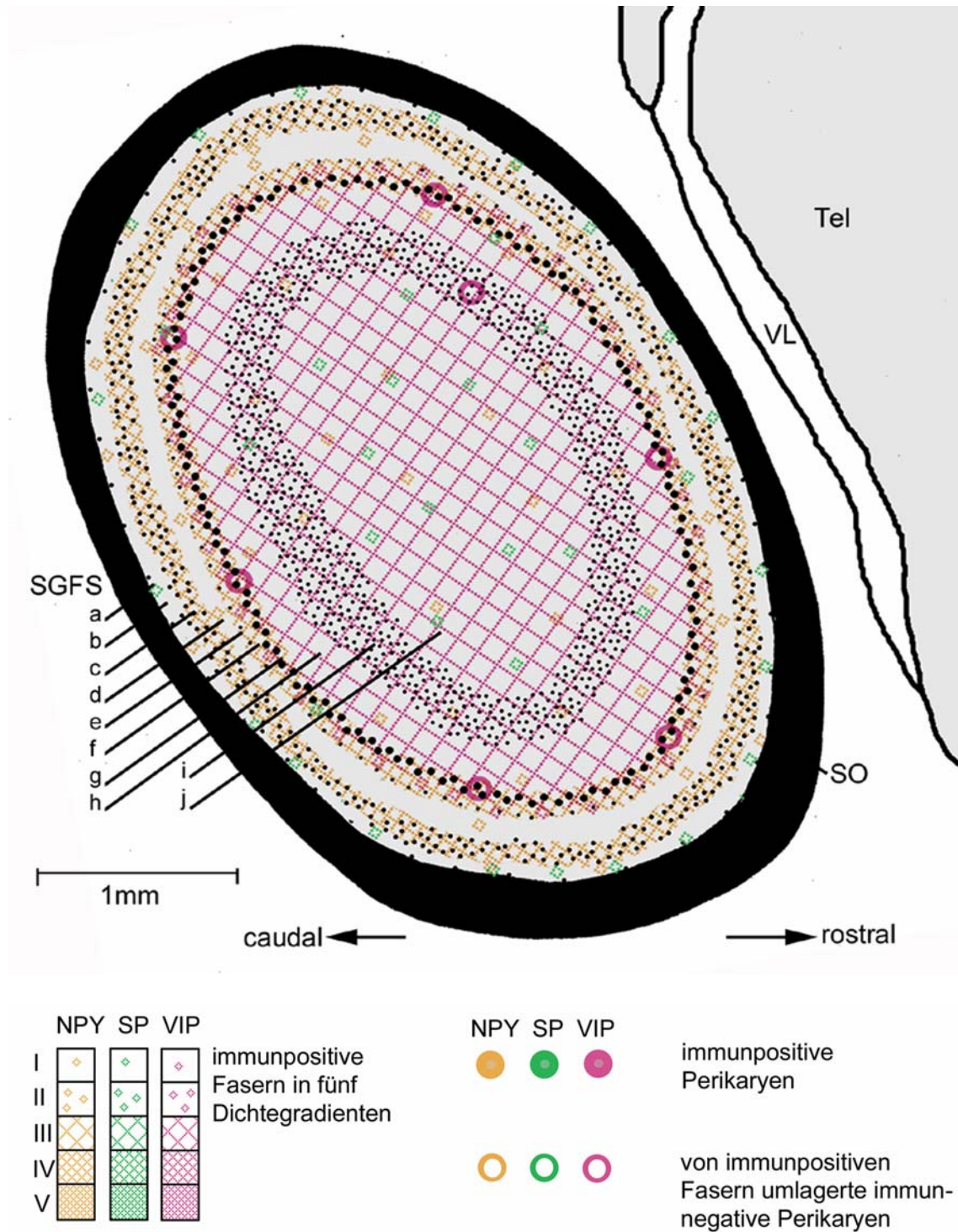


Abb.4.22: Sagittalschnitt, 1000 µm medial des rechten, lateralen Tectumpols

Morphologie

Die erste sagittale Ebene liegt 1000 µm medial des rechten, lateralen Tectumpols. Als äußere Schicht umgeben die Fasern des SO die Schichten a-j des SGFS, die in geschlossenen Kreisen um die innerste Schicht j des SGFS angeordnet sind.

NPY

Schon in den äußeren 1000 µm des TO lassen sich NPY-erge Fasern in hoher Konzentration in den Schichten c und e-g des SGFS beobachten. Die markierten Fasern können zumeist nur über sehr kurze Distanzen verfolgt werden oder erscheinen punktförmig. Die übrigen angeschnittenen Schichten beinhalten eine geringe, in Schicht i des SGFS auch geringe bis mittlere Anzahl NPY positiver Fasern.

SP

In den äußeren Schichten a und b des SGFS fallen stellenweise punktförmige SP-erge Reaktionen in geringer Anzahl auf. Während sich in den nach innen folgenden Schichten c-i nur sehr vereinzelt Fasern positiv anfärben, erhöht sich die Menge der Immunfasern in der zentral liegenden Schicht j bis auf eine gleichmäßige geringe Konzentration.

VIP

Die Schichten a-d des SGFS enthalten nur sehr vereinzelt punktförmige VIP positive Reaktionen. Die Schichten e-f beinhalten eine geringe Menge VIP-erger Fasern, deren Anzahl nach innen zunimmt, so daß in den Schichten g-i eine mittlere Dichte peptiderger Fasern vorhanden ist. Von positiven Fasern umwobene immunnegative Perikaryen befinden sich in allen Abschnitten der Schicht g des SGFS und kommen auch vereinzelt in Schicht i vor.

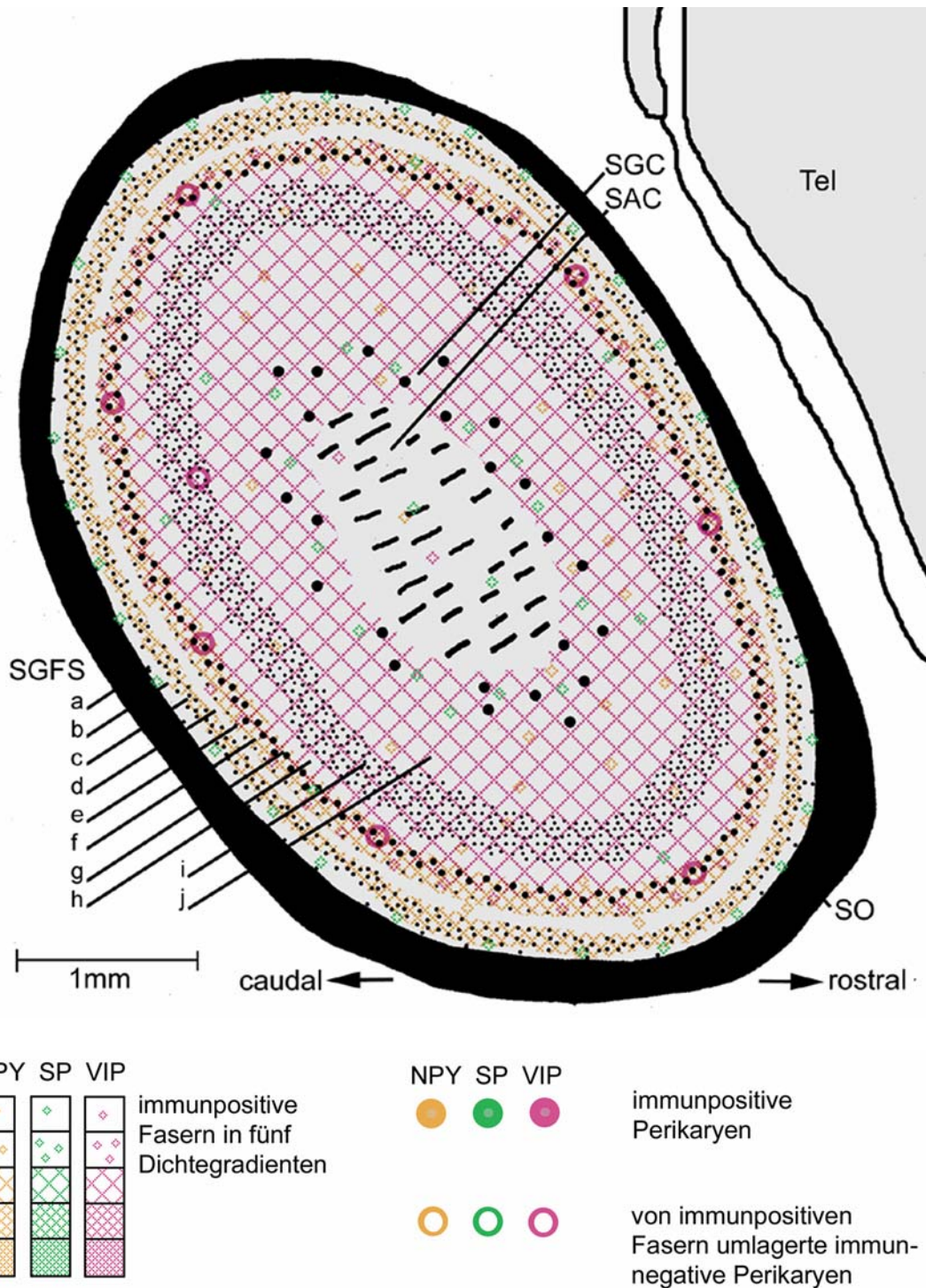


Abb.4.23: Sagittalschnitt, 300 µm medial von Abb.4.22

Morphologie

300 µm medial der vorhergehenden Schnittebene bildet das SAC das tectale Zentrum, kreisförmig umgeben von den Schichten SGC, SGFS mit seinen Unterschichten a-j und ganz außen von dem SO.

NPY

Die in der vorhergehenden Ebene erwähnte hohe Konzentration NPY-erger Fasern der Schichten c und e-f des SGFS setzt sich auch weiter medial in dieser Ebene fort. Wie die übrigen Laminae des SGFS zeigt das SGC ebenfalls eine geringe Dichte NPY positiver Fasern. Dahingegen bleibt das SAC nahezu immunnegativ.

SP

Nur in geringer Menge und nur stellenweise lassen sich SP positive Fasern in den Schichten a und b nachweisen. Während in den übrigen Schichten des SGFS kaum SP positive Reaktionen enthalten sind, präsentiert sich das SGC mit einer gleichmäßigen geringen Konzentration SP-erger Fasern. Vereinzelt können auch Fasern des SAC immunpositiv markiert werden.

VIP

Auch in der 2. Schnittebene bleiben die äußeren Schichten a-d des SGFS nahezu immunnegativ. Die geringe Konzentration VIP-erger Fasern der Schichten e und f steigt in den Schichten g-j und im SGC auf eine mittlere Immundichte an. Im SAC färben sich allerdings nur sehr wenige Fasern immunpositiv. Wieder fallen zahlreiche immunnegative Zellkörper in den Schichten g und i auf, die von VIP-ergen Fasern umwoben werden.

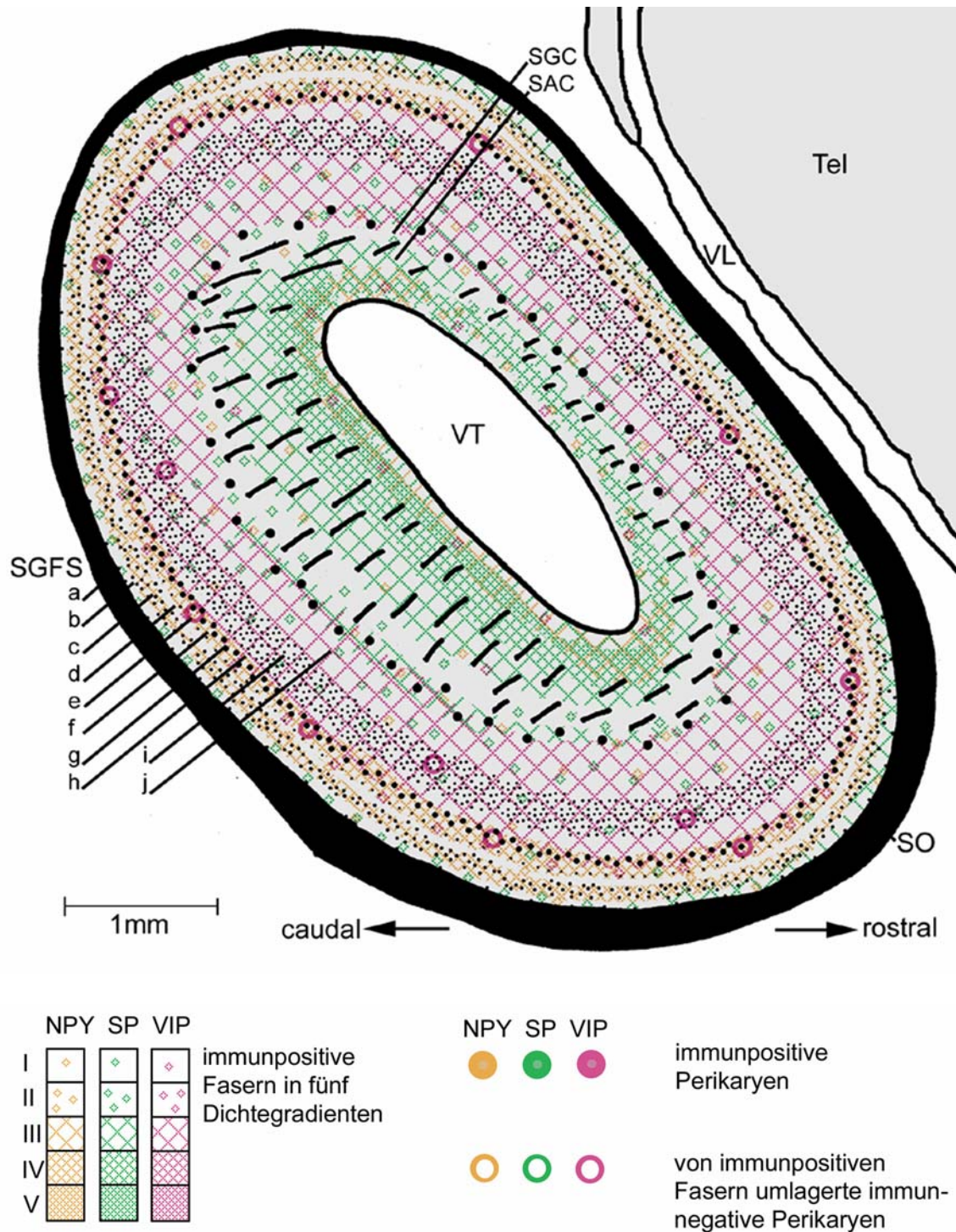


Abb.4.24: Sagittalschnitt, 300 µm medial von Abb.4.23

Morphologie

300 µm medial der vorigen Ebene umgeben von außen nach innen SO, SGFS mit seinen Unterschichten a-j, SGC, SAC und SGP den zentral liegenden tectalen Ventrikel (VT).

NPY

Die hohe Präsenz NPY positiver Fasern in den Schichten c und e-f des SGFS prägt auch das Immunbild dieser Ebene. Die übrigen Schichten des SGFS sowie das SGC besitzen eine geringe bis stellenweise mittlere Konzentration NPY-erger Fasern. Die Fasern des SAC sind nahezu ohne Immunreaktion. Das SGP beinhaltet im rostralen Bereich eine geringe und im caudalen Abschnitt eine mittlere Zahl NPY positiver Fasern.

SP

Deutlich werden die äußeren Schichten a und b des SGFS rostral durch eine mittlere und caudal durch eine gleichmäßige geringe Konzentration SP-erger Fasern von den immunarmen Schichten c-h hervorgehoben. Ab Schicht i kann eine geringe Dichte immunpositiver Fasern beobachtet werden, deren Anzahl zentripetal kontinuierlich ansteigt und im SGC eine mittlere Konzentration erreicht. Während sich die Fasern im peripheren SAC nur vereinzelt SP positiv anfärben, erhöht sich die Zahl peptiderger Fasern zum Ventrikel hin, um im SGP ihren abschnittsweise unterschiedlichen Höhepunkt zu erlangen. So besitzt das periphere SGP im rostralen Bereich eine hohe und im caudalen, dorsalen und ventralen Bereich sogar eine sehr hohe Immundefaserdichte. Dem Ventrikel direkt anliegend zeichnet sich in dieser Schicht ein schmaler Streifen ab, der nur eine geringe bis mittlere Anzahl SP positiver Fasern aufweist.

VIP

SGFS und SGC können auch in dieser Ebene wieder in einen peripheren immunarmen Außenbezirk, präsentiert durch die Schichten a-d des SGFS, und in einen inneren Abschnitt mit vorwiegend mittlerer Dichte VIP-erger Fasern, bestehend aus den Schichten SGFS e-j und SGC, eingeteilt werden. Ebenfalls lassen sich von positiven Fasern umgebene immunnegative Zellen in den Schichten g und i beobachten. Das SAC hingegen ist immunarm und in dem, ihm zentral anliegenden SGP werden Fasern in geringer Zahl VIP positiv markiert.

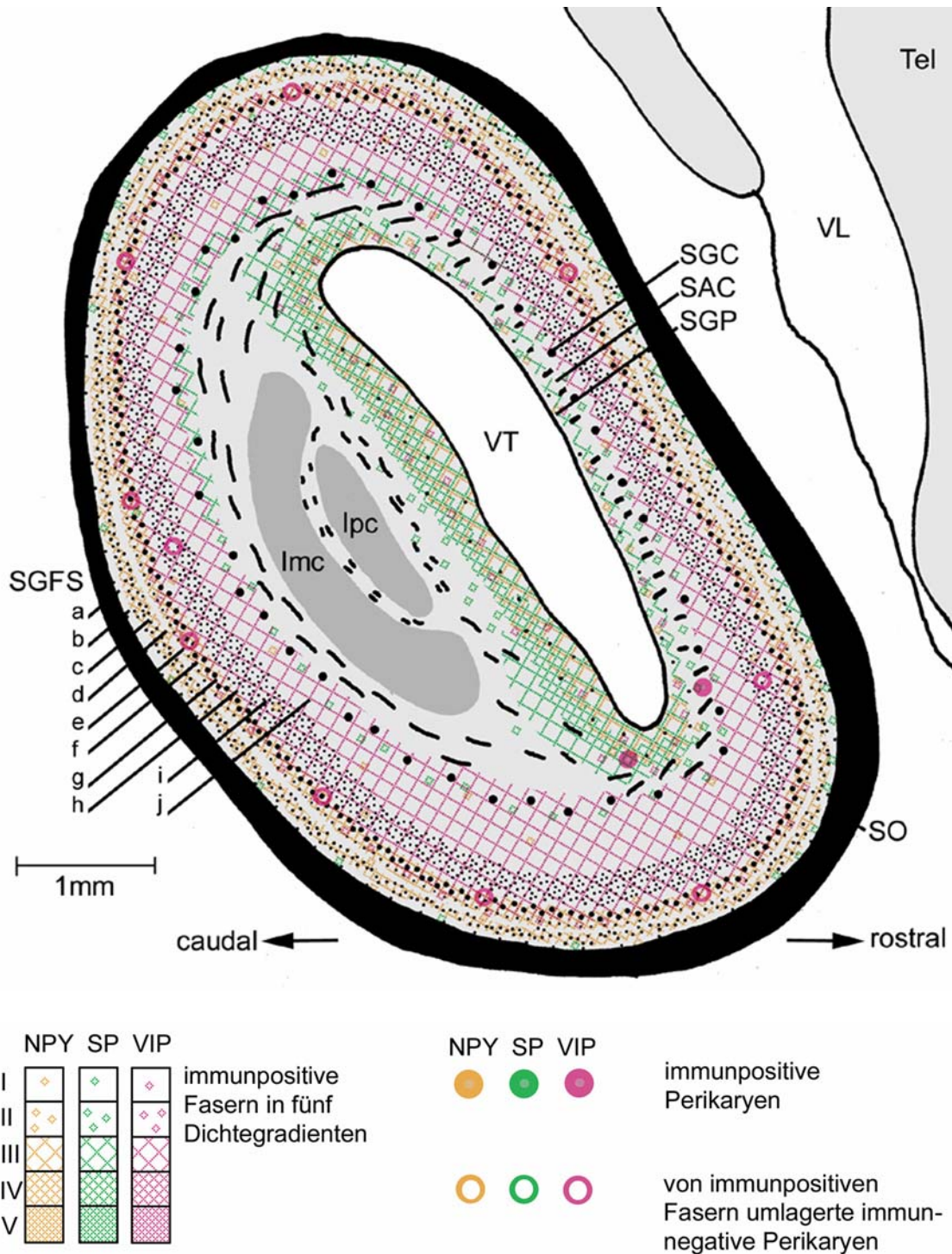


Abb.4.25: Sagittalschnitt, 900 μm medial von Abb.4.24

Morphologie

Zusätzlich zu den kreisförmigen tectalen Schichten treten 900 μm medial der vorhergehenden Schnittebene die Kerne Ipc und Imc der isthmischen Gruppe caudal des Ventrikels in Erscheinung.

NPY

Die Verteilung NPY positiver Fasern entspricht der vorhergehenden Schnittebene. Die Kerne Ipc und Ipc sind immunnegativ.

SP

Die mittlere Konzentration SP-erger Fasern der Schichten a und b beschränkt sich auf die rostralen und dorsalen Abschnitte. Nach caudal nehmen die peptidergen Reaktionen innerhalb dieser Schichten deutlich ab und können am caudalen Pol nur noch vereinzelt gesehen werden. Den Schichten des SGFS nach innen folgend, zeigen erst wieder die Schichten i und j geringe Immunreaktionen. Im SGC liegen rostral SP positive Fasern in mittlerer und im übrigen SGC in geringer-mittlerer Dichte. Das im mittleren Bereich wieder kaum immunreaktive SAC zeigt in seinem peripheren Abschnitt vereinzelt und in seinem inneren Abschnitt eine geringe bis mittlere Zahl SP positiver Fasern. Die höchste Konzentration SP-erger Fasern enthält das SGP in seinem peripheren caudalen und dorsalen Bereich. Rostral und ventral durchziehen positive Fasern in mittlerer Dichte das periphere SGP. Auch in dieser Ebene fällt ein immunarmer, schmaler ventrikelnaher Ring innerhalb des SGP auf. Die Kerne Ipc und Ipc sind immunnegativ.

VIP

Die Untersuchung des Verteilungsmusters VIP-erger Fasern innerhalb der gezeigten tectalen Schichten ergibt keinen Unterschied zur Schnittebene 3. Die angeschnittenen Kerne Ipc und Ipc enthalten keine VIP positiven Reaktionen. Am ventralen Pol des SGP am Übergang zum SAC fallen vereinzelt VIP positiv markierte Perikaryen auf.

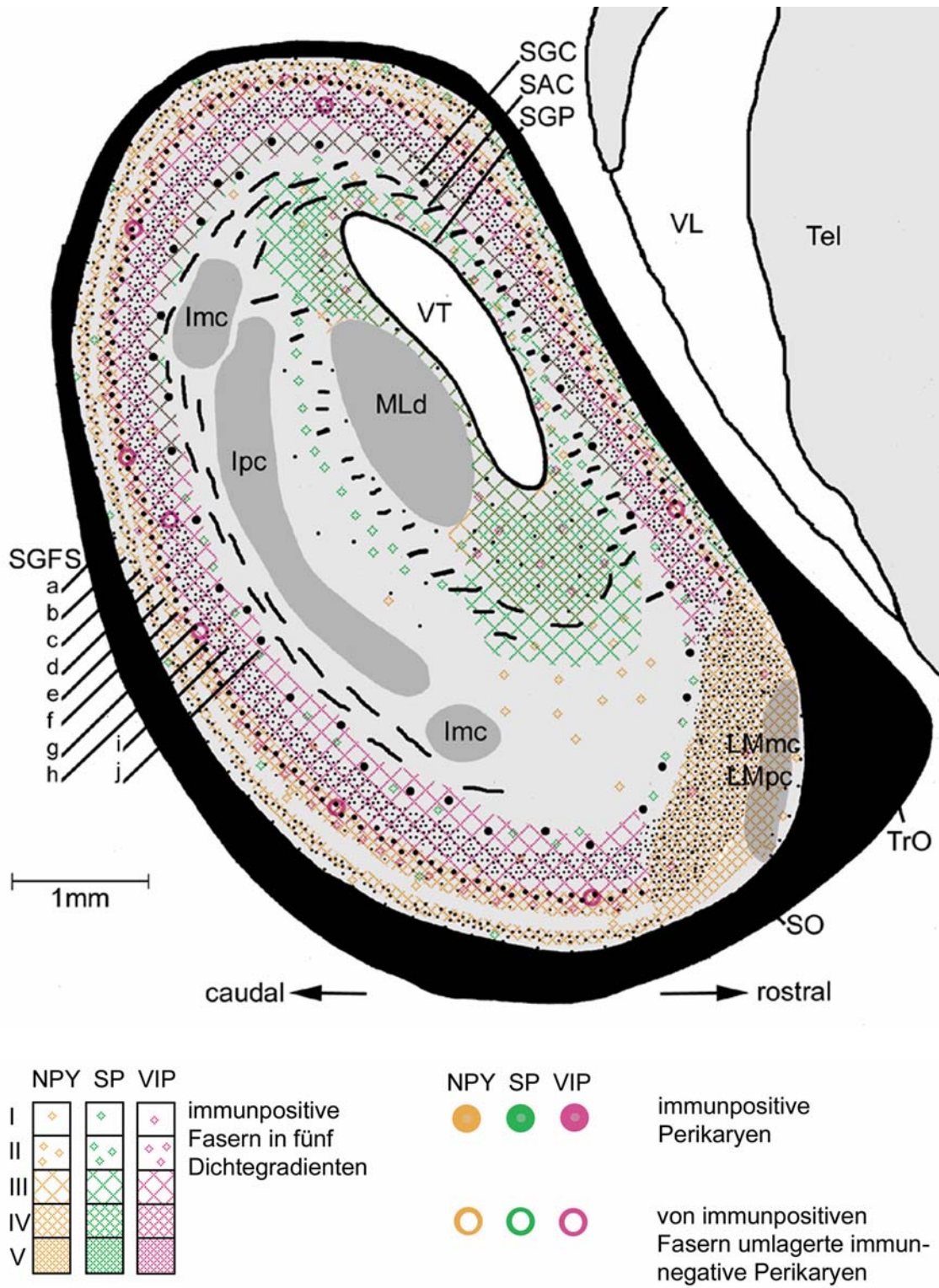


Abb.4.26: Sagittalschnitt, 800 μm medial von Abb.4.25

Morphologie

In dieser Schnittebene, 800 µm medial der vorhergehenden, geht das SO an seinem ventralen Pol in den Tractus opticus (TrO) über. Das SGFS liegt in diesem Bereich ohne deutliche Schichtenbildung vor und grenzt rostral an die Kerne LMmc und LMpc. Der Mittelteil des lmc ist hier nicht mehr angeschnitten, so daß der Kern nun in zwei isolierten Zellgruppen vorliegt, die jeweils dem dorsalen und ventralen Pol des länglichen lpc benachbart sind. Im SGP, caudal des Ventrikels, ist der MLd angeschnitten.

NPY

NPY positive Fasern bilden wieder das bereits bekannte Streifenmuster innerhalb der tectalen Schichten. Die ventralen Kerne LMmc und LMpc enthalten eine hohe Konzentration NPY positiver Fasern. Der Kern MLd ist immunnegativ.

SP

Nur im rostralen Abschnitt der Schichten a und b sind noch SP-erge Fasern in mittlerer Konzentration enthalten. Dorsal, ventral und caudal innerhalb dieser äußeren Schichten lassen sich nur vereinzelte SP positive Reaktionen erkennen. Die übrigen tectalen Schichten enthalten das gleiche SP markierte Verteilungsmuster innerhalb ihres Fasersystems wie in der Ebene zuvor. Jedoch unterbricht der immunnegative MLd den bisher breiten Streifen SP-erger Fasern innerhalb des peripheren, caudalen SGP. Auch im dem MLd caudal anliegenden Anteil des SAC liegen keine auffallenden Immunreaktionen. Etwas weiter caudal zieht ein schmales Band mit einer geringen Dichte SP positiver Fasern parallel zum caudalen Rand des MLd.

VIP

Unverändert präsentieren die tectalen Schichten ihre gewohnte Verteilung VIP-erger Fasern. LMmc, LMpc und MLd sind immunnegativ.

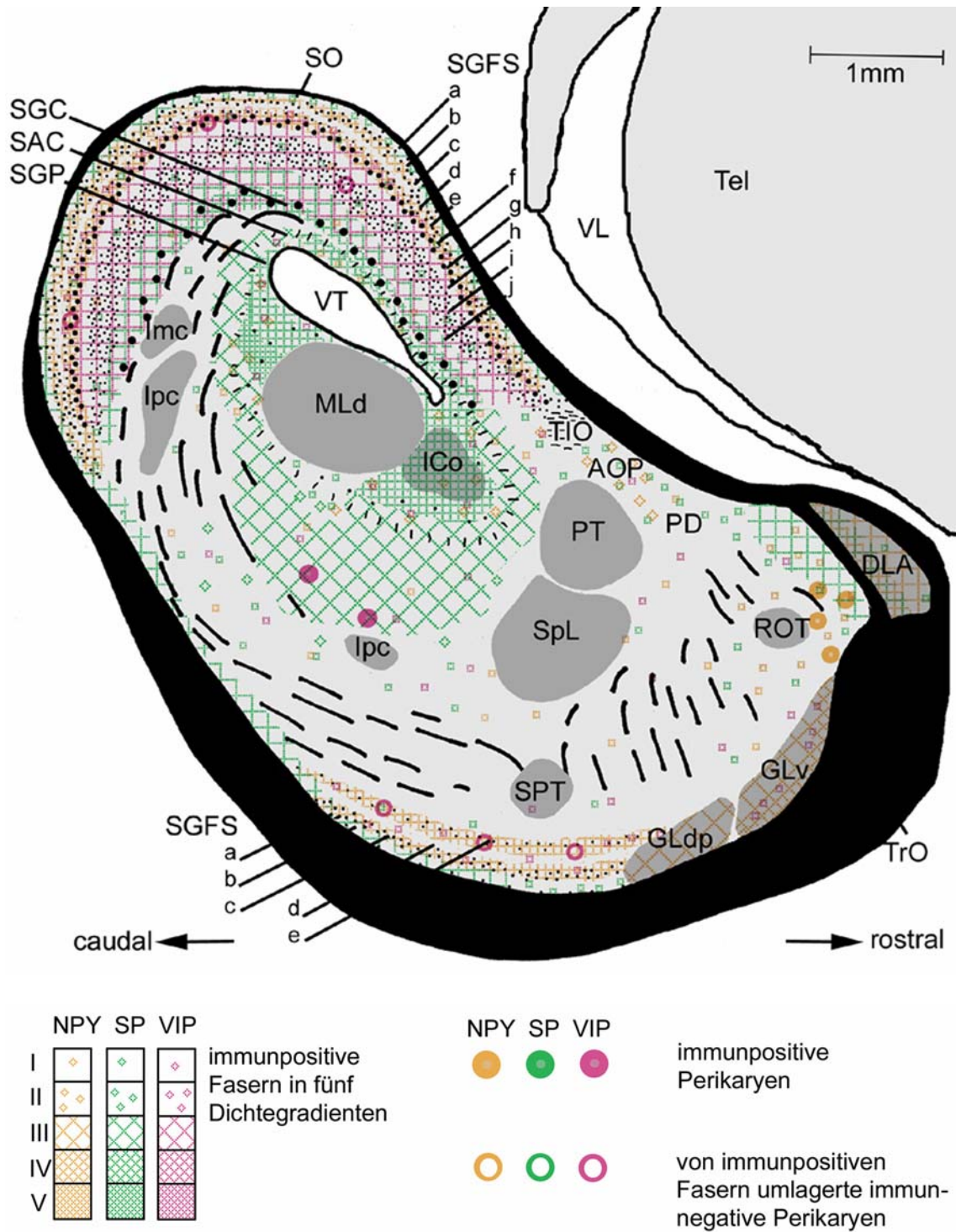


Abb.4.27: Sagittalschnitt, 500 µm medial von Abb.4.26

Morphologie

Nur 500 µm medial der vorhergehenden Schnittebene besteht lediglich im dorsalen Bereich eine vollständige Ausbildung der Schichten SGFS, SGC, SAC und SGP kappenartig über dem tectalen Ventrikel. Am rostralen Ende schließen sich die Fasern des TIO an. Rostral des rundliche MLd ist der ICo angeschnitten. Kleinere Zellansammlungen markieren noch den dorsalen und den ventralen Pol des Ipc. Vom Ipc ist nur ein kleiner Rest der dorsalen Zellgruppe übrig. Im ventralen Bereich lassen sich über eine kürzere Strecke die äußeren Schichten a-e des SGFS differenzieren. Die Kerne PT, SpL und SPT des Praetectum liegen im mittleren Bereich des Schnittes in einer dorso-ventral verlaufenden Achse. Dorsal des PT erstreckt sich die AOP, die ohne ersichtliche Grenze rostral in den PD übergeht. Am rostralen Pol liegt, eingebettet in die Fasern des TrO, der laterale Abschnitt des DLA. Etwas weiter caudal ist der Lateralpol des ROT angeschnitten. Im ventralen Thalamus sind die lateralen Anteile von GLdp und GLv erkennbar.

NPY

Die hohe Konzentration NPY positiver Fasern im SGFS läßt sich sowohl im dorsalen Abschnitt in den Schichten c und e-g als auch in dem ventralen Teilstück in den restlichen Schichten c und e nachweisen. Die geringe bis mittlere Zahl positiver Fasern in den übrigen Schichten des SGFS im SGC und SAC setzt sich auch in das SGP, um den immunnegativen MLd herum und in den ICo hinein fort. Die praetectalen Kerne PT, SpL, SPT und PD sind immunnegativ. Die dorsal gelegene AOP enthält eine geringe-mittlere Anzahl peptiderger Fasern. Rostral des immunnegativen ROT liegen zahlreiche spindel- und pyramidenförmige NPY positive Perikaryen, deren Fortsätze in verschiedene Richtungen verfolgt werden können. Eine hohe Dichte NPY-erger Fasern bildet ein caudales Band im DLA, der im übrigen Bereich eine mittlere Konzentration markierter Fasern enthält. Der GLv fällt durch sein zweigeteiltes Immunbild auf, das durch einen schmalen peripheren Streifen mit einer hohen und einem breiten inneren Streifen mit einer mittleren Anzahl peptiderger Fasern entsteht. Der GLdp hingegen wird gleichmäßig von immunpositiven Fasern in mittlerer Dichte durchzogen. Das gesamte Gebiet um die besprochenen Kernareale enthält besonders in den zellreicheren Abschnitten einige NPY-erge Faserreaktionen.

SP

Die peripheren Schichten a und b des SGFS enthalten sowohl im dorsalen als auch im kleineren ventralen Abschnitt eine mittlere Zahl SP positiver Fasern, die lediglich am dorsalen Pol und ventral zum GLdp hin etwas abnimmt. Caudal werden beide Abschnitte durch ein schmales, dem SO anliegendes Band mit SP-ergen Fasern in mittlerer Konzentration verbunden. Schicht j des SGFS zeigt ebenfalls eine mittlere Dichte SP-erger Fasern, die im SGC auf eine hohe Konzentration ansteigt. Während die vereinzelt peptidergen Reaktionen des SAC sowohl zum peripheren SGC hin als auch zentripetal zum SGP hin zunehmen, dominiert das SGP wieder mit seiner hohen bis sehr hohen Immunfaserkonzentration, die den ICo übergangslos durchzieht und die Konturen des negativen MLd markant hervorhebt. Ventrikelnah fällt erneut ein schmales immunarmes Band auf. Der zellreiche, caudoventral des MLd gelegene Tectumbereich wird von SP positiven Fasern in mittlerer Konzentration durchzogen. Die praetectalen Kerne PT, SpL und SPT sind immunnegativ. Das dorsale und rostrale Praetectum enthalten eine geringe Menge SP positiver Fasern, ohne die Grenzen der dort liegenden Kerne AOP und PD zu verdeutlichen. Rostral des immunnegativen ROT verdichten sich zahlreiche positive Fasern zu einem breiten Band, das sich auch in den caudalen Bereich des DLA

fortsetzt und nach rostral hin in seiner Faserkonzentration etwas abnimmt. Im übrigen ventralen Thalamus liegen in der Umgebung der immunnegativen Kerne GLdp und GLv nur sehr wenige SP erge Fasern.

VIP

Während die dorsalen Schichten des Tectum ihre VIP typische Verteilung immunpositiver Fasern enthalten, zeigt der ventrale Abschnitt, durch den Schichtenverlust bedingt, nur sehr vereinzelt am inneren Randbereich punktförmige Reaktionen. Die Schicht e des SGFS, die diesen Randbereich darstellt, ist aber auch in dem ventralen Teil des SGFS ebenso reich an immunnegativen Perikaryen, die von positiven Fasern umwoben werden, wie die Schichten e und i des dorsalen Abschnittes. Die geringe Anzahl VIP-erger Fasern des SGP ist auch im ICo zu finden. Ventral des MLd liegen, neben vereinzelt markierten Fasern, auch einige immunpositive Perikaryen. Die Kerne des Praetectum PT, SpL, SPT und AOP sind immunnegativ. Vereinzelt punktförmige Markierungen umgeben die Kerne. Im Bereich des PD ist die Anzahl peptiderger Fasern etwas erhöht. Der laterale Thalamus ist auffallend immunarm. Die Kerne DLA, ROT und GLdp sind immunnegativ. Das umliegende Gewebe und auch der GLv enthalten ganz vereinzelt VIP positive Fasern.

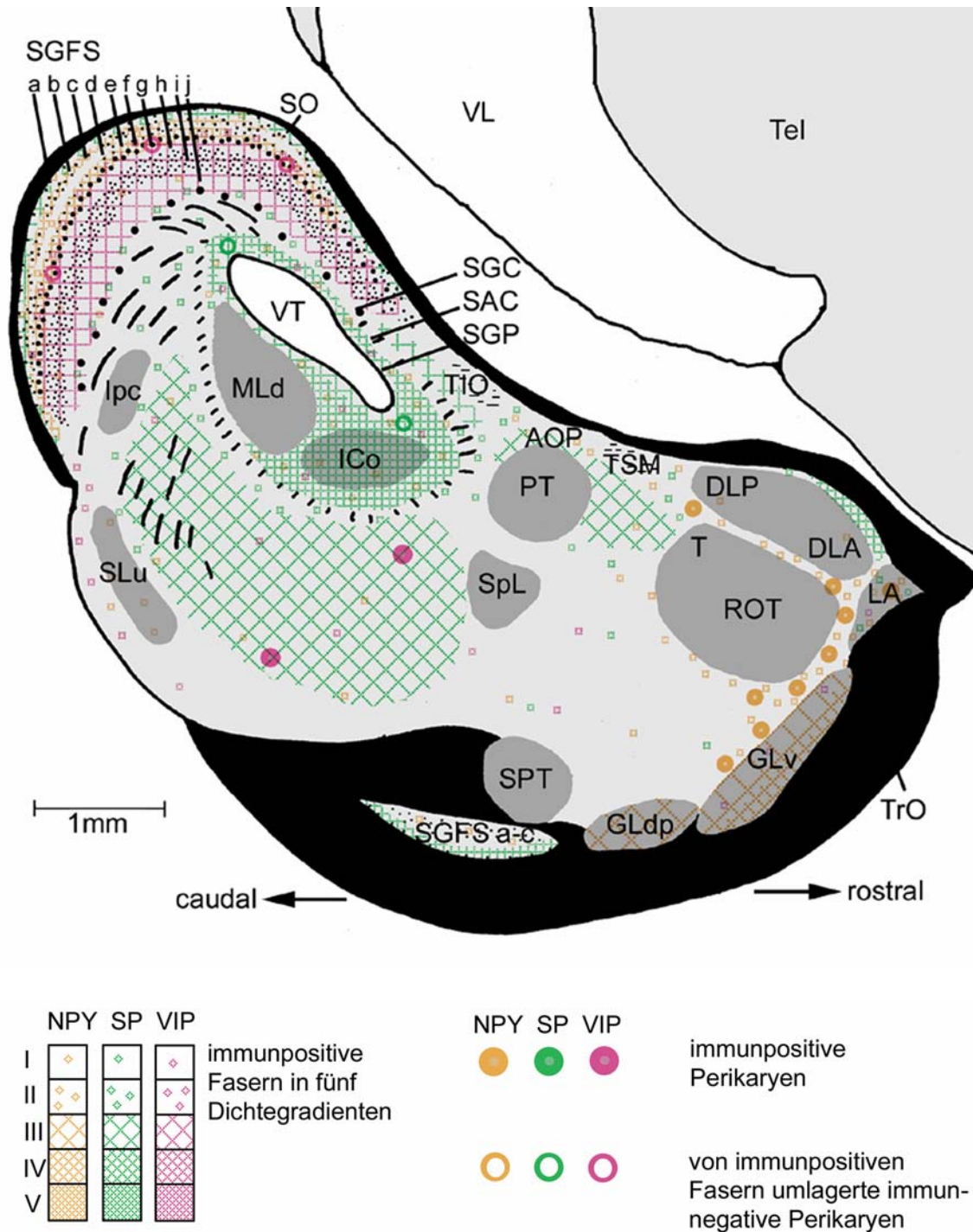


Abb.4.28: Sagittalschnitt, 500 μm medial von Abb.4.27

Morphologie

500 μm medial der vorhergehenden Schnittebene bedecken die noch vollständigen Schichten des TO das dorsale Mesencephalon. MLd und ICo sind ventral des Ventrikels erkennbar. Der Übergangsbereich zum Pons, der lediglich von einer dünnen Faserschicht des TrO überzogen wird, enthält den länglichen SLu. Vom Ipc ist noch seine dorsale Zellgruppe angeschnitten. Im kleinen ventralen Abschnitt des Tectum bilden Zellen der äußeren Schichten a-c des SGFS, eingebettet in die hier mächtigen Faserzüge des TrO, nur einen schmalen Streifen. Im Praetectum liegen AOP und PD sowie die Kerne PT, SpL und SPT. Im Thalamus dominiert der

inzwischen mächtige ROT, dorsal überdeckt von DLP und DLA. Zwischen DLA und GLv schiebt sich der recht gut abzugrenzende LA. Caudal des GLv läßt sich unverändert der GLdp abgrenzen.

NPY

Das mit den tectalen Schichten kappenartig überdachte dorsale Mesencephalon mit seinen Kernen MLd, ICo und Ipc unterscheidet sich, hinsichtlich der Verteilung NPY positiver Fasern, nicht von der Ebene zuvor. Im immunarmen caudalen Übergangsbereich zum Pons liegt der eine geringe, aber deutlich erkennbare Anzahl NPY-erger Fasern enthaltende SLu. Der verbliebene kleine ventrale Abschnitt des SGFS zeigt nur in seinem inneren Rand einige NPY positive Reaktionen. Im Praetectum besitzt lediglich die AOP einige NPY positive Markierungen. Im Thalamus hingegen steigt die Anzahl peptiderger Fasern um den ROT herum auf eine mittlere Dichte an, die sich bis in den LA hinein erstreckt. Diese markierten Fasern bilden die Umgebung für zahlreiche NPY positive Zellkörper, die ventral und rostral den ROT umgeben. Caudal zieht dieses Zellband zwischen die beiden Anteile des Kniehöckers und rostral zwischen die Kerne DLA und LA. Während der DLA und DLP in dieser Ebene nur vereinzelt peptiderge Fasern enthalten, zeigen GLdp und GLv die für die vorherige Ebene beschriebene Immunfaserverteilung.

SP

Wieder fällt in den Schichten a und b des SGFS der Tectumkuppel die mittlere, im dorsalen Teil etwas abgeschwächte Konzentration SP positiver Fasern auf. Den übrigen immunarmen Schichten des SGFS schließt sich innen das SGC mit einer geringen Immunkonzentration an. Die SP positive Faserverteilung innerhalb des SAC und SGP, einschließlich der darin befindlichen Kerne MLd und ICo, entspricht der vorhergehenden Schnittebene. Auch der übrige Lobus opticus wird wieder großflächig von einer mittleren Dichte SP-erger Fasern durchzogen, deren Anzahl nach caudal zum immunnegativen SLu hin deutlich abnimmt. In dem kleinen ventralen Restgebiet der Tectumschichten durchzieht ein schmaler peripherer Streifen mit einer hohen Konzentration peptiderger Fasern die noch vorhandenen äußersten zwei Schichten des SGFS. Von dem dorsorostralen Ende der tectalen Schichten ausgehend, zieht ein breiter Streifen mit mittlerer Konzentration SP-erger Fasern durch die AOP und den PD nach rostral bis zu den immunnegativen Thalamuskernen ROT und DLP. Zwischen den ebenfalls immunnegativen DLA und den TrO schieben sich zahlreiche SP positive Fasern, die so die rostrale Grenze des DLA deutlich hervorheben. Eine geringe Anzahl SP positiver Fasern läßt sich im LA nachweisen. Das übrige Gewebe des ventralen Diencephalon enthält nur vereinzelte Immunreaktionen und setzt sich so von dem immunreichen Lobus opticus ab.

VIP

Die Reaktionsverteilung von VIP in den Schichten und Kernen des Lobus opticus entspricht der in der vorhergehenden Ebene. Während zwischen SLu und MLd nur wenige VIP positive Fasern vorhanden sind, steigt caudal des immunnegativen SLu die Anzahl peptiderger Fasern etwas an. Im ventralen Bereich des Übergangs zwischen Lobus opticus und Tegmentum kommen auch in dieser Ebene vereinzelt VIP positive Zellkörper vor. Der kleine ventrale Tectumabschnitt bleibt nahezu immunnegativ. Um die immunnegativen Kerne SPT, SpL, PT und AOP herum und im PD liegen einige VIP positive Fasern. Im LA und im GLv lassen sich Fasern in sehr geringer Zahl VIP positiv markieren. Ebenso können auch im übrigen Thalamus zwischen den Kernen vereinzelt VIP positive Fasern beobachtet werden.

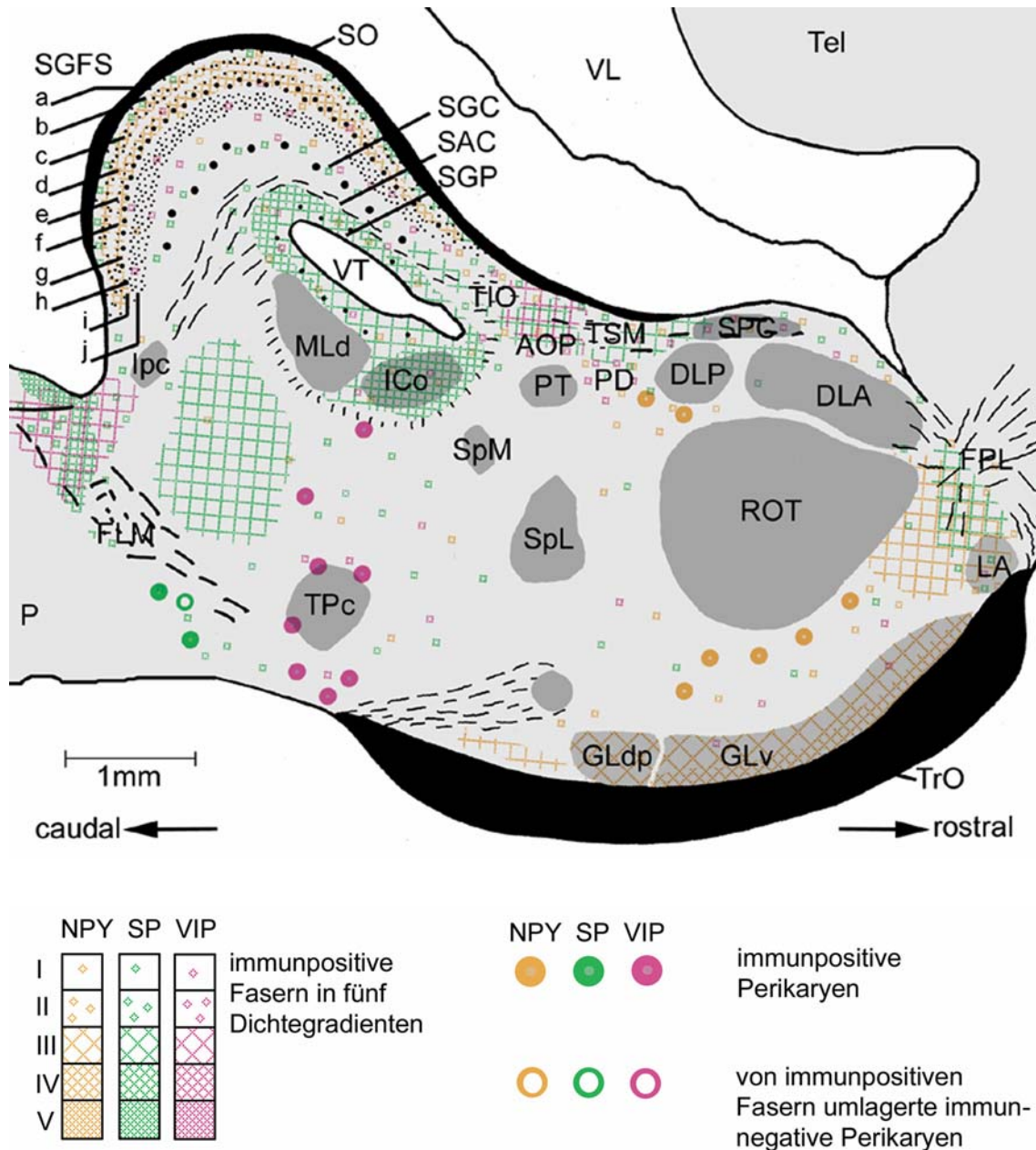


Abb.4.29: Sagittalschnitt, 480 μ m medial von Abb.4.28

Morphologie

480 μ m medial der vorigen Ebene sind die Verbindungen rostral zum Telencephalon und caudal zum Pons angeschnitten. Obwohl die Tectumkuppel inzwischen an Umfang verloren hat, sind noch alle Schichten vollständig enthalten. Am Übergang zum Pons sind Faserzüge des Fasciculus longitudinalis medialis (FLM) angeschnitten. Im ventralen Mesencephalon liegt der große, diffuse TPc. Im Praetectum, caudal zwischen PT und SpL, ist der mediale Anteil des Nucleus spiriformis (SpM) getroffen. Die praetectalen Kerne SPT, PT, AOP und PD sind deutlich kleiner geworden. Hingegen erreicht der thalamische ROT hier seine größte Ausdehnung. Dorsal der Kerne DLP und DLA ist zwischen den Fasern des TSM der längliche SPC hinzugekommen. LA und die Anteile des lateralen Kniehöckers sind ventral angeschnitten.

NPY

Die Verteilung NPY positiver Fasern der Schichten und Kerne des Tectum gleicht der Beschreibung der vorhergehenden Schnittebene. Das Tegmentum bleibt sowohl im Bereich des TPc, als auch im Übergangsbereich zum Pons immunarm. Auch das Praetectum enthält lediglich dorsal des PT, im Bereich der AOP, einige NPY positive Markierungen. Im Thalamus liegen NPY positive Perikaryen am ventralen und caudodorsalen Rand des ROT. Von den dorsalen Thalamuskernen enthält nur der SPC eine geringe Zahl peptiderger Fasern. Um die Kerne herum lassen sich einige Fasern positiv markieren, deren Anzahl nach rostral hin zunimmt und dort in mittlerer Konzentration auch im LA zu finden sind. Der ventrale Thalamus enthält in seinem caudalen Bereich eine auffallende Anzahl peptiderger Fasern, die übergangslos den GLdp durchsetzen. Der GLv zeigt das bereits bekannte zweigeteilte Immunbild.

SP

Die caudal geringen und dorsal nur vereinzelt Reaktionen innerhalb der Schichten a und b des SGFS steigern sich nur rostral auf eine mittlere Konzentration. Das übrige Tectum, einschließlich MLd, ICo und Ipc zeigt die bekannte Kern- und schichtenindividuelle Dichte peptiderger Fasern der vorhergehenden Ebene. Caudoventral des MLd durchzieht großflächig eine mittlere Anzahl SP positiver Fasern das Mesencephalon. Ihre Dichte nimmt nach caudal zunächst etwas ab, um dann an der Grenze zum Pons ein dorsoventrales Band mit einer hohen Immunfaserkonzentration zu bilden. Im Fasciculus longitudinalis medialis können positive Reaktionen im Faserverlauf über längere Strecken verfolgt werden. Ventral des Fasciculus fallen vereinzelt SP positive Perikaryen auf. Im rostralen Mesencephalon liegt um den immunnegativen TPc eine geringe Anzahl positiver Fasern, die zum Praetectum hin weiter abnimmt. Der praetectale SpM ist immunnegativ. Dorsal erstreckt sich ein wandständiger Streifen mit einer mittleren Dichte peptiderger Fasern vom SGP ausgehend um die immunnegativen Fasern des TIO herum nach rostral. Zwischen den immunnegativen Strukturen des TSM lassen sich einige punktförmige Markierungen im SPC erkennen. Dorsal der immunnegativen Thalamuskern DLP und DLA setzen sich die SP-ergen Markierungen bis rostral in den LA hinein fort. Im übrigen Thalamus lassen sich zwischen den Kernen vereinzelt Fasern positiv anfärben.

VIP

Zwar ist die Lokalisation VIP positiver Fasern innerhalb des Tectum im Vergleich zur vorigen Schnittebene gleichgeblieben, jedoch ist ihre Dichte in den Schichten e-j, sowie im SGC auf eine geringe Konzentration gesunken. Der tectale ICo enthält vereinzelt und der neu hinzugekommene TPc geringe immunpositive Markierungen. Das Tegmentum enthält eine geringe Anzahl positiver Fasern und breit verteilt VIP positive Perikaryen, die caudal des TrO eine nestartige Zellansammlung bilden. Am Übergang zum Pons verdichten sich VIP positive Fasern zu einem dorsoventralen Band mit mittlerer Immundichte. Der praetectale SpM ist immunnegativ. VIP-erge Fasern in mittlerer bis rostral geringer Konzentration beteiligen sich an einem dorsal gelegenen Immunband, das sich vom immunnegativen TIO mit abnehmender Konzentration nach rostral in den SPC hinein erstreckt. In den Kernen LA und GLv sind in dieser Ebene nur sehr vereinzelt punktförmige Reaktionen zu sehen. Die mittleren und ventralen praetectalen und thalamischen Areale enthalten ebenfalls vereinzelt VIP positive Reaktionen.

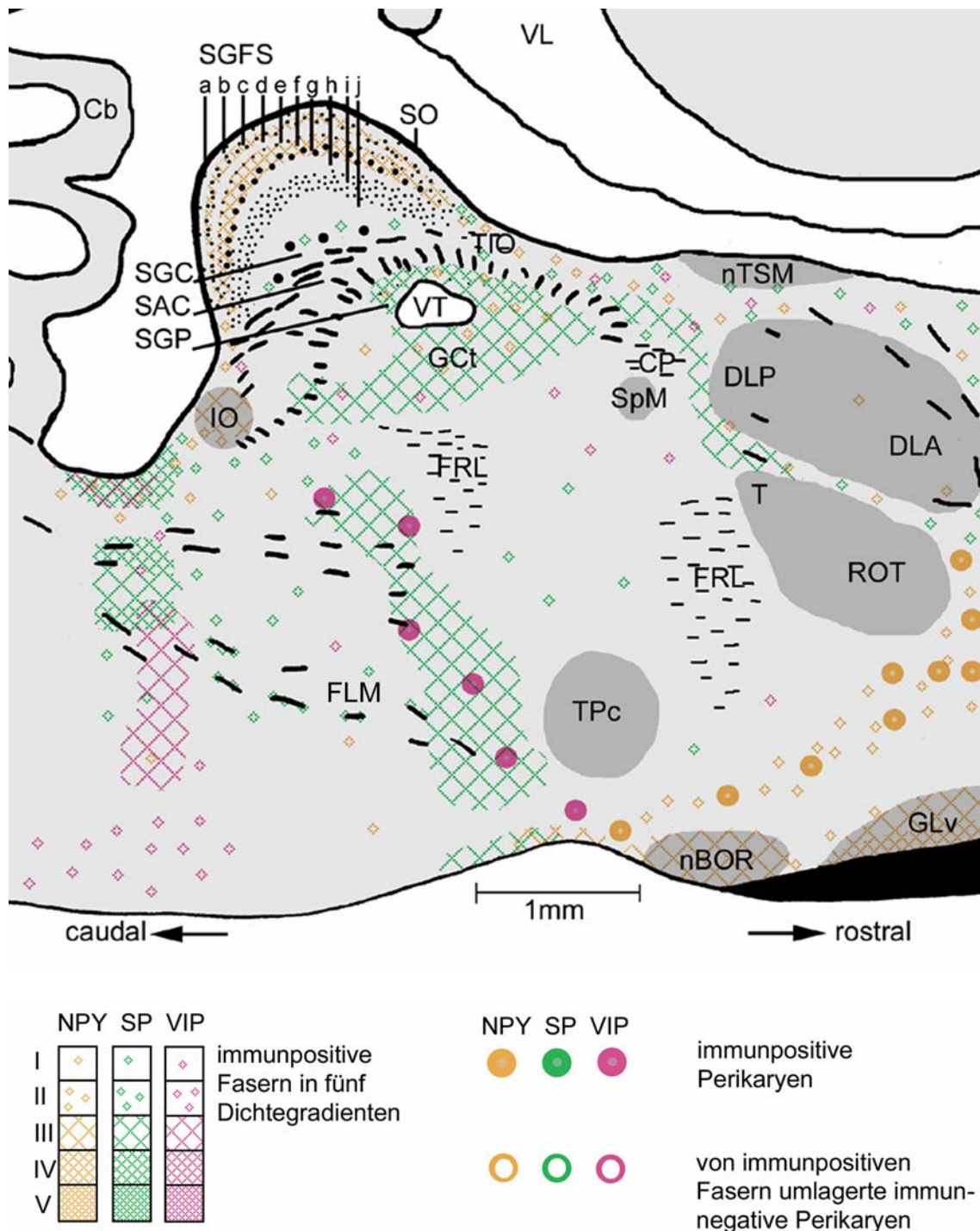


Abb.4.30: Sagittalschnitt, 720 μm medial von Abb.4.29

Morphologie

720 μm medial der vorhergehenden Ebene lassen sich in der dorsalen Tectumkuppel noch die Schichten des SGFS, das SGC, SAC und das SGP differenzieren. Tectales Grau (Gct) grenzt ventral an den Ventrikel. Caudoventral der Tectumkuppel ist der IO angeschnitten. Die rostralen Ausläufer des Fasciculus longitudinalis medialis (FLM) erreichen den TPC, der hier in seinem medialen Randgebiet getroffen ist. Dorsal des TPC liegen Faserzüge der Formatio reticularis lateralis (FRL). Von den praetectalen Kernen ist nur noch der SpM angeschnitten, an den sich dorsal die ersten quergetroffenen Fasern der CP anschließen. Caudodorsal der mächtigen

dorsalen Thalamuskern DLA und DLP liegt der Nucleus tractus septomesencephalicus (nTSM). Der ROT hat deutlich an Umfang verloren. Caudal des Tractus opticus bilden zahlreiche Zellen den rundlichen Nucleus radialis opticae basalis (nBOR).

NPY

Im Vergleich zur Ebene 8 ist die Immunfaserverteilung in den tectalen Schichten unverändert. Der IO enthält eine mittlere Anzahl NPY-erger Fasern. Während die wandständige Umgebung des IO sowie das ventral des Ventrikels befindliche tectale Grau eine geringe Menge positiver Fasern aufweisen, zeigt das übrige Mesencephalon nur vereinzelte Immunreaktionen. Das Praetectum enthält dorsal einige peptiderge Fasern. In den dorsalen Thalamuskernen DLP und DLA lassen sich vereinzelt Fasern positiv anfärben. Der nTSM ist immunnegativ. Zahlreiche positive Fasern und positive Zellkörper bilden ein breites Band, das vom rostralen Pol des immunnegativen ROT bis zum caudalen Ende des nBOR zieht, der ebenfalls eine mittlere Dichte NPY positiver Fasern enthält. Der GLv behält sein zweigeteiltes Verteilungsmuster peptiderger Fasern bei.

SP

Das SGFS bleibt in dieser Ebene immunnegativ. Erst in den Fasern des SGC zeigen sich einige SP positive Reaktionen. Die sehr geringe bis geringe Anzahl immunpositiver Fasern des SAC steigert sich im SGP wieder auf eine hohe Konzentration, die ventral des Ventrikels im GCt auf eine mittlere Dichte abnimmt. Hier lassen sich immunnegative Perikaryen erkennen, die von immunpositiven Strukturen umgeben werden. Caudal des immunnegativen IO besetzt eine hohe Zahl SP-erger Fasern wandständig den Übergang zum Pons. Weiter ventral lassen sich zahlreiche Faserzüge des Fasciculus longitudinalis medialis, wie in der Ebene zuvor, immunpositiv markieren. Ein breites Band SP-erger Fasern mittlerer Konzentration zieht, vom caudalen GCt ausgehend, am caudalen Rand der immunarmen Formatio reticularis lateralis und des immunnegativen TPc vorbei, nach ventral. Vom rostralen GCt erstreckt sich eine mittlere Anzahl SP positiver Fasern zwischen SpM, DLP und ROT mit abnehmender Konzentration nach rostral. Dorsal werden DLP und DLA von einer geringen Menge SP-erger Fasern umgeben. Der nTSM ist immunnegativ. Rostral des ROT liegen SP positive Fasern in geringer Dichte, die aber nach ventral hin zu den immunnegativen Kernen nBOR und GLv bis auf sehr vereinzelte Faserreaktionen abnimmt.

VIP

Lediglich das SGP enthält eine geringe Anzahl VIP positiver Fasern, die sich auch ventral des Ventrikels im GCt beobachten lässt. Der IO ist immunnegativ. Ein breites dorsoventral verlaufendes Band VIP-erger Fasern erstreckt sich in mittlerer bis ventral geringer Konzentration an der Grenze von Mesencephalon und Pons entlang. Im mittleren Tegmentum liegt ein rostro-ventralwärts geneigtes Band positiver Perikaryen. Im Praetectum können wenige Fasern im dorsalen Wandbereich und um den immunnegativen SpM VIP-erg markiert werden. Im Thalamus lassen sich dorsal der immunnegativen Kerne DLP und DLA vereinzelte VIP-erge Fasern beobachten. Die Kerne nTSM und nBOR zeigen keine VIP positiven Reaktionen.

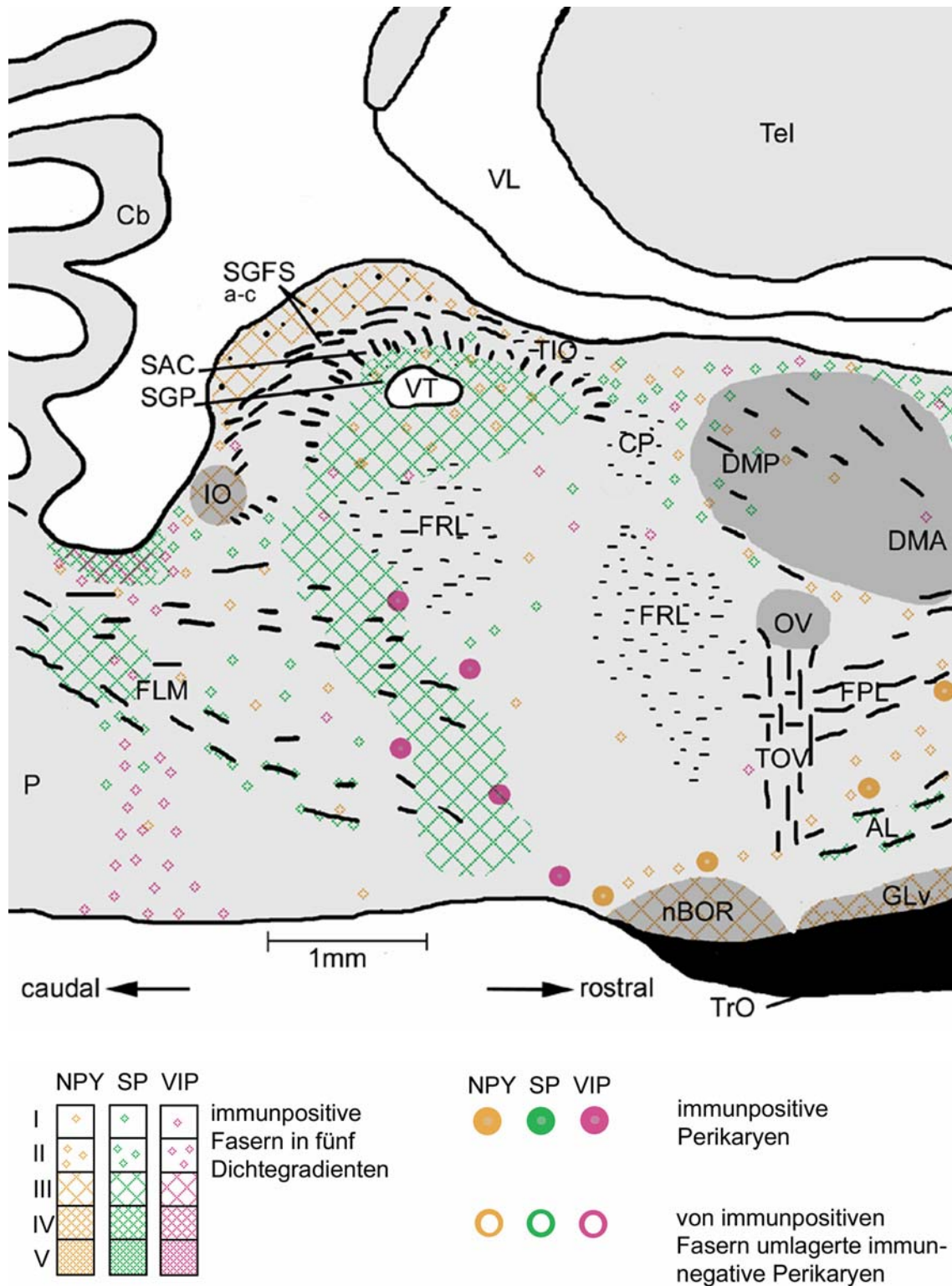


Abb.4.31: Sagittalschnitt, 720 μm medial von Abb.4.30

Morphologie

720 μm medial der vorherigen Schnittebene wird die Tectumkuppel nur noch durch einen schmalen diffusen Zellstreifen des SGFS repräsentiert. Sagittal verlaufende Fasern des SGFS bilden eine bogenförmige Verbindung zwischen IO und TIO. Die Schichten SAC und SGP, die ebenfalls in ihren medialen Endbereichen getroffen sind, umgeben dorsal den Ventrikel. Fasern der FRL und die CP dominieren in dieser

Ebene in Tegmentum und Praetectum. Von rostral ziehen Fasern des Fasciculus prosencephali lateralis (FPL) und der Ansa lenticularis (AL) nach caudal. Rechtwinkelig dazu angeordnet verläuft der TOV, der den dorsal liegenden Zellen des Kerns OV entstammt. Die dorsale thalamische Zellansammlung wird in die dorsomedialen Anteile DMP und DMA unterteilt. Im ventralen Thalamus sind, wie in der Ebene zuvor, nBOR und GLv angeschnitten.

NPY

Eine mittlere Anzahl NPY positiver Fasern durchzieht den schmalen Zellstreifen der Tectumkuppel. Während die darunterliegenden Faserzüge immunnegativ sind, enthalten das SGP und das GCt eine gleichmäßige geringe Menge NPY-erger Fasern. Im IO liegt eine geringe bis mittlere Konzentration immunpositiver Fasern. Das übrige Mesencephalon zeigt im mittleren und rostralen Bereich vereinzelte bis geringe, im caudoventralen Abschnitt lediglich sehr vereinzelte immunpositive Faserreaktionen. Die immunnegativen Faserzüge der CP und des TIO werden von einer geringen Anzahl positiver Fasern umgeben. Auch in den Kernen DMP und DMA lassen sich vereinzelt positive Fasern beobachten. Wie in den Ebenen zuvor, bilden positive Perikaryen und Fasern medial des ROT ein nahezu durchgehendes Band, das sich rostral vom DMA bis zum caudalen Pol des nBOR erstreckt, der selbst wieder eine mittlere Dichte NPY positiver Fasern aufweist. Der benachbarte mediale Endbereich des GLv präsentiert unverändert das zweigeteilte Immunbild. Die Faserzüge des FPL und der AL, ebenso wie OV und sein zugehöriger Tractus enthalten keine Immunreaktionen.

SP

SP-erge Fasern in mittlerer bis hoher Dichte umgeben im SGP und im GCt den Ventrikel. Ganz vereinzelt fallen auch hier wieder immunnegative Zellkörper auf, die von immunpositiven Markierungen umspinnen werden. Die Verteilung immunpositiver Fasern im übrigen Tegmentum entspricht der vorhergehenden Schnittebene. Dorsal der CP liegt ein Streifen mit einigen peptidergen Fasern, die zum Teil in den DMP hineingehen. Der DMA ist immunnegativ. Die beiden Kerne werden von einer dorsal geringen und rostral sogar mittleren Anzahl SP-erger Fasern umgeben. FRL, FPL und TOV sowie der zugehörige OV sind immunnegativ. Innerhalb der AL lassen sich positive Faserzüge über längere Strecken verfolgen.

VIP

Der verbliebene tectale Bereich ist immunnegativ. Wie in der Schnittebene zuvor fällt im Übergangsbereich zum Pons ein breites dorsoventral verlaufendes Band aus peptidergen Fasern auf. Im mittleren Tegmentum liegen breit verteilt zahlreiche immunpositive Perikaryen. Das übrige Tegmentum enthält, ebenso wie das gesamte Praetectum, nur vereinzelte punktförmige Markierungen. Im Thalamus können lediglich dorsal der Kerne DMP und DMA vereinzelte peptiderge Fasern markiert werden.

4.1.2. Tabellarische Zusammenfassung der mikroskopischen Ergebnisse aus den drei Raumebenen unter Berücksichtigung der drei visuellen Hauptbahnen

von immunreaktiven Strukturen ummantelte immunnegative Perikaryen: **○○○** (**fett**)

immunreaktive Perikaryen: ●●● (*kursiv*)

immunreaktive Fasern in fünf Dichtegradienten: sehr gering, gering, mittel, hoch, sehr hoch

4.1.2.1. Immunreaktionen in und um Zentren der tectofugalen Bahn in Di- und Mesencephalon (Schema Seite 3)

Tectum opticum (SGFS a-f = Nervus opticus-Projektionsareal)

SGFS	NPY	SP				VIP	
a	gering		horizontal	frontal	sagittal	sehr gering	
		rostral	mittel	negativ	mittel		
		caudal	mittel	negativ	mittel		
b	gering	dorsal	gering	gering	gering	sehr gering	
		ventral	mittel	gering	mittel		
		dorso-lat	mittel	negativ	mittel		
		lateral	gering	negativ	gering		
		medial	gering	negativ	gering		
c	hoch	sehr gering				sehr gering	
d	gering	sehr gering				sehr gering	
e	hoch	sehr gering				gering	
f	hoch	sehr gering				gering	
g	hoch	sehr gering					
h	gering	sehr gering					
i	gering (horizontal und sagittal: dorsal bis mittel)	gering				rostral : mittel (frontal:gering) caudal: mittel	○ ○ bes. caudal u. lateral in g u. i
j	gering	sehr gering-gering				dorsal: mittel	
SGC	gering		horizontal	frontal	sagittal	ventral: mittel	
		rostral	gering	gering	mittel	lateral: mittel	
		caudal	gering	gering	mittel	medial: gering	
		dorsal	mittel	gering	mittel		
		ventral	mittel	mittel	gering		
		lateral	mittel	mittel	gering		
		medial	gering	gering- mittel	gering		
			○ ○ lateral				
SAC	negativ- sehr gering	SGC-nah : mittel zentral : sehr gering SGP-nah : mittel				negativ-sehr gering	
SGP	lateral:gering medial:mittel	lateral : gering medial : hoch (immunarmer Streifen umgibt Ventrikel)				gering-mittel	
		○ ○ bes. lateral u.medial					

Ergebnisse

GLV (Nervus opticus- und Tectum opticum-Projektionsareal)

GLV	NPY	SP	VIP
Kern	peripheres $\frac{1}{3}$ TrO-nah: hoch innere $\frac{2}{3}$: mittel	innerer Randbereich: grob-körnige Markierungen (sagittal: negativ)	negativ-sehr gering
Umgebung	gering-mittel	negativ-sehr gering	negativ-sehr gering

ROT/T (Tectum opticum-Projektionsareal, Projektion zum Ectoatrium)

ROT	NPY	SP	VIP	T	NPY	SP	VIP
Kern	negativ	negativ	negativ	Kern	negativ	negativ	negativ
Umgebung	mittel ●● <i>zahlreich</i> <i>rostral, lateral</i> <i>und ventral am</i> <i>Kernrand</i>	sehr gering-gering	sehr gering-mittel	Umgebung	mittel	sehr-gering-gering dorso-medial: gering	sehr gering

DLP (Tectum opticum-Projektionsareal, Projektion zum caudalen Neostriatum)

DLP	NPY	SP	VIP
Kern	gering-mittel	negativ	negativ
Umgebung	gering-mittel lateral: mittel medial: gering	mittel-hoch (bilden Rahmen) lateral und rostrolateral: hoch	sehr gering

SPT (Tectum opticum-Projektionsareal, Projektion zum ROT)

PT (Tectum opticum-Projektionsareal, Projektion zu SGFS d)

SPT	NPY	SP	VIP	PT	NPY	SP	VIP
Kern	negativ	negativ	negativ	Kern	negativ	negativ	negativ
Umgebung	sehr gering-gering lateral und ventral: gering medial: sehr gering	negativ	sehr gering-mittel lateral, ventral und rostral: mittel medial: sehr gering	Umgebung	<i>sehr gering-mittel</i> dorsales $\frac{1}{3}$: mittel (bilden Rahmen) ventrolateral: gering ventromedial: sehr gering	<i>sehr gering-mittel</i> dorsales $\frac{1}{3}$: mittel (bilden Rahmen) ventral: sehr gering (frontal: sehr gering)	<i>sehr gering-mittel</i> dorsal, lateral und rostral: mittel (bilden Rahmen)

IO (Tectum opticum-Projektionsareal, Zentrifugales System)

IO	NPY	SP	VIP
Kern	gering-mittel	negativ	negativ
Umgebung	gering-mittel	mittel-sehr hoch (bilden Rahmen) (sagittal: gering)	sehr gering-gering medial: gering lateral: sehr gering

Schwächere Tectum opticum-Projektionsareale

Ipc/lmc (Projektion zurück zum TO)

Ipc	NPY	SP	VIP	lmc	NPY	SP	VIP
Kern	negativ	negativ	negativ	Kern	negativ	negativ	negativ
Umgebung	sehr gering	sehr gering	sehr gering	Umgebung	sehr gering	sehr gering	sehr gering

SLu (Projektion zurück zum TO)

ICo (Verbindung zum Respirationssystem)

SLu	NPY	SP	VIP	ICo	NPY	SP	VIP
Kern	gering	negativ	negativ	Kern	gering (horizontal: peripher zu- nehmend)	hoch- sehr hoch ○ ○ einige	gering-mittel
Umgebung	sehr gering	sehr gering-mittel rostral und medial: mittel	sehr gering	Umgebung	mittel MLd: negativ	hoch- sehr hoch MLd: negativ	gering-mittel MLd: negativ ● <i>vereinzelt ventral und caudal am Kernrand</i>

LM (Projektion zu TO und nMOT)

VLT (Projektion zurück zum TO)

LM	NPY	SP	VIP	VLT	NPY	SP	VIP
Kern	hoch	negativ	negativ (sagittal: vereinzelt)	Kern	gering - mittel	negativ	negativ
Umgebung	GLdp: mittel TO:s.o.	GLdp: negativ TO: s.o. ventral zum SGC hin: mittel	GLdp: dorsal: negativ ventral: sehr gering TO: s.o.	Umgebung	GLV: s.o. FPL: negativ AL: negativ	GLV: s.o. FPL: negativ AL :positive Faserzüge	GLV: s.o. FPL: negativ AL: negativ

Kerngebiete, die zum TO projizieren

AOP (Nervus opticus-Projektionsareal)

PD (Nervus opticus-Projektionsareal)

AOP	NPY	SP	VIP	PD	NPY	SP	VIP
Kern	mittel-hoch	gering-mittel ○ <i>vereinzelt</i>	sehr gering	Kern	gering	gering	mittel-hoch ● <i>vereinzelt</i>
Umgebung	TIO, TSM: negativ DLP: s.o. PT:s.o.	TIO, TSM: negativ DLP: s.o. PT:s.o.	<i>gering- mittel</i> TIO, TSM: negativ DLP: s.o. PT:s.o.	Umgebung	PT:s.o. ROT und Umgebung: s.o.	PT:s.o. ROT und Umgebung: s.o.:	PT:s.o. ROT und Umgebung: s.o.

(nMOT Güntürkün und Karten 1991) (Nervus opticus-Projektionsareal)

nMOT	NPY	SP	VIP
Kern	mittel ● ● <i>zahlreich, rostral, ventral und lateral</i>	sehr gering	sehr gering

Ergebnisse

Umgebung	sehr gering ROT: negativ	sehr gering ROT: negativ	sehr gering ROT: negativ
----------	-----------------------------	-----------------------------	-----------------------------

SPL	NPY	SP	VIP	TPc	NPY	SP	VIP
Kern	negativ	negativ	negativ	Kern	sehr gering	sehr gering	gering ●● <i>einige</i>
Umgebung	dorsal: gering-mittel übriger Bereich: sehr gering	dorsorostral: mittel übriger Bereich: negativ- sehr gering	lateral: mittel (bilden Rahmen) übriger Bereich: negativ- sehr gering	Umgebung	sehr gering	<i>sehr gering- hoch</i> medial: hoch (bilden Rahmen) rostral und ventral: gering-mittel	sehr gering- gering ●● <i>zahlreich, breit verstreut im gesamten Tegmentum</i>

4.1.2.2. Immunreaktionen in und um Zentren der thalamofugalen Bahn in Di- und Mesencephalon (Schema Seite 6)

OPT (Nervus opticus-Projektionsareal) **(LA+DLA)**

DLA (Projektion zum visuellen Wulst)

LA	NPY	SP	VIP	DLA	NPY	SP	VIP
Kern	gering-mittel	negativ sagittal: gering	negativ sagittal: sehr gering	Kern	rostral u. lateral im Randgebiet: gering-mittel sonst: vereinzelt	rostral u. lateral im Randgebiet: gering sonst: negativ	negativ- sehr gering
Umgebung	mittel ●● <i>zahlreich</i>	sehr gering- mittel dorsal: mittel	gering	Umgebung	SPC:s.u.	SPC:s.u.	SPC:s.u.

SPC (Nervus opticus-Projektionsareal, Projektion zum visuellen Wulst)

SPC	NPY	SP	VIP
Kern	sehr gering	rostral: sehr gering caudal: gering	vereinzelt (horizontal: negativ)
Umgebung	gering-mittel rostral: gering lateral, caudal: mittel	hoch (bilden medialen und caudalen Rahmen)	gering-mittel rostral: gering lateral, caudal: mittel

4.1.2.3. Immunreaktionen in und um Zentren der akzessorischen Bahn in Di- und Mesencephalon (Schema Seite 8)

nBOR (Nervus opticus-Projektionsareal)**LM** (Nervus opticus-Projektionsareal)

nBOR	NPY	SP	VIP	LM	NPY	SP	VIP
Kern	mittel ● ● <i>einige dorsal</i>	negativ	negativ	Kern	hoch	negativ	negativ
Umgebung	mittel	negativ	negativ-lateral:gering ● ● <i>lateral</i> <i>zahlreich</i>	Umgebung	GLdp: mittel TO: s.o.	GLdp: negativ TO: s.o. ventral: zum SGC hin: mittel	GLdp: dorsal: negativ ventral: sehr gering TO: s.o.

TO (Nervus opticus-Projektionsareal)

TO
Siehe Zentren der tectofugalen Bahn

4.1.3. Fotografische Darstellung der Ergebnisse

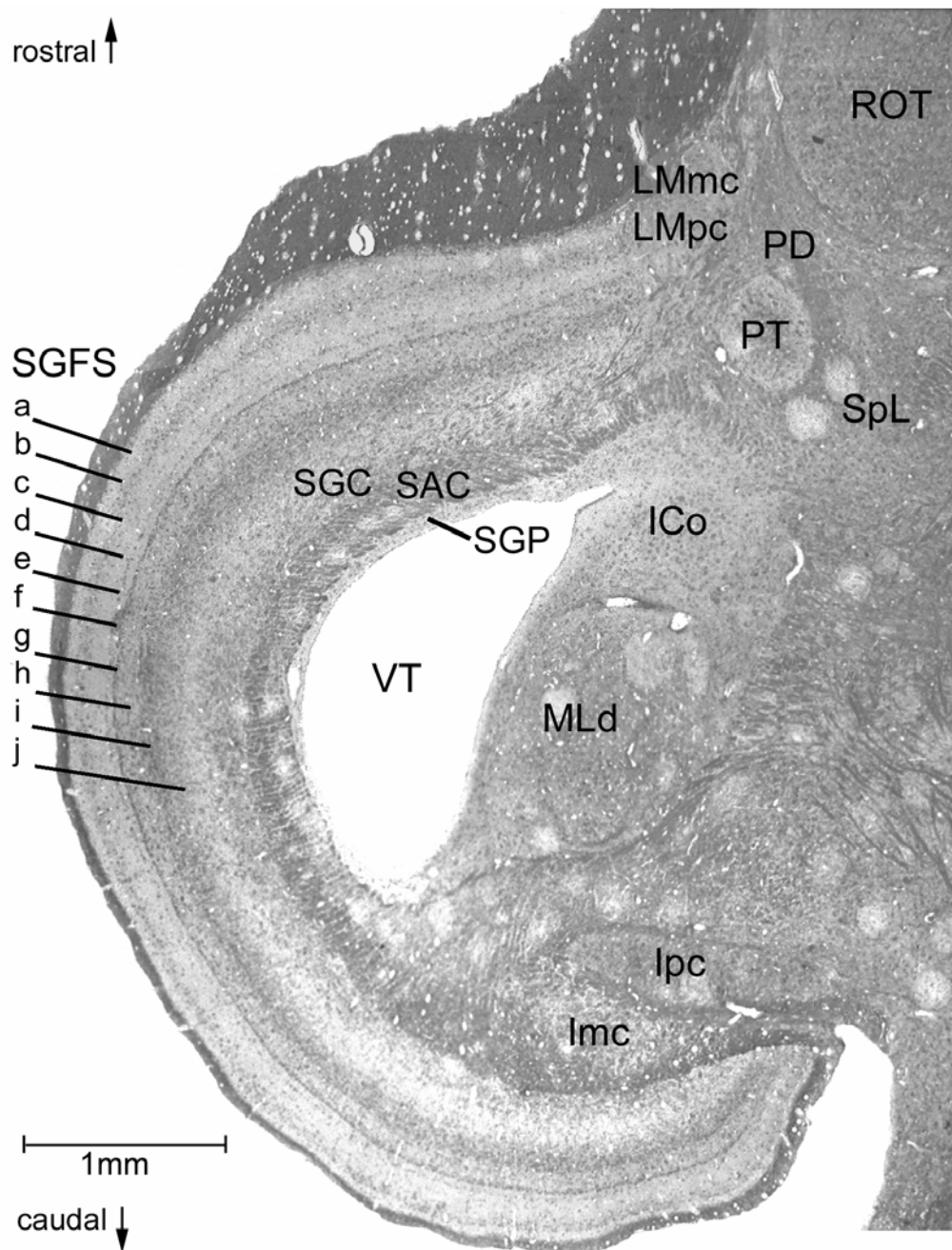


Abb.4.32: Linkes Tectum opticum in der Übersichtsfärbung nach Klüver und Barrera in horizontaler Schnittebene; 3,36 mm ventral des dorsalen Tectumpols. Der Schnitt liegt in einer Ebene zwischen Abb.4.4 und Abb.4.5.

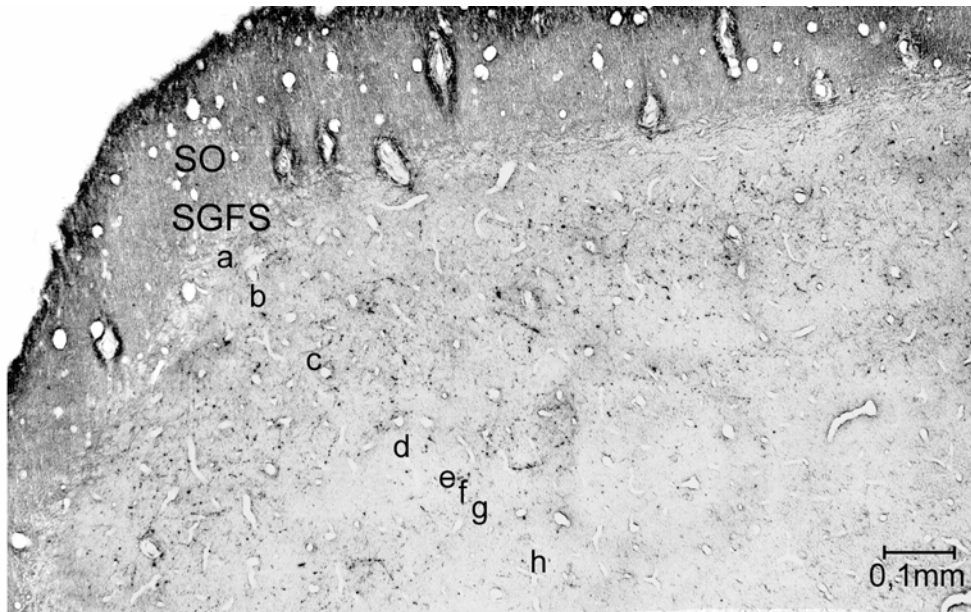


Abb.4.33: NPY-immunreaktive Fasern in den äußeren Tectumschichten; horizontal; 1,58 mm ventral des dorsalen Tectumpols. Der Schnitt liegt etwa in der Ebene der Abb.4.2.

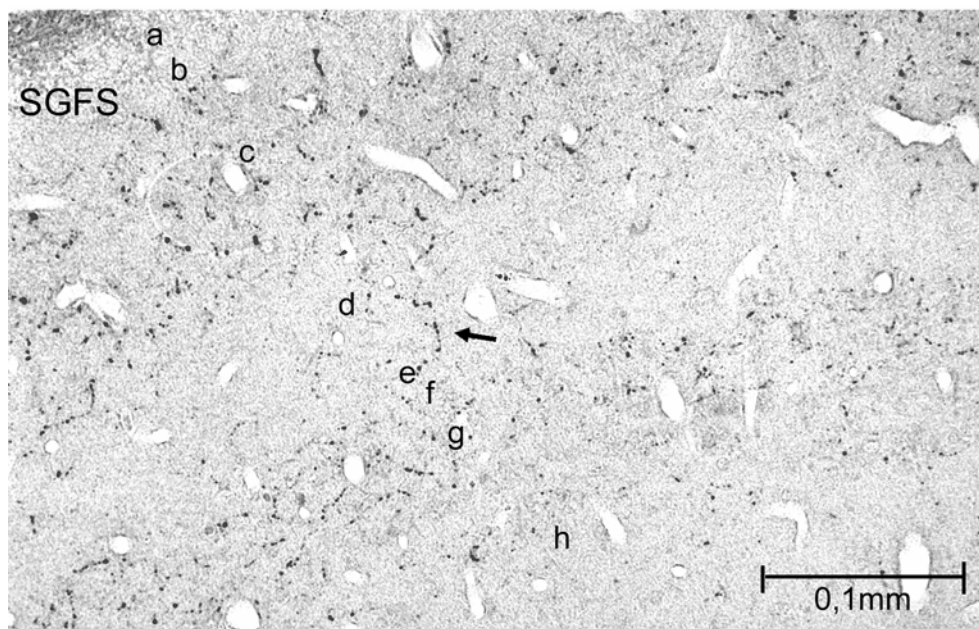


Abb.4.34: In Schicht d des SGFS fallen einige NPY positive Faserzüge mit radialem Verlauf auf (Pfeil); horizontal; 1,58 mm ventral des dorsalen Tectumpols. Der Schnitt liegt etwa in der Ebene der Abb.4.2.

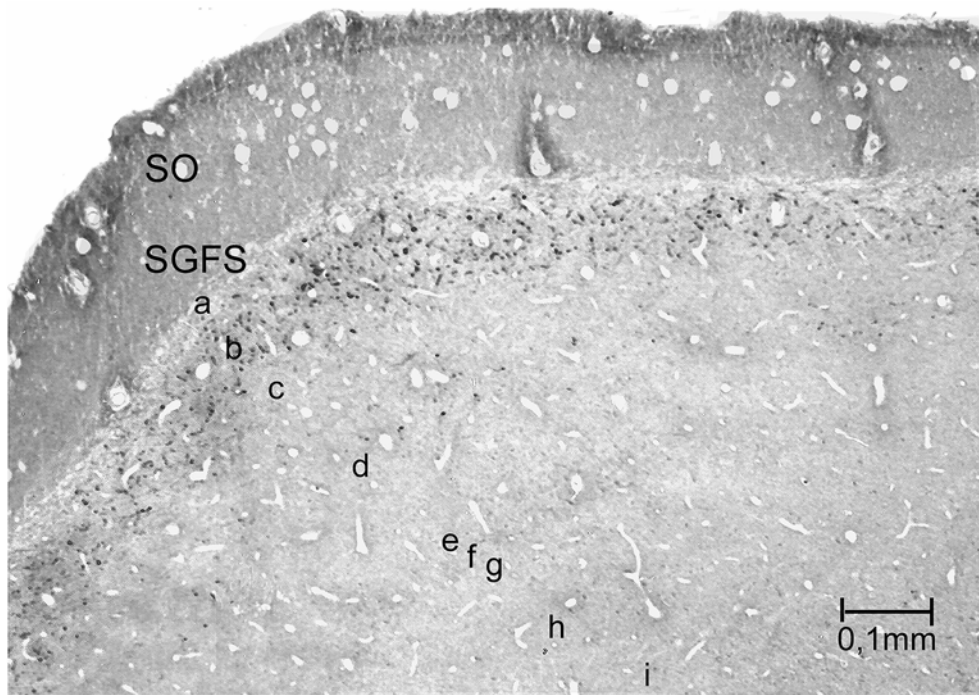


Abb.4.35: SP-immunreaktive Fasern in den äußeren Tectumschichten; horizontal; 1,38 mm ventral des dorsalen Tectumpols. Der Schnitt liegt in einer Ebene dorsal der Abb.4.2.

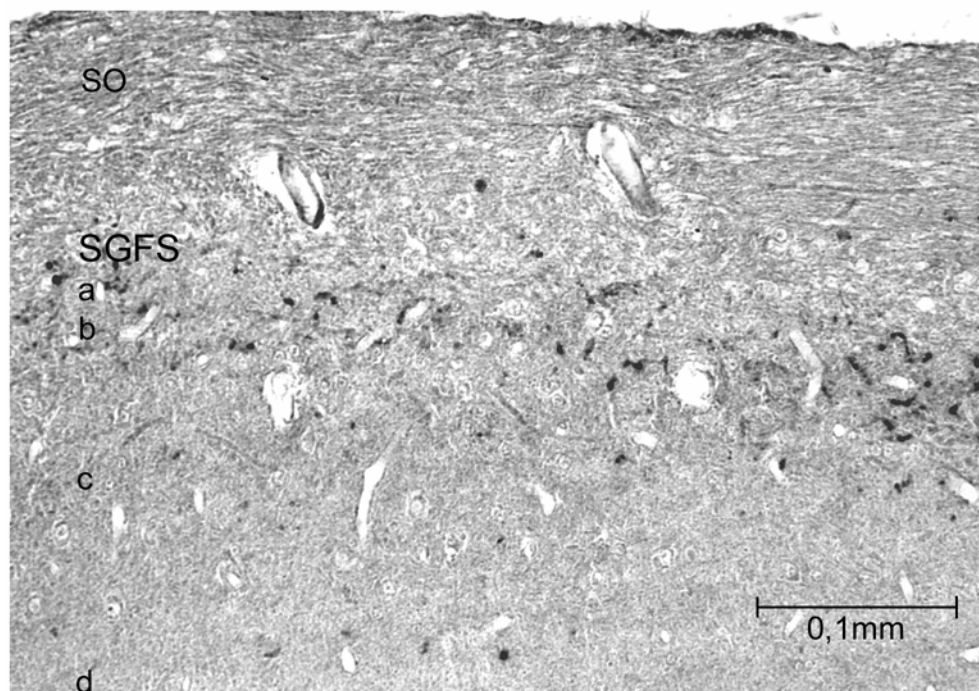


Abb.4.36: Die SP-immunreaktiven Markierungen in den Schichten a und b des SGFS sind besonders grobkörnig; sagittal; 3,80 mm medial des lateralen Tectumpols. Der Schnitt liegt etwa in der Ebene der Abb.4.27.

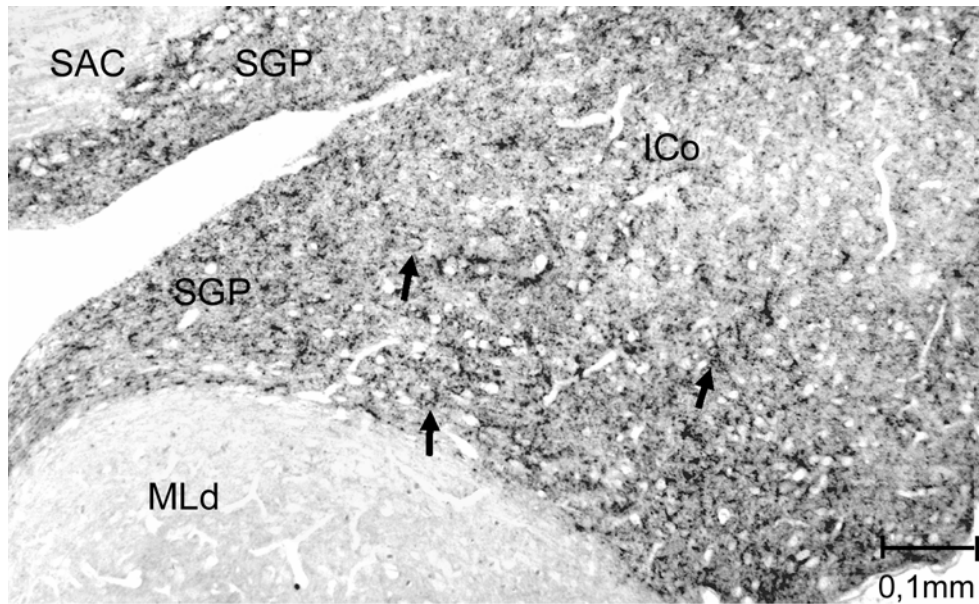


Abb.4.37: SP-immunreaktive Fasern in den tiefen Tectumschichten und im ICo. Zahlreiche immunnegative Perikaryen werden von immunpositiven Markierungen umwoben (Pfeile); horizontal; 3,00 mm ventral des dorsalen Tectumpols. Der Schnitt liegt etwa in der Ebene der Abb.4.4.

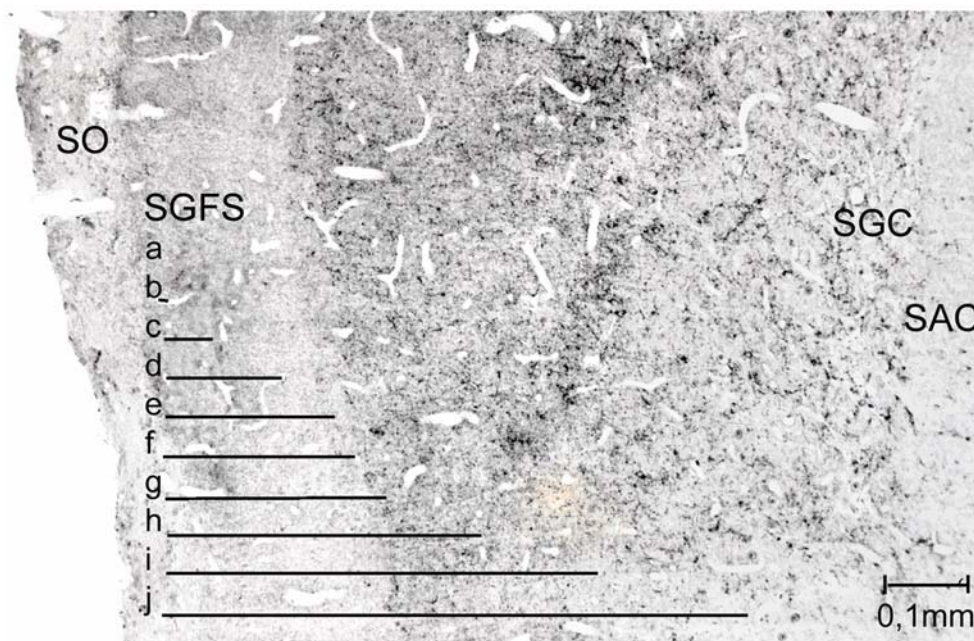


Abb.4.38: VIP-immunreaktive Fasern in den Tectumschichten; horizontal; 1,59 mm ventral des dorsalen Tectumpols. Der Schnitt liegt etwa in der Ebene der Abb.4.2.

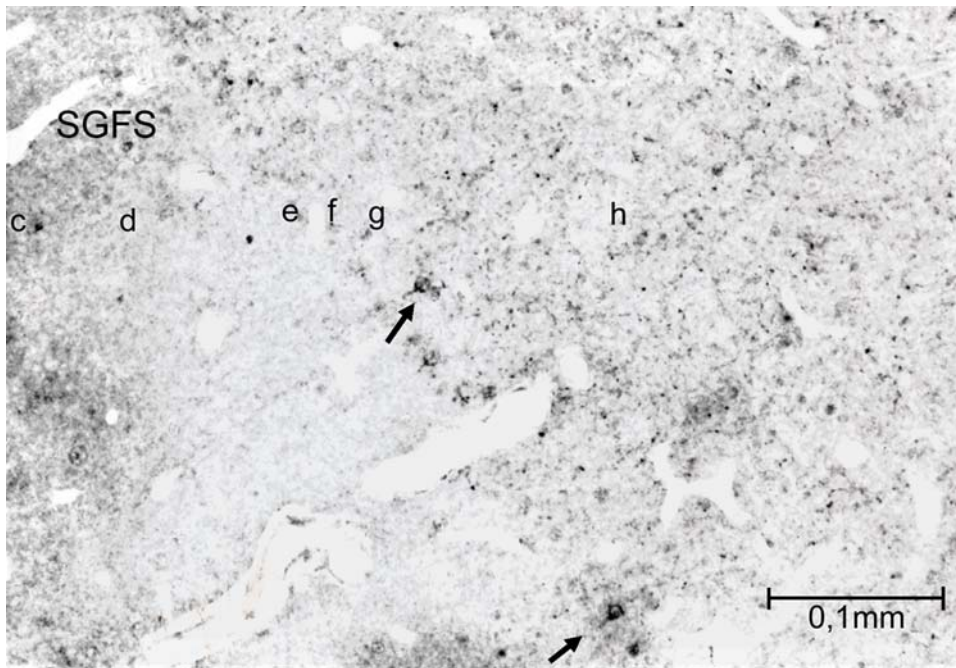


Abb.4.39: VIP positive Markierungen, die negative Perikaryen umgeben (Pfeile), kommen in Schicht g des SGFS bemerkenswert gleichmäßig angeordnet vor. Von diesen umwobenen Perikaryen ausgehend lassen sich häufig Immunreaktionen faserförmig zur Peripherie hin verfolgen; horizontal; 3,90 mm ventral des dorsalen Tectumpols. Der Schnitt liegt etwa in der Ebene der Abb.4.5.

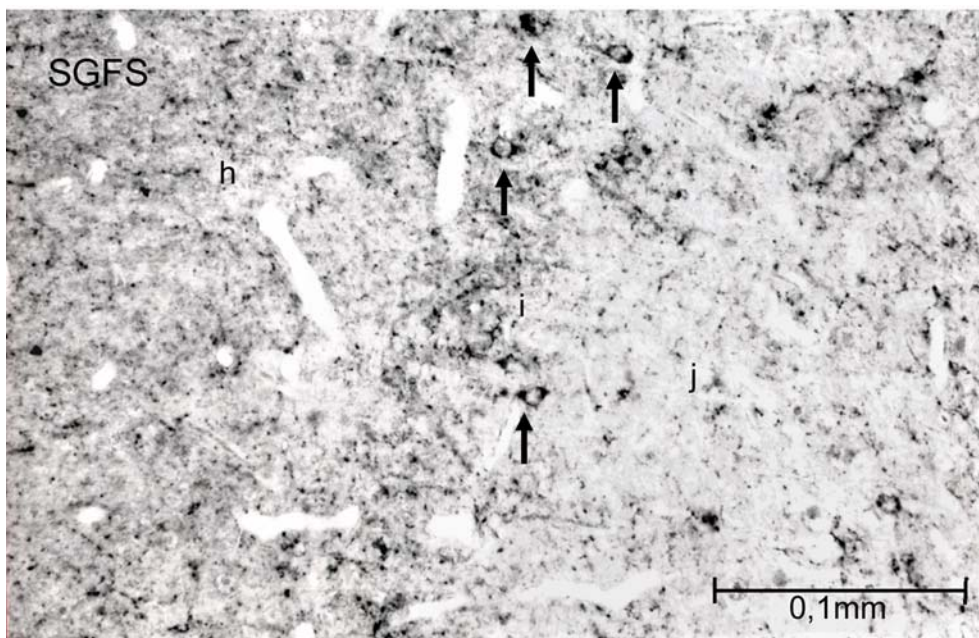


Abb.4.40: Von VIP positiven Markierungen umgebene Perikaryen in Schicht i des SGFS (Pfeile); horizontal; 1,59 mm ventral des dorsalen Tectumpols. Der Schnitt liegt etwa in der Ebene der Abb.4.2.

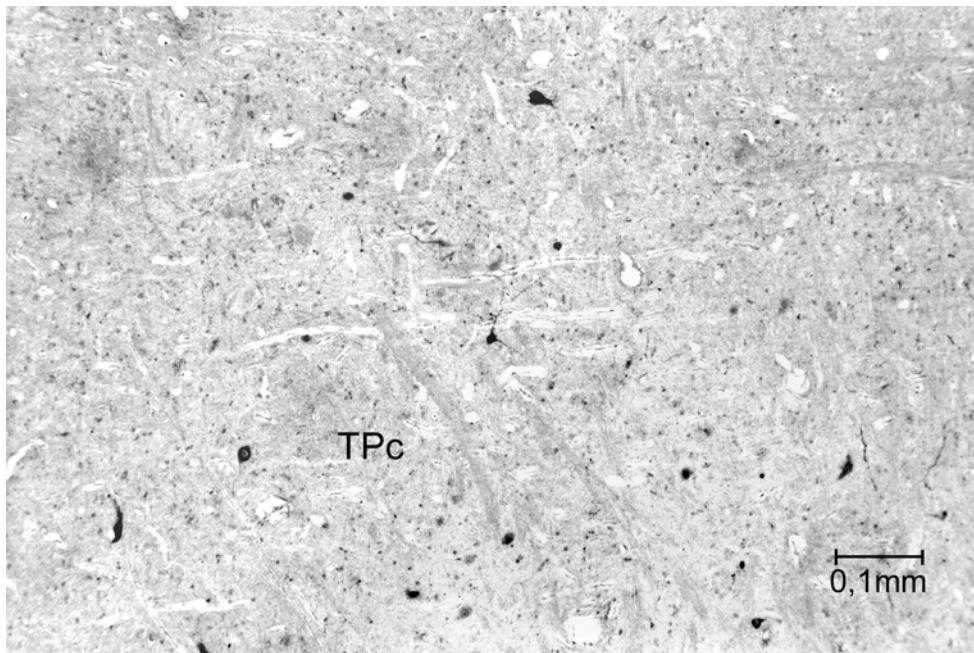


Abb.4.41: VIP-immunreaktive Perikaryen und Fortsätze im zentralen Tegmentum; horizontal; 3,90 mm ventral des dorsalen Tectumpols.
Der Schnitt liegt etwa in der Ebene der Abb.4.5.

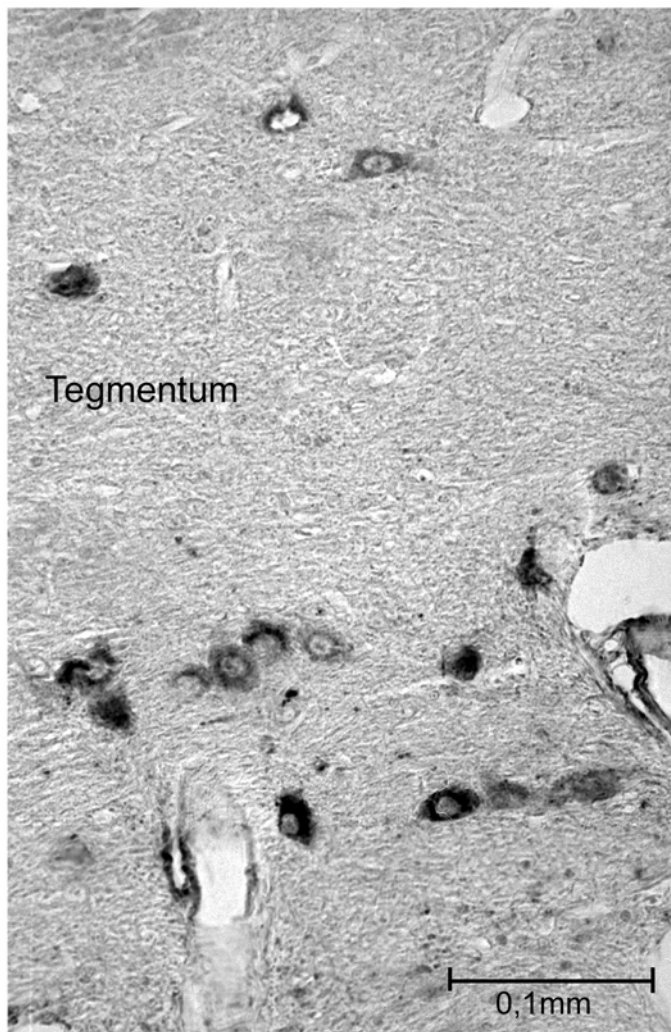


Abb.4.42:
VIP-immunreaktive Perikaryen und Fortsätze lateral des nBOR; sagittal; 5,10 mm medial des lateralen Tectumpols.
Der Schnitt liegt in einer Ebene zwischen Abb.4.29 und Abb.4.30.

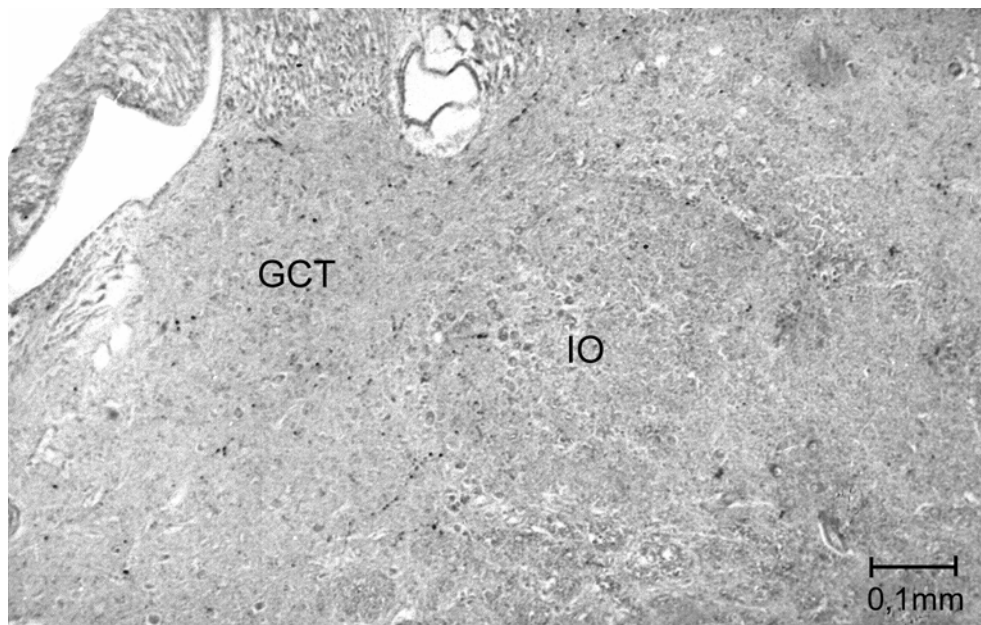


Abb.4.43: NPY-immunreaktive Fasern am und im rechten IO; frontal;
4,92 mm caudal des rostralen Tectumpols.
Der Schnitt liegt etwa in der Ebene der Abb.4.19.

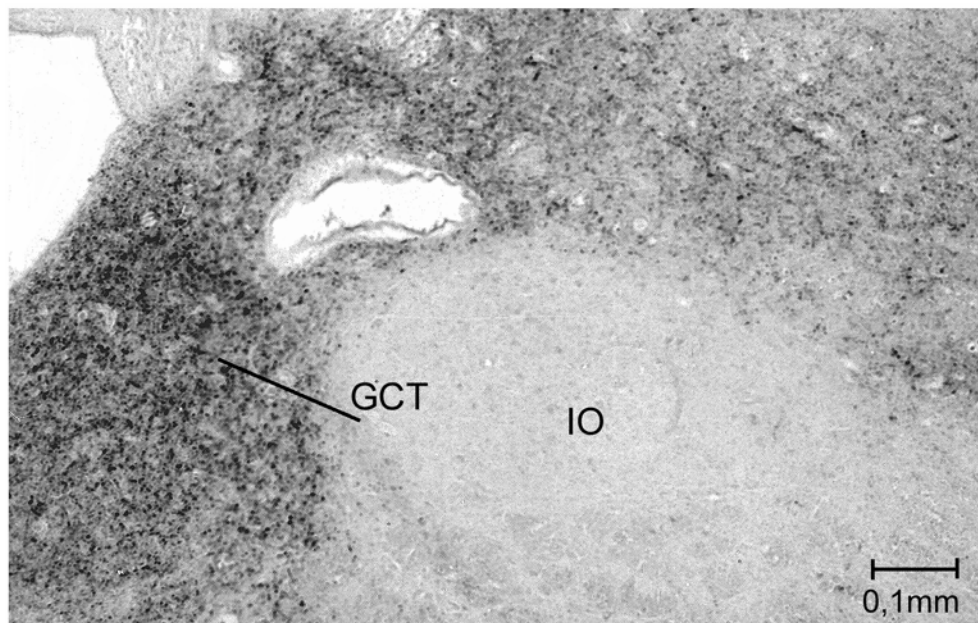


Abb.4.44: SP-immunreaktive Fasern am rechten IO; frontal;
4,91 mm caudal des rostralen Tectumpols.
Der Schnitt liegt etwa in der Ebene der Abb.4.19.

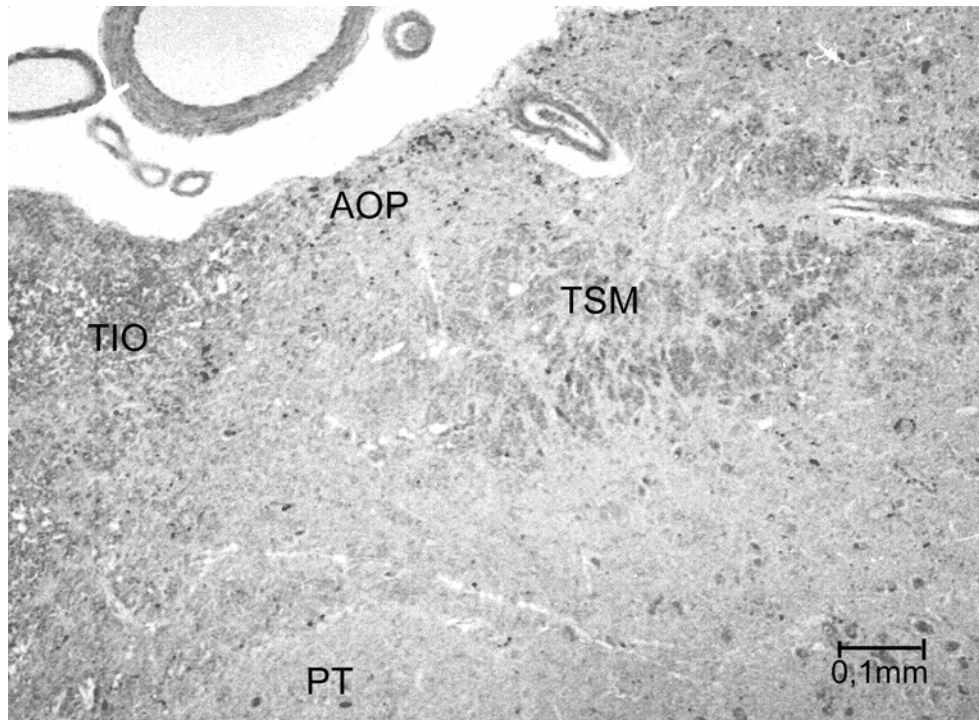


Abb.4.45: Einige NPY-immunreaktive Fasern lassen sich in der AOP beobachten; frontal; 1,82 mm caudal des rostralen Tectumpols. Der Schnitt liegt etwa in der Ebene der Abb.4.15.

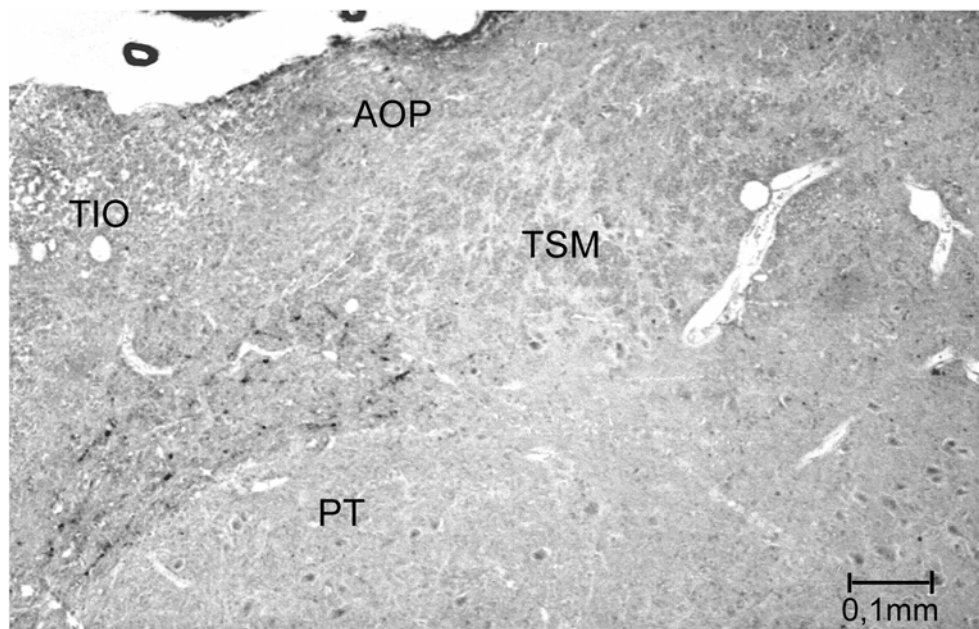


Abb.4.46: VIP-immunreaktive Fasern bilden einen breiten dorsolateralen Rahmen um den PT. Vereinzelt punktförmige Markierungen kommen auch in der AOP vor; frontal; 1,83 mm caudal des rostralen Tectumpols. Der Schnitt liegt etwa in der Ebene der Abb.4.15.

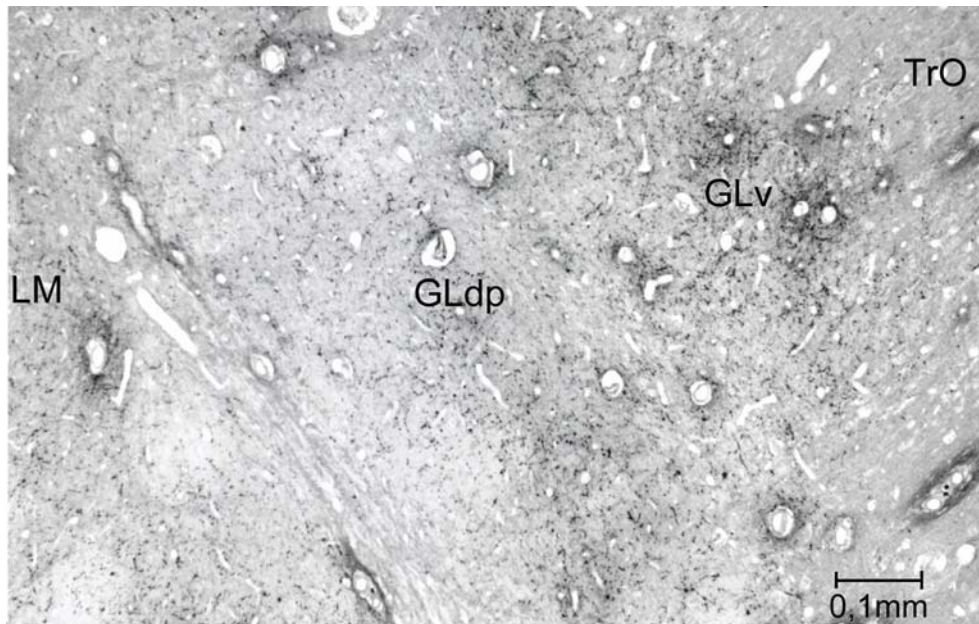


Abb.4.47: NPY-immunreaktive Fasern in GLv und GLdp; horizontal; 5,82 mm ventral des dorsalen Tectumpols. Der Schnitt liegt etwa in der Ebene der Abb.4.9.

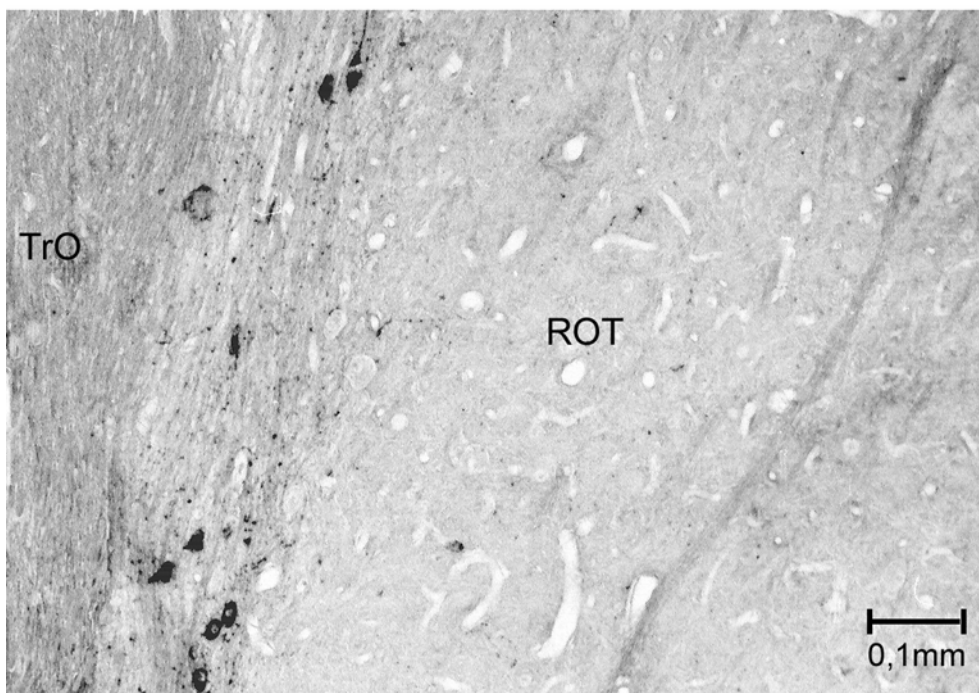


Abb.4.48: NPY-immunreaktive Perikaryen und Fortsätze um den ROT; horizontal; 3,36 mm ventral des dorsalen Tectumpols. Der Schnitt liegt in einer Ebene zwischen Abb.4.4 und Abb.4.5.

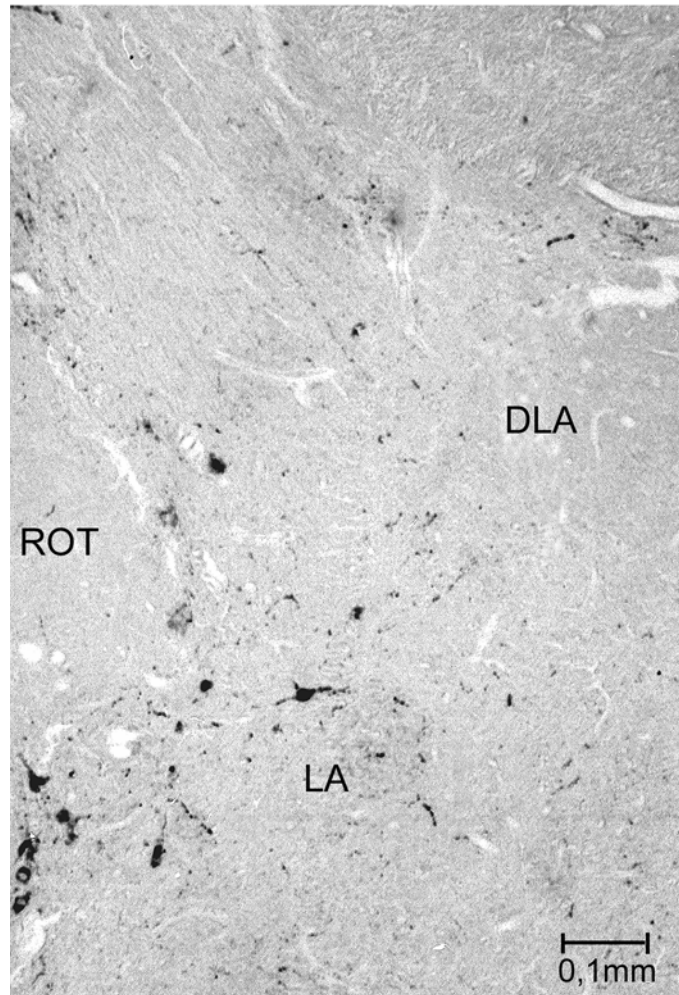


Abb.4.49: NPY-immunreaktive Perikaryen und Fortsätze im rostralen Thalamus; sagittal; 4,60 mm medial des lateralen Tectumpols.
Der Schnitt liegt in einer Ebene zwischen Abb.4.28 und Abb.4.29.

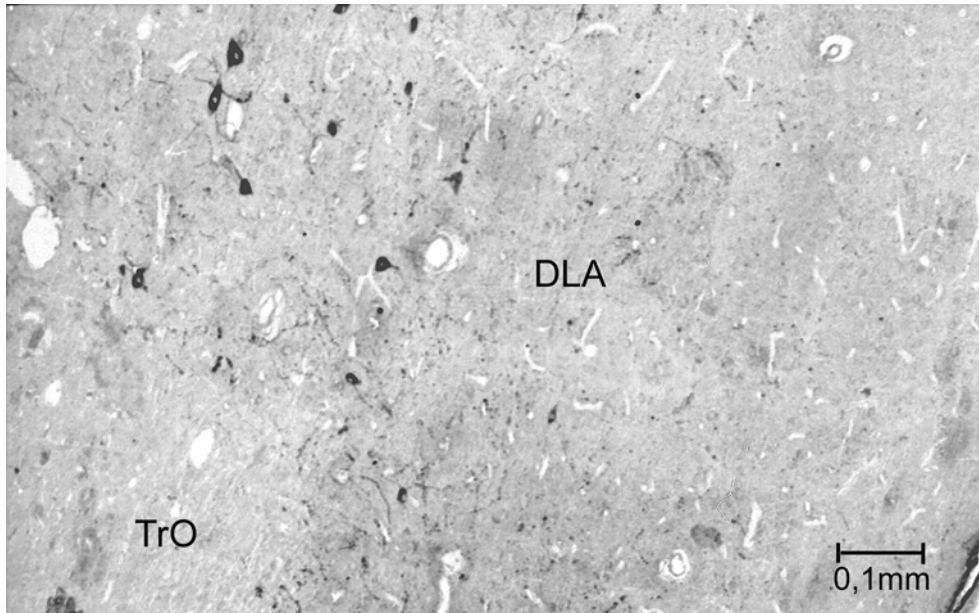


Abb.4.50: NPY-immunreaktive Perikaryen und Fortsätze im lateralen Thalamus; sagittal; 3,82 mm medial des lateralen Tectumpols. Der Schnitt liegt etwa in der Ebene der Abb.4.27.

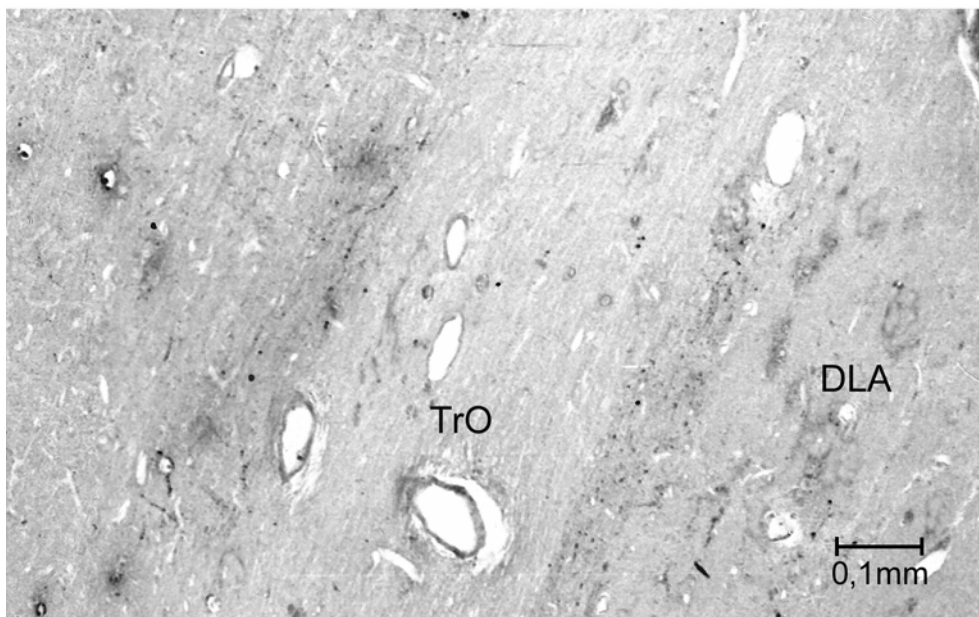


Abb.4.51: SP-immunreaktive Fasern im lateralen Thalamus; sagittal; 3,81 mm medial des lateralen Tectumpols. Der Schnitt liegt etwa in der Ebene der Abb.4.27.

5. Diskussion

5.1. Diskussion der untersuchten Tiere

Bei der Untersuchung und Beurteilung der funktionellen und phylogenetischen Bedeutung des aviären visuellen Systems müssen auch die Unterschiede zwischen den einzelnen Vogelarten berücksichtigt werden. So spiegeln sich die verschiedenen Bedürfnisse tag- und nachtaktiver Vögel oder im Flug jagender und körnerfressender Tiere sowohl in der anatomischen Lage der Augen als auch in der Entwicklung der Kerngebiete und Ausprägung funktioneller Pfade im Gehirn wieder (Hirschberger 1971). Das in dieser Studie untersuchte Haushuhn *Gallus gallus domesticus* ist ein geeigneter Vertreter der lateraläugigen, bodenpickenden Vögel, wobei aber auch unter diesen Arten noch kleinere Unterschiede bestehen.

Da die Neuropeptide in Regulationskreise eingebunden sind, die sensibel auf alle Einflüsse reagieren können (Bläher 1983), dient eine artgerechte und möglichst naturnahe Haltung neben tierschützerischen Aspekten auch der Beurteilung physiologischer Zusammenhänge. Daher wurden die aus Naturbrut in Freilandhaltung stammenden Araukaner Mischlingshähne unter natürlichen Licht- und Witterungsverhältnissen in Volieren mit ausreichend Platz zum Scharren und höhergelegenen Sitzmöglichkeiten sowie ständigem Kontakt zu Artgenossen gehalten.

Bewußt wurde in dieser Studie auf eine vorherige Behandlung mit Colchizin verzichtet. Die intracerebroventrikuläre Injektion von Colchizin 24-48 h. vor Tötung der Tiere führt durch Hemmung der Polymerisation von Tubulin zu Mikrotubuli zu einer Hemmung des axonalen Transports und dadurch zu einer Ansammlung der Neuropeptide in den Perikaryen. Dadurch wird aber die Darstellung der Projektionen verschleiert. Der Einfluß der Streßsituation während des Eingriffes und Schmerzreaktionen nach der Applikation sprechen ebenfalls gegen diese Methode.

5.2. Diskussion der Methoden

5.2.1. Herstellung der Gewebeschnitte

Narkose:

Für einen optimalen Vergleich zwischen den Versuchstieren wurde die Vorbereitung der Hähne so weit wie möglich standardisiert. Nach der ruhigen Herausnahme der Tiere zwischen 8.00 und 10.00 Uhr morgens erfolgte die sofortige Narkose mit dem jeweils gleichen Narkotikum (Tilet). Dennoch kann natürlich ein gewisser Einfluß auf die Neuropeptidsysteme durch die Handhabung der Tiere nicht ausgeschlossen werden.

Transkardiale Perfusion und Immersionsfixierung:

Grundvoraussetzungen aller folgenden Schritte zur Herstellung der Gewebeschnitte sind Stabilität und Haltbarkeit des Gewebes mit Erhaltung der zytoarchitektonischen Strukturen, eine möglichst geringe Schrumpfrate und die Erhaltung der gewebeständigen nachzuweisenden Neuropeptide.

Für das Hirngewebe hat sich die intrakardiale Perfusionsfixierung (Griffith 1993) als geeignet erwiesen. Die Art der Fixierlösung ist abhängig von den angewandten Antiseren. Für die hier zum Einsatz kommenden Antiseren gegen SP, NPY und VIP

erfüllt die gewählte transkardiale Perfusion mit Bouinscher Lösung und anschließender Immersionsfixierung mit Bouin Holland Sublimat die geforderten Voraussetzungen. Auch eine transkardiale Perfusion mit einem Alkohol- Formol- Gemisch, dem für die Immersionsfixierung Eisessig zugesetzt wird, ergibt eine vergleichbare Darstellung der Neuropeptide in der späteren immunzytochemischen Färbung. Die bessere Gewebestrukturerhaltung mit geringerer Schrumpfrate bei der Fixierung mit Bouinscher Lösung und Bouin Holland Sublimat führte zur Wahl dieser Methode (Romeis 1969). Durch den für die Perfusion benötigten Flüssigkeitsdruck sind die Ventrikel im Schnittbild geweitet.

Auswaschung und Paraffineinbettung:

Das darauf folgende Auswaschen mit Phosphatpuffer und die Schritte der Paraffineinbettung haben sich ebenfalls als unschädlich für Gewebestrukturen und Neuropeptide erwiesen.

Schneiden des Gewebes und Anfertigung der Objektträger:

Die Herstellung von Schnittserien, bei denen die 6 jeweils im Präparat benachbarten Scheiben auf unterschiedlichen Objektträgern plziert werden, bietet die Möglichkeit, aufeinanderfolgende Gewebeschnitte unterschiedlichen Behandlungen zu unterziehen und so ein enges Hirnareal, unter Umständen sogar eine Zelle, mit verschiedenen Färbemethoden beurteilen zu können.

5.2.2. Färbung der Gewebeschnitte

5.2.2.1. Übersichtsfärbung nach Klüver und Barrera

Für die zytoarchitektonische Differenzierung innerhalb des Nervengewebes ist die Färbung von Klüver und Barrera die Methode der Wahl. Die Blaufärbung der myelinisierten Fasern entsteht durch die hohe Affinität des Farbstoffes Luxol- Fast-Blue (ein Kupferphthalozyanin) zu dem Neurokeratin der Markscheiden. Nichtmyelinisierte Fasern erscheinen grün. Während der Gegenfärbung mit Kresylviolett werden die Nissl-Schollen (rauhes endoplasmatisches Reticulum) der Zellkörper markiert. Dadurch heben sich die Perikaryen in einem leuchtenden Violett von ihrer Umgebung ab.

Diese Gegenfärbung der Zellkörper mit Kresylviolett bietet auch bei Präparaten mit immunzytochemischen Färbungen eine gute histologische Orientierungshilfe. Dazu werden die Schritte V und VI der Differenzierungsfärbung nach Klüver und Barrera vor den Schritt VIII der ABC- Markierung nach Hsu eingefügt.

5.2.2.2. Immunzytochemische Färbung

Grundlagen

Bei allen immunzytochemischen Enzymmethoden wird der Immunkomplex, der aus dem gewebeständigen Antigen und dem zugeführten spezifischen Antikörper entstanden ist, in einer enzymatischen Reaktion sichtbar gemacht (siehe Vandesande 1979).

Folgende Voraussetzungen müssen dabei beachtet werden:

1. Die Spezifität des Antikörpers muß gewährleistet sein, das heißt, der Antikörper bindet ausschließlich an das zu untersuchende Antigen. Die Erkennung des Antigens erfolgt über bestimmte Aminosäuresequenzen, den antigenen Determinanten oder Epitopen. Verschiedene Proteine können gleiche antigene

Determinanten besitzen und so zu Kreuzreaktionen führen. Hierin liegt die Bedeutung von Kontrollreaktionen.

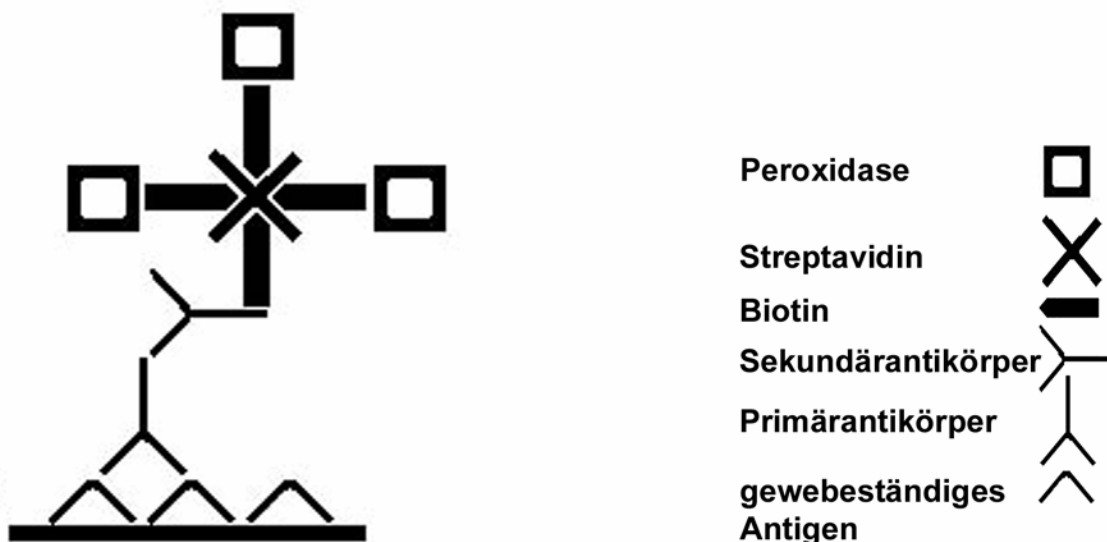
2. Das gewebeständige Antigen muß erhalten bleiben und seine antigene Determinante für den Antikörper zugänglich sein.
3. Der entstehende Immunkomplex muß eine hohe Stabilität aufweisen.
4. Das Mengenverhältnis zwischen Antigen und Antikörper muß beachtet werden.
5. Inkubationszeit und Temperatur müssen optimiert sein.

ABC-Markierung nach Hsu (1981)

1. Ein spezifischer Primärantikörper bindet an das gewebeständige Antigen. Das Primäntiserum wird hierfür in einer hohen Verdünnung zugeführt, damit sich beide Fab-Fragmente des Immunglobulins an das Antigen binden.

2. Ein biotinylierter Sekundärantikörper wird als Brückenmolekül an den Primärantikörper gebunden.

3. Ein Avidin-biotinylierter Peroxidasekomplex bindet an das Biotin des Sekundärantikörpers



4. Nach Zugabe von DAB als Chromogen und H_2O_2 katalysiert die Peroxidase die oxidative Umsetzung des DAB und des H_2O_2 in einen unlöslichen Farbkomplex.

Vorteile der ABC- Methode nach Hsu (1981) gegenüber anderen Enzymmethoden

Die ABC- Methode ist eine indirekte unkonjugierte Antikörper- Enzym- Methode. Bei der direkten enzymkonjugierten Methode wird das antigenhaltige Gewebe mit einem enzymkonjugierten spezifischen Primärantikörper inkubiert, während bei der indirekten Methode zunächst der spezifische Primärantikörper aus Spezies A und erst in einem weiteren Schritt der enzymkonjugierte Sekundärantikörper aus Spezies B zugeführt wird. Die Empfindlichkeit der indirekten Methode liegt etwa um das 10 fache höher als die der direkten (Vandesande 1979).

Außerdem kann der enzymkonjugierte Sekundärantikörper, der aus einem Versuchstier B stammt und gegen die Antikörper des Versuchstieres A gerichtet ist, bei verschiedenen spezifischen Antikörpern des Versuchstieres A eingesetzt werden und der Markierung unterschiedlicher Antigene dienen.

Ein Problem bei dieser Methode besteht allerdings in der Enzymkonjugation. Zum einen kann es bei der Bindung des Enzyms zu Aktivitätsverlusten des Antikörpers kommen und zum anderen lassen sich konjugiertes und nicht konjugiertes IgG schwer auftrennen, so daß es durch Bindung von nicht konjugierten Antikörpern zu falschen Ergebnissen kommen kann. Deshalb wurden verschiedene unkonjugierte Enzymmethoden entwickelt.

Bei der PAP- Methode nach Sternberger (1970) wird an das freie Fab- Fragment des Sekundärantikörpers ein stabiler Peroxidase- Antiperoxidasekomplex gebunden. Wichtig ist hierbei eine hohe Konzentration des sekundären Antiserums, damit sich das Immunglobulin nur mit einem Fab- Fragment an den primären Antikörper bindet und ein Fab- Fragment für den PAP- Komplex frei bleibt. Die schließlich von Hsu (1981) entwickelte ABC- Methode nutzt die äußerst hohe Affinität von Avidin und Biotin, die die Bindung des biotinylierten Peroxidase Avidin Komplexes nahezu irreversibel macht. Da jedes Avidinmolekül vier Bindungsstellen für Biotin aufweist, kommt es zusätzlich zu einer deutlich höheren Empfindlichkeit, die durch weitere Anlagerung von Avidinmolekülen an die biotinylierte Peroxidase noch potenziert wird. Außerdem wird für die Anlagerung an den biotinylierten Sekundärantikörper kein freies Fab- Fragment benötigt, so daß das Sekundärantiserum in deutlich niedriger Konzentration zugeführt werden kann.

Primärantiseren

Es wurden polyklonale Antikörper vom Kaninchen gegen SP, VIP und NPY verwendet. Während das Antiserum gegen NPY von Amersham (Großbritannien) stammt, wurden die Antiseren gegen SP und VIP in institutseigenen Kaninchen hergestellt und von Frau Prof Blähser im ELISA gegen mögliche Kreuzreaktionen mit Determinanten anderer Neuropeptide getestet und gegebenenfalls durch Vorbehandlung des Antiserums mittels Festphasenadsorption des betroffenen Antigens an CNBr- aktivierte Sepharose 4B (Pharmacia, Schweden) gereinigt. Die Antiseren enthalten außerdem Antikörper gegen die bei der Herstellung verwendeten Trägerproteine Thyreoglobulin und/oder bovines Serumalbumin. Diese Antikörper werden im Hühnerhirn nicht gebunden.

In Verdünnungsreihen erwiesen sich für die Lichtmikroskopie eine Verdünnung des Primärantiserums gegen SP von 1:5000, gegen VIP von 1:4000 und gegen NPY von 1:7000 als optimal.

Das Antiserum gegen SP zeigte Kreuzreaktion mit AVT- verwandten Determinanten des Neuropeptids im perikaryalen Bereich. Eine Vorbehandlung des Antiserums mit CNBr- aktivierter Sepharose 4B (Pharmacia, Schweden) blockierte die Kreuzreaktion. Geringe Kreuzreaktionen zu den verwandten Tachykininen Neurokinin A und B könnten bestehen, wurden im Vogelgehirn jedoch nicht nachgewiesen.

Prinzipiell lassen sich bei der immunzytochemischen Markierung Kreuzreaktionen, vor allem mit unbekanntem Gewebebestandteilen, nicht vollkommen ausschließen, so daß eigentlich korrekterweise alle in dieser Studie beschriebenen Markierungen als „neuropeptide-like“ Immunreaktionen bezeichnet werden müßten.

Sekundär- und Tertiärantiserum

Der ABC Kit Nr 6101 der Fa. Vector Laboratories (USA) enthält den biotinylierten Sekundärantikörper aus der Ziege gegen Kaninchen IgG und die Bestandteile des biotinylierten Peroxidase- Streptavidin Komplexes. Die Verwendung eines solchen kompletten Kits gewährleistet die gleichbleibende Qualität und optimale Abstimmung der einzelnen Komponenten.

NAS-Verstärkung

Die Zugabe von Nickel-Ammoniumsulfat bei der enzymatischen Ausfällung des Farbkomplexes ergibt eine deutliche Steigerung der Farbintensität und erwies sich gerade bei der dezenten Immunfärbung von VIP im TO als äußerst hilfreich.

Kontrollfärbungen

Eine spezifische immunologische Bindung besteht, wenn der spezifische Antikörper ausschließlich mit dem gewebeständigen Antigen eine Bindung eingeht (Vandesande 1979). Um andere mögliche Bindungen auszuschließen, müssen sowohl die Spezifität des Primärantiserums als auch mögliche unspezifische Bindungen zwischen dem Gewebe und anderen Komponenten des Färbevorganges getestet werden.

Bei der *Antiserumspezifitätskontrolle* wird der spezifische Antikörper durch das entsprechende Sepharose- gekoppelte Antigen blockiert. Kommt es dennoch zu Reaktionen, befinden sich evtl. noch unspezifische Antikörper im Antiserum. Diese Möglichkeit wird in der *Methodenspezifitätskontrolle* geprüft, bei der das Primärantiserum durch eine Pufferlösung ersetzt wird. Entstehen nun Farbreaktionen, müssen sie von Bestandteilen der folgenden Färbeschritte stammen. So kann gewebeendogene Peroxidase, die in Peroxisomen und Erythrozyten vorkommt, mit Hilfe von H_2O_2 das DAB umsetzen. Um die Reaktion der endogenen Peroxidase auszuschalten, können die Schnitte nach dem Entparaffinieren, zwischen den Alkoholwaschungen, mit H_2O_2 (0,4-4%) behandelt werden. Eine unspezifische Bindung des Sekundärantikörpers an gewebeständige Proteine wird durch die Behandlung mit Präimmenserum verhindert. Bei der Kontrolle der *NAS-Verstärkung* müssen Vergleichsschnitte ohne NAS- Zugabe Immunreaktionen in geringerer Intensität aber gleicher Lokalisation aufweisen.

5.3. Diskussion der immunzytochemischen Ergebnisse

5.3.1. Vergleich der eigenen Ergebnisse mit bei anderen Vogelarten beschriebenen Befunden unter Berücksichtigung funktioneller Aspekte

5.3.1.1. Tectofugale Bahn

1) Retina, Tractus opticus und Stratum opticum

Im Tractus opticus und der aus ihm entstehenden äußersten Tectumschicht, dem SO, lassen sich in den in dieser Studie untersuchten Hühnerhirnen bei keinem der drei Neuropeptidsysteme Immunreaktionen erkennen. Daraus darf aber nicht geschlossen werden, daß keines der Neuropeptide an der retinalen Informationsweitergabe an primäre visuelle Zentren beteiligt ist, denn die Neuropeptide müssen nicht zwingend jederzeit innerhalb der Axone peptidproduzierender Zellen nachzuweisen sein, da es sich immer nur um eine Momentaufnahme zum Zeitpunkt des Todes handelt; auch kann die Konzentration der Neuropeptide unter dem lichtmikroskopisch Nachweisbaren liegen.

NPY

Bekannt ist, daß NPY in amakrinen Zellen der Retina vorkommt (Verstappen et al. 1986). Székeley et al. (1992) und Lorenz und Skofitsch (1990) weisen bei der Taube auf einige NPY-markierte Fasern im SO hin. Gleichzeitig bezweifeln die Autoren Székeley et al. (1992) und Gamlin et al. (1996) aber eine NPY vermittelte retino-tectale Verbindung, da Eukleation bzw. Zerstörung der Retina keine Verminderung der NPY-positiven Fasern innerhalb der kontralateralen retinaempfangenden Schichten des SGFS zur Folge hat.

SP

Ehrlich et al. (1987) beschreiben SP-immunreaktive Zellen in der Retina des Haushuhns. Es handelt sich zum einen um amakrine Zellen in der inneren Körnerschicht, zum anderen um Perikaryen der Ganglienzellschicht. Eine Anhäufung dieser Zellen liegt im superiortemporalen Quadranten der Retina. Mittels kombinierter Tracerstudien und Immunfärbungen weisen die Autoren nach, daß zahlreiche dieser peptidergen Zellen zum TO projizieren. Retinale Läsionen haben eine Verringerung der Konzentration SP-erger Fasern in den Schichten a und b des kontralateralen SGFS zur Folge. Britto et al. (1989) berichten von SP-erger retinalen Ganglienzellen der Taube, die zum GLv projizieren. Britto und Hamassaki veröffentlichen 1991 eine Studie über SP positive verlagerte Ganglienzellen der inneren Körnerschicht, die Axone zum nBOR entsenden.

VIP

VIP kommt in amakrinen Zellen der inneren Körnerschicht in der aviären Retina vor (Karten und Brecha 1982) und scheint hier intrinsische Aufgaben zu übernehmen. Eine Funktion von VIP bei der retinotectalen Informationsvermittlung ist jedoch aufgrund der geringen bzw. fehlenden Immunreaktion des Neuropeptides in den retinaempfangenden Schichten des SGFS eher unwahrscheinlich.

2) Tectum opticum (oberflächliche Schichten SGFS a-f = Projektionsareale des Nervus opticus)

NPY

Die charakteristische streifenförmige Verteilung NPY-immunreaktiver Fasern im TO der untersuchten Hühnergehirne wird durch andere Autoren bestätigt. Eine auffallend hohe Konzentration peptiderger Fasern in den Schichten c und e-g des SGFS, wie sie die vorliegende Studie zeigt, beschreiben auch Aste et al. (1991) bei der Wachtel, Székeley et al. (1992) beim Huhn und den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) bei der Taube. Gamlin et al. (1996) finden bei der Taube zusätzlich zu einer moderaten Dichte gröberer immunreaktiver Markierungen in den Schichten c und g eine hohe Dichte staubartiger Immunreaktionen innerhalb der Schicht d (=5b).

Ihre Arbeit zeigt mittels Tracerstudien, daß Schicht d Afferenzen aus dem PT erhält. Läsionen des PT haben eine Minderung der peptidergen Markierungen in Schicht d zur Folge. 90% der Perikaryen im PT werden von den Autoren als NPY positiv beschrieben. Auch Bagnoli et al. (1992) entdecken bei der Taube NPY-erge Zellkörper im PT bei ebenfalls hoher Dichte immunreaktiver Fasern in Schicht d des SGFS. Allerdings unterscheiden sich ihre Ergebnisse in den übrigen Schichten des SGFS etwas von denen anderer Autoren, da sie in den Schichten b,d und f eine hohe Dichte und in den Schichten a,c und e eine moderate Dichte peptiderger Fasern beobachten. Aste et al. (1991), Székeley et al. (1992) und die vorliegende Studie weisen weder immunpositive Zellen im PT noch eine erhöhte Dichte in Schicht d des SGFS auf. Den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) beschreiben nur bei einem ihrer im Versuch verwendeten Tauben NPY-erge Perikaryen und Fasern im PT.

SP

Innerhalb der opticusafferenten Tectumschichten fallen bei unseren Untersuchungen am Hühnergehirn SP positive Fasern in den Schichten a und b auf, die besonders im dorsolateralen und ventralen Bereich vorkommen. Bemerkenswerterweise zeigt allerdings die frontale Ebene eine deutlich geringere Immunreaktion in diesen peripheren Schichten als die sagittale und horizontale Ebene. Der Grund für diese Unterschiede kann im Faserverlauf liegen, da die feine Markierung in querschnittenen Fasern lichtmikroskopisch nur begrenzt zu diagnostizieren ist. Auch sind die individuellen physiologischen Situationen zum Zeitpunkt des Todes zu bedenken.

Über SP-erge Reaktionen innerhalb der oberflächlichen Tectumschichten berichten auch Ehrlich et al. (1987) beim Huhn, Aste et al. (1995) bei der Wachtel und Bagnoli et al. (1992) bei der Taube. Letztere beschreiben eine auffallende Konzentration peptiderger Fasern in den Schichten a,c und f mit einer Verstärkung in der dorsolateralen Region. Auch bei den Untersuchungen von Ehrlich et al. (1987) nimmt die Konzentration der SP positiven Fasern der Schichten a und b im dorsalen Tectumanteil zu. Eine etwas geringere Menge positiver Fasern zeigen in ihren Untersuchungen die Schichten c und f, die im Gegensatz dazu in der vorliegenden Versuchsreihe nur sehr geringe Immunreaktionen enthalten. Den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) hingegen können keine SP-ergen Reaktionen in den opticusafferenten Schichten der Taube *Streptopelia decaocta* erkennen.

VIP

Wie schon erwähnt, lassen sich in den opticusafferenten Schichten kaum immunreaktive Fasern erkennen. Erst ab Schicht e nimmt die Zahl der markierten Strukturen zu den tiefen Schichten hin zu. Die Neuropeptidarmut in den oberflächlichen Schichten wird von Kuenzel und Blähser (1993) beim Huhn und von den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) bei der Taube bestätigt. Hof et al. (1991) hingegen, die in ihrer Untersuchung bei der Taube Bindungsstellen und Immunreaktionen gegenüberstellen, entdecken eine zwar nur geringe bis mittlere Anzahl peptiderger Fasern im gesamten SGFS, der aber eine sehr hohe Anzahl an Rezeptoren für VIP in allen Schichten des SGFS einschließlich der opticusafferenten Schichten gegenüber steht. Eine derartige Differenz zwischen immunzytochemisch nachweisbaren Fasern und Rezeptoren ist für fast alle bisher beschriebenen Neuropeptide bekannt. Für dieses Phänomen bieten sich zwei Erklärungen an: 1. Die Endaufspaltung der Fasern ist so fein, dass die in ihnen vorhandene Peptidmenge lichtmikroskopisch nicht erfasst werden kann. 2. Die Neuropeptidübergabe an die Zielstruktur erfolgt nicht ausschließlich über Synapsen, sondern auch durch Diffusion des Peptides im Interzellularraum.

3) Tectum opticum (tiefe Schichten SGFS h-j, SGC, SAC SGP)

NPY

Die tiefen Schichten des TO SGFS h-j, SGC, SAC und SGP enthalten nach Angaben aller vorgenannten Autoren nur eine geringe Anzahl immunpositiver Fasern. Die vorliegende Studie zeigt einen Anstieg der Immunreaktionen im SGP nach medial hin. Der Grund für die unterschiedlichen Ergebnisse kann im weitesten Sinne methodisch bedingt sein: neben reaktionsabhängigen Einflüssen können physiologische Bedingungen durch Haltung, Jahres- und Tageszeit, Geschlecht und Art der Tötung eine Rolle spielen.

SP

Während die tieferen Schichten des SGFS nur vereinzelt SP positive Fasern enthalten, weist das SGC der untersuchten Tiere eine geringe bis mittlere Anzahl peptiderger Fasern auf, die sich nach innen in das SAC fortsetzt. Auffallend ist auch hier wieder eine raumebenenabhängige Variation der Immunreaktionen. Während die Schnittbilder der sagittalen Ebene eine Anhäufung peptiderger Fasern im rostralen, caudalen und dorsalen Tectum aufweisen, enthalten in der horizontalen Ebene der ventrale, laterale und dorsale und in der frontalen Ebene der ventrale und laterale Tectumbereich vermehrt SP positive Markierungen. Dominiert wird der tiefe Anteil des TO durch die hohe Konzentration immunpositiver Fasern im SGP, die nach lateral hin abnimmt und nach außen ebenfalls in das SAC zu verfolgen ist, so daß sich der mittlere Teil des SAC als immunarmer Ring präsentiert. Auch innerhalb des SGP wird der Ventrikel von einem schmalen immunarmen Ring umgeben. Aste et al. (1995), die ebenfalls zahlreiche SP positive Fasern im SGP und SAC beschreiben und die eigenen Untersuchungen weisen allerdings keine immunpositiven Perikaryen innerhalb des TO auf. Dahingegen entdecken Bagnoli et al. (1992) bipolare immunpositive Zellkörper in den Schichten h und i des SGFS der Taube und Ehrlich et al. (1987) in den Schichten i und j des SGFS und im SGC beim Huhn. Den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) beschreiben schwachgefärbte Perikaryen in den Schichten SGFS h-j, SGC und SGP der Taube *Streptopelia decaocta*.

VIP

Die auffallendsten Immunreaktionen in den tiefen Tectumschichten der untersuchten Hühner sind bipolare immunnegative Perikaryen, die von immunpositiven Strukturen umgeben werden. Sie sind senkrecht zur laminaren Rundung ausgerichtet. Diese Zellen kommen verstärkt im lateralen und caudalen Bereich des Tectum vor und zeigen in der horizontalen Ebene besonders in Schicht g eine bemerkenswert gleichmäßige Ordnung. Kuenzel und Blähser (1993) und den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) beschreiben VIP markierte bipolare Zellen, die in den Schichten i und j des SGFS liegen. Die erstgenannten Autoren berichten ebenfalls von negativen Perikaryen in diesen Schichten, die von VIP positiven Fasern umgeben werden. Die variierenden Angaben der Schichten resultieren vermutlich entweder aus der uneinheitlichen Nomenklatur oder aus artspezifischen Schwankungen. Das SGFS der Wachtel enthält in der Untersuchung von Aste et al. (1995) keine peptidergen Perikaryen und nur wenige immunreaktive Fasern. Die Autoren beschreiben jedoch im SGP wiederum eine hohe Anzahl immunpositiver Fasern. Die tiefen Schichten des SGFS des Huhns werden in den eigenen Studien durch eine feinkörnige aber deutliche Immunmarkierung charakterisiert, die bis in das SGC hineinzieht und im rostralen und medialen Bereich geringer ausgeprägt ist. Das SAC ist nahezu immunnegativ und im SGP lassen sich einige VIP markierte Fasern nachweisen. Damit bestätigt die Studie die Ergebnisse von Kuenzel und Blähser (1993). Auch den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) beschreiben positive Fasern in den tiefen Tectumschichten. Hof et al. (1991) zeigen in ihrer Gegenüberstellung von VIP Bindungsstellen und peptidergen Fasern bei der Taube neben der schon beschriebenen Diskrepanz im SGFS auch bemerkenswerte Unterschiede in den tiefer gelegenen Schichten. Während das SGC in ihren Untersuchungen weder Bindungsstellen noch immunreaktive Fasern enthält, zeigt das SAC eine hohe Anzahl an Bindungsstellen, weist aber ebenfalls keine VIP positiven Fasern auf. Im Gegensatz dazu lassen sich im SGP eine mittlere Anzahl VIP positiver Fasern nachweisen, obwohl es keine Bindungsstellen beinhaltet. Dieser Befund kann auf einen Durchzug der Fasern ohne Projektionsareal hinweisen.

4) Nucleus rotundus (ROT)

NPY, SP, VIP

Der ROT selbst enthält nach unseren Ergebnissen und in den Untersuchungen der vorgenannten Autoren keine bemerkenswerten Immunreaktionen der drei Neuropeptidsysteme.

5) Nucleus triangularis (T)

Dem T wird innerhalb des tectofugalen Weges eine modulatorische Rolle zugewiesen.

NPY

Aste et al. (1991) finden im T der Wachtel ein dichtes Netzwerk immunpositiver Fasern, die häufig in engem Kontakt mit großen negativen Zellkörpern stehen. Keiner der anderen Autoren beschreibt auffallende Reaktionen im T und auch in den eigenen Untersuchungen ist der T immunnegativ, wird jedoch von einer mittleren Anzahl NPY-erger Fasern umgeben.

SP, VIP

Weder Literaturhinweise noch die vorliegenden Untersuchungen zeigen Markierungen SP oder VIP enthaltender Strukturen innerhalb des T.

6) Ectostriatum

Das Ectostriatum, telencephales Zielgebiet des tectofugalen Weges, ist nicht Gegenstand dieser Arbeit. Der Vollständigkeit wegen sollen aber folgende Untersuchungen erwähnt werden.

NPY, SP, VIP

Weder bei Aste et al., die 1991 NPY und 1995 SP und VIP bei der Wachtel untersuchen, noch bei Bagnoli et al., die 1992 Arbeiten über NPY und SP bei der Taube veröffentlichen oder bei Künzel und Blähser, die 1993 das Verteilungsmuster von VIP im Hühnergehirn beschreiben, treten bemerkenswerte Immunreaktionen im Ectostriatum auf. Den Boer-Visser und Dubbeldam (2002), die über die Verteilung aller drei Neuropeptide im Taubengehirn berichten, schließen sich diesem Ergebnis an. Hof et al. (1991) können auch bei der Taube keine Immunreaktionen im Ectostriatum entdecken, erwähnen aber eine mittlere Anzahl an Bindungsstellen für VIP in diesem Gebiet.

Mesencephale Schleifen, die tectofugale Bahn beeinflussend

1) Isthmische Kerngruppe (Nucleus isthmi, pars parvocellularis (lpc) und pars magnocellularis (lmc), Nucleus semilunaris (SLu))

lpc und lmc, Areale tectaler Projektion, hemmen in einer rückläufigen Schleife vermutlich tectale Neurone. Der mit lpc und lmc zur isthmischen Kerngruppe gehörende SLu erhält ebenfalls tectale Afferenzen und sendet seinerseits Efferenzen an das Tectum zurück.

NPY, SP, VIP

Fehlende Immunreaktionen innerhalb der Kerngebiete lpc und lmc sprechen gegen einen größeren Einfluß der drei Neuropeptide auf diese Regelkreise. Im Gegensatz zu den Untersuchungen der vorgenannten Autoren zeigt der SLu der in dieser Arbeit verwendeten Hühnerhirne allerdings eine geringe Anzahl NPY positiver Fasern. Außerdem berichten Hof et al. (1991) über eine hohe Anzahl an Bindungsstellen für VIP im SLu der Taube, obwohl sie keine Immunreaktionen innerhalb des Kernes nachweisen können.

2) Zentrifugales visuelles System (CVS): Nucleus isthmo-opticus (IO) und ektopische Neurone (EN)

IO und EN erhalten Afferenzen aus den Schichten h und i des SGFS und senden ihrerseits Efferenzen in den Teil der Retina, von dem die visuelle Ausgangsinformation an das Tectum entsandt wurde.

NPY

Während Aste et al. (1991) bei der Wachtel keine NPY positiven Immunreaktionen in IO und Umgebung beschreiben, ergeben die eigenen Untersuchungen beim Huhn und die von den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) bei der Taube eine geringe bis mittlere Anzahl peptiderger Fasern im IO. Beim Huhn weist der dorsale

Abschnitt des Kerns eine höhere Konzentration peptiderger Fasern auf als der ventrale.

SP

IO und TIO selbst enthalten keine SP-ergen Reaktionen, sie sind jedoch eingebettet in ein dichtes Netz aus SP positiven Fasern, das sich in das zentrale Grau des Tegmentum erstreckt. Die Konzentration der reaktiven Fasern variiert in den drei Raumebenen. SP positive Fasern im zentralen Grau beschreiben auch Aste et al. (1995) bei der Wachtel. Ein Einfluß von SP auf den IO bzw. auf die umliegenden ektopischen Neurone ist nicht auszuschließen. Allerdings halten Ehrlich et al. (1987) eine Beteiligung von SP am zentrifugalen visuellen System aufgrund der fehlenden Immunreaktionen im TIO und IO für unwahrscheinlich.

VIP

Die in den eigenen Untersuchungen und der Vergleichsliteratur übereinstimmenden fehlenden Immunreaktionen des Neuropeptides im IO und seiner Umgebung, sprechen gegen die Beteiligung von VIP am zentrifugalen System. Allerdings entdecken Hof et al. (1991) bei der Taube eine mittlere Anzahl an Bindungsstellen für VIP im IO.

3) Nucleus intercollicularis (ICo)

Der ICo ist eine wichtige Relaisstation bei der Regulation von Atmung und Stimmgebung. Er sendet Axone zum motorischen Kern des XII. Gehirnnerves, der seinerseits zur Syrinxmuskulatur projiziert. Durch die Efferenzen des TO zum ICo wird eine Verbindung zum visuellen System hergestellt.

NPY

Während die eigenen Untersuchungen eine geringe Anzahl NPY-erger Fasern im ICo ergeben, liegen von anderen Autoren keine Berichte über auffallende NPY positive Markierung im aviären ICo vor.

SP

Ohne erkennbaren Übergang erstreckt sich in den untersuchten Hühnergehirnen das sehr dichte SP-erge Fasernetz des SGP in den ICo und weiter medial in das zentrale Grau. Aste et al. (1995) und den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) bestätigen die hohe Konzentration peptiderger Strukturen des ICo bei Wachtel und Taube. Den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) entdecken auch SP positive Zellkörper im ICo, die besonders im Grenzbereich zum MLd auftreten. SP scheint eine wichtige Rolle innerhalb des Vokalisations- und Respirationssystem zu spielen.

VIP

Die Tiere dieser Studie zeigen eine geringe bis mittlere Anzahl peptiderger Fasern im ICo sowie einige positive Zellkörper im ventralen und caudalen Randbereich des Kerns. Ball et al. (1988) veröffentlichen eine Studie bei Singvögeln über Neuropeptide in Hirnarealen, die für die vokale Kontrolle zuständig sind und berichten über VIP-erge Reaktionen im ICo und in anderen Relaisstationen des Vokalisationssystems. Aste et al. (1995), Kuenzel und Blähser (1993) und den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) berichten in ihren Untersuchungen bei Wachtel, Huhn und Taube ebenfalls über VIP-erge Reaktionen im ICo.

4) Nucleus tegmenti pedunculo-pontinus, pars compacta (TPc)

Der TPc erhält Afferenzen aus den Basalganglien und sendet Efferenzen zum TO. Diese Bahn wird mit dem striato-nigralen Weg der Säuger verglichen. Der nur undeutlich abgrenzbare Kern wird daher auch von einigen Autoren als Teil der Substantia nigra angesehen.

NPY

Innerhalb des Kerngebietes fallen nur sehr vereinzelt immunreaktive Fasern auf. Auch die Literaturhinweise lassen nicht auf einen bedeutenden Einfluß von NPY auf einen möglichen striato-nigralen Weg beim Vogel schließen.

SP

Aste et al. (1995) beschreiben ein dichtes Netz immunreaktiver Fasern innerhalb des TPc der Wachtel. Auch in den Untersuchungen von den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) kennzeichnen zahlreiche peptiderge Fasern das hier als Substantia nigra bezeichnete Gebiet. Die ungenauen Grenzen des Kerngebietes erschweren den Vergleich, jedoch zeigen die untersuchten Hühnerhirne dieser Arbeit nur medial des hier als TPc bezeichneten Bereiches ein dichtes Netz SP positiver Fasern. Die zugehörigen Zellkörper dieser SP positiven Immunreaktionen könnten im palaeostriatalen Komplex des basalen Telencephalon liegen und so einen, dem Säuger vergleichbaren, SP vermittelten striato-nigralen Weg darstellen (siehe Reiner et al. 1982/1983).

VIP

Übereinstimmend berichten die vorgenannten Autoren über einige VIP positive Fasern und zahlreich peptiderge Zellkörper im Tegmentum. Diese Immunreaktionen durchziehen übergangslos den TPc. Die Untersuchungen unserer Hühnerhirne bestätigen diesen Befund.

Praetectale Schleifen, die tectofugale Bahn beeinflussend

1) Nucleus praetectalis diffusus (PD), Nucleus ansae lenticularis caudalis (posterior) (AOP)

Die praetectalen Kerngebiete PD und AOP, primäre Projektionsareale des Nervus opticus, projizieren ihrerseits in tiefere, keine direkten Opticusafferenzen erhaltende Tectumschichten (SGFS i u. j, SGC) (Gamlin und Cohen 1988).

NPY

Während die vorgenannten Autoren keine auffallenden NPY Immunreaktionen im dorsalen Praetectum beschreiben, fällt bei den eigenen Untersuchungen eine starke Ansammlung NPY-erger Fasern im dorsalen wandnahen, die AOP enthaltenden, Bereich auf. Weiter ventral, im Bereich des PD, lassen sich nur noch vereinzelt Fasern positiv anfärben.

SP

Die für diese Arbeit untersuchten Gehirne enthalten eine geringe bis mittlere Dichte SP positiver Fasern in der AOP. Im ventralen Bereich des Praetectum, um den PT herum, können nur noch wenige positiv markierte Fasern nachgewiesen werden. Ein vergleichbares Ergebnis der vorgenannten Autoren liegt nicht vor. Inwieweit SP bei den Aufgaben des Praetectum eine Rolle spielt, bleibt offen.

VIP

Das dorsale Praetectum enthält eine geringe Anzahl VIP positiver Fasern, die nach ventral hin ansteigt und so einen deutlichen rostralen und lateralen Rahmen um den immunnegativen PT bildet. Der rostral des PT gelegene PD enthält somit eine mittlere Konzentration VIP-erger Fasern. Vereinzelt lassen sich in diesem Bereich auch Perikaryen VIP positiv anfärben. Die vorliegenden Studien anderer Autoren gehen nicht näher auf die Kerngebiete des Praetectum ein, erwähnen aber auch keine auffallenden Immunreaktionen in diesem Bereich. Trotzdem muß dem Neuropeptid VIP nach den Ergebnissen dieser Studie eine Bedeutung innerhalb der praetectalen Aufgaben zugeschrieben werden.

2) Nucleus praetectalis (PT)

Der PT erhält tectale Afferenzen über Kollaterale der TYP I Neurone des SGC (Karten et al. 1997). Außerdem bekommt er Informationen aus den Basalganglien. Er kann so visuelle und nicht visuelle Information verschalten und an die oberflächlichen Tectumschichten zurücksenden und damit evtl. die retinotectale Transmission modulieren (Gamlin et al. 1996).

NPY

Ob die Verbindung des PT zum SGFS beim Vogel durch NPY beeinflusst wird, kann aufgrund der unterschiedlichen Angaben nicht eindeutig belegt werden. Die schon beschriebenen kontroversen Ergebnisse über das Vorkommen von NPY-ergen Reaktionen im PT und SGFS resultieren entweder aus ordnungs- bzw. artspezifischen Variationen heraus oder sind die Folge geschlechtsspezifischer, individueller oder physiologischer Schwankungen. Die letzteren Möglichkeiten werden durch die verschiedenen Ergebnisse von den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) innerhalb einer Taubenrasse unterstützt. Natürlich müssen auch mögliche methodenabhängige Unterschiede in Betracht gezogen werden.

SP, VIP

Weder SP- noch VIP-erge Strukturen können im PT der Hühnerhirne nachgewiesen werden. Auch in der Literatur gibt es keinen Hinweis auf diese zwei Neuropeptide innerhalb des Kerns.

3) Nucleus lentiformis mesencephali (LM)

Der LM, primäres Opticusareal, projiziert zum TO und erhält tectale Afferenzen. Außerdem sendet er Axone zum nMOT.

NPY

Die untersuchten Gehirne zeigen eine hohe Konzentration peptiderger Fasern im Kern. Székeley et al. 1992 beschreiben beim Huhn ebenfalls NPY positive Fasern im LM. Die mögliche Bedeutung des Kerns und der Neuropeptide wird innerhalb des akzessorischen Weges diskutiert.

SP, VIP

Im Gegensatz zu der hohen Konzentration NPY-erger Fasern enthält der LM keine SP- oder VIP positiven Strukturen.

4) Nucleus subpraetectalis (SPT) und Nucleus interstitio-praetecto-subpraetectalis (IPS)

Die beiden praetectalen Kerne verschalten tectale Information und wirken hemmend auf die Kerne ROT und T.

NPY, SP, VIP

Weder Literaturhinweise noch die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen lassen auf eine wesentliche Beteiligung der drei Neuropeptide innerhalb dieser Schleifen schließen.

5) Nucleus spiriformis lateralis (SpL)

Der SpL erhält Afferenzen aus den Basalganglien und sendet Axone zum TO. Während beim Säuger die Basalganglien Einfluß auf motorische Funktionen über eine Projektion des Globus pallidus zum Thalamus nehmen, könnte eine vergleichbare Funktion beim Vogel die Projektion des Palaeostriatum primitivum über den SpL zum Tectum und von dort zu motorischen Kernen übernehmen (Brauth und Reiner 1982).

NPY, SP, VIP

NPY, SP und VIP scheinen aufgrund der geringen Immunreaktionen in den beteiligten Relaisstationen keine bedeutenden Aufgaben innerhalb diese Bahn wahrzunehmen.

Thalamische Schleifen, die tectofugale Bahn beeinflussend

1) Nucleus marginalis tractus optici (nMOT)

Güntürkün und Karten (1991) bezeichnen das Gebiet um ROT und LA als nMOT. Ihre Untersuchungen zeigen, daß der rostrale Bereich des nMOT direkte Afferenzen aus der Retina erhält. Retrograde Tracerstudien von Gamlin et al. (1996) belegen eine Verbindung von nMOT zum ipsilateralen SGFS a,c und f. Außerdem erhält der nMOT Afferenzen aus dem LM (Wild 1989) und sendet seinerseits Efferenzen zum nBOR (Hamassaki und Britto 1990).

NPY

Mit den eigenen Untersuchungen übereinstimmend, berichten alle genannten Autoren von einer auffallenden Anzahl NPY positiver Perikaryen, die um den ROT herumgelagert, ihre Zellkörper und Fortsätze parallel zum Kerngebietsrand ausrichten. Sie liegen, eingebettet in eine hohe Anzahl peptiderger Fasern, besonders im ventralen lateralen und rostralen Bereich des ROT. Außerdem lassen sich auch nestartige Ansammlungen von positiven Zellkörpern beobachten. Innerhalb dieser Cluster sind die Perikaryen zumeist irregulär geformt und senden ihre Fortsätze in verschiedene Richtungen. Die Untersuchungen von Boswell et al. (1998) bei Wachtel und Huhn zeigen NPY-mRNA und NPY positive Zellen in gleicher Position. Artübergreifend beschreiben die Autoren den Verlauf des immunreaktiven Bandes bis nach rostral zum LA und nach caudal zum PT. Blähser (1992) beschreibt in einer vergleichenden Studie an peptidergen Systemen in Wirbeltiergehirnen die Entstehung der den ROT umgebenden NPY-reaktiven Perikaryen beim Vogel aus zwei ursprünglich getrennten, ventral und caudal des ROT gelegenen Kerngruppierungen. Die ventrale Gruppe projiziert in hypothalamische peri- und paraventrikuläre Areale, in das mediobasale Telencephalon sowie in das Tegmentum. Die caudale Gruppe projiziert in

sehbezogene Areale wie GLv, SGFS und in die ins optische System eingeschalteten praetectalen Kerne. Durch die bei Reptilien beginnende Volumenzunahme des ROT gerät die ventrale Gruppe in eine ventromedial und medial an den ROT angrenzende Lage. Die caudale thalamische Perikaryengruppe bildet beim Vogel die dorsolateral am ROT liegenden NPY positiven Perikaryenbänder.

Güntürkün und Karten (1991) zeigen lichtmikroskopisch, daß die retinalen Terminale im rostralen nMOT NPY positive Zellkörper umgeben und so einen Kontakt annehmen lassen. Die Tracerstudien von Gamlin et al. (1996) mit gleichzeitiger Immunfärbung beweisen, daß zahlreiche der ins Tectum projizierenden Zellen des nMOT NPY positiv sind. Die so entstehende indirekte Verbindung der Retina zu den oberflächlichen Tectumschichten über den nMOT bewirkt eine Modulation des direkten Weges. Eine solche Modulation könnte Informationen vom LM des akzessorischen Systems, der besonders für den horizontalen optokinetischen Nystagmus zuständig zu sein scheint und zum nMOT projiziert, berücksichtigen. Diese Information kann dann auf tectaler Ebene verschaltet werden und in die verschiedenen Efferenzen einfließen (siehe Güntürkün und Karten 1991). Hamassaki und Britto (1990) beschreiben die Projektion von NPY positiven Zellen des nMOT zum nBOR, wodurch ein NPY vermittelter Einfluß des nMOT auf das akzessorische System anzunehmen ist. Der nMOT wird von einigen Autoren nach dem beim Säugetier evtl. vergleichbaren Gebiet, dem intergeniculate leaflet, als IGL bezeichnet. Dieses erhält Kollaterale aus dem retinohypothalamischen Faserzug und sendet seinerseits Axone zum hypothalamischen SCN (Nucleus suprachiasmaticus). SCN und IGL gelten als die zentralen Komponenten zur Regulation circadianer Rhythmen (Card und Moore 1989). Das Vorhandensein der NPY-ergen Zellen im aviären nMOT und peptiderger Fasern im aviären SCN, läßt die Vermutung einer vergleichbaren Aufgabe beim Vogel zu.

SP

Der nMOT enthält bei den Tieren dieser Studie nur eine geringe Menge SP-erg markierter Fasern. Auch Güntürkün und Karten (1991) finden nur wenige positive Fasern und vereinzelt SP positive Perikaryen im dorsolateralen Bereich.

VIP

Der nMOT des Haushuhns zeigt nur wenige VIP positive Fasern. Ebenso kann in der Literatur kein Hinweis auf einen bedeutenden Einfluß von VIP auf die Aufgaben des nMOT gefunden werden.

2) Nucleus geniculatus lateralis, pars ventralis (GLv)

Der GLv erhält optische Information sowohl als primäres Zentrum von Kollateralen der Retina-TO Projektion als auch sekundär aus dem TO selbst. Der GLv besteht aus einer parvozellulären Lamina externa, einem zellarmen Neuropil und einer magnozellularen Lamina interna. Die Projektion der Opticusfasern ist retinotopisch angeordnet. (Güntürkün und Karten 1991). Der GLv bekommt Information aus dem visuellen Wulst und sendet seinerseits Axone in das TO zurück und in das Praetectum. Elektrophysiologische Untersuchungen zeigen, daß innerhalb des GLv zahlreiche bewegungssensitive und farbabhängige Einheiten beobachtet werden können (Pateromichelakis 1979, Maturana und Varela 1982).

NPY

Die vorliegende Studie zeigt eine mittlere Anzahl immunreaktiver Fasern in den inneren 2/3 des Kernes und eine hohe Konzentration im äußeren Drittel. Die verstärkte Immunreaktion im peripheren Kernbereich wird sowohl von Aste et al. (1991) bei der Wachtel als auch von Güntürkün und Karten (1991) bei der Taube bestätigt. Guilloff et al. (1987) vermuten, daß NPY positive Perikaryen im Wulst als Quelle für die Faserreaktionen im GLv in Frage kommen.

SP

Während der überwiegende Teil des GLv der untersuchten Hühnergehirne keine Immunreaktion aufweist, zeigen sich am inneren Kerngebietsrand einige grobe SP positive Markierungen. Dabei könnte es sich um Terminale aus dem von Britto et al. (1989) beschriebenen SP vermittelten Weg von der Retina zum GLv handeln. Auch Güntürkün et al. (1991) berichten über SP-erge Faserreaktionen in der Lamina interna des GLv, deren zugehörige Perikaryen sie ebenfalls in retinalen Ganglienzellen sehen. Außerdem entdecken sie SP positive Fasern und Zellkörper im medialen Endbereich des GLv, vermuten aber, daß es sich hierbei schon um den Nucleus suprachiasmaticus (SNC) des Hypothalamus handeln könnte. Bagnoli et al. (1992) beschreiben zahlreiche SP-erge Fasern im GLv der Taube.

VIP

Kerngebiet und Umgebung sind sowohl in den eigenen Untersuchungen als auch in den Arbeiten der anderen Autoren nahezu immunnegativ.

3) Nucleus ventrolateralis thalami (VLT)

Der ventrolaterale Thalamus erhält Afferenzen aus dem TO und projiziert seinerseits in die tieferen Tectumschichten zurück

NPY

Der VLT enthält beim Huhn eine mittlere Anzahl immunpositiver Fasern, wie auch den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) bei der Taube beobachten. Aste et al. (1995) entdecken, neben immunreaktiven Fasern, vereinzelt positive Zellen im VLT der Wachtel.

SP, VIP

Das Fehlen von SP- und VIP positiven Fasern im ventralen Thalamus der Hühnergehirne spricht für einen unwesentlichen Einfluß der beiden Neuropeptide auf Aufgaben dieses Kerngebietes. Auch den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) beschreiben den ventralen Thalamus als immunnegativ.

Kleine tectofugale Projektion

Die von Gamlin und Cohen (1986) beschriebene zweite kleine tectofugale Bahn führt über den DLP in das caudale Neostriatum.

NPY

Bei den untersuchten Hühnergehirnen zeigt der DLP eine mittlere Konzentration NPY positiver Fasern. Das caudale Neostriatum enthält nur wenige NPY positiven Immunreaktionen, aber am caudalen Pol finden sowohl Aste et al. (1991) bei der

Wachtel als auch Anderson und Reiner (1990) und den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) bei der Taube peptiderge Zellen und Fasern.

SP

Der DLP im dorsalen Thalamus hebt sich im Immunbild in der vorliegenden Untersuchungsreihe beim Huhn aufgrund fehlender SP-erger Strukturen von den peptidergen Fasern seiner Umgebung ab. Im Gegensatz dazu berichten den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) allerdings von einigen immunreaktiven Fasern innerhalb des DLP bei der Taube. Das caudale Neostriatum hingegen ist, wie bei Aste et al. (1995) bei der Wachtel beschrieben, immunnegativ.

VIP

Abgesehen von dem immunreichen Praetectum und dem ventrikelnahen medialen Bereich, lassen sich beim Huhn im caudalen Thalamus, einschließlich des DLP, nur sehr vereinzelt Fasern VIP positiv markieren. Ebenso wenig berichten Aste et al. (1995) oder den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) über auffallende Immunreaktionen im DLP bei Wachtel oder Taube. Jedoch beschreiben sowohl Aste et al. (1995) als auch Kuenzel und Blähser (1993) beim Huhn einige VIP positive Fasern im caudalen Neostriatum. Hof und Dietl (1991) können zwar keine peptidergen Fasern beobachten, entdecken aber eine hohe Anzahl an VIP Bindungsstellen im caudalen Neostriatum.

5.3.1.2. Thalamofugale Bahn

1) Nucleus principalis opticus thalami (OPT)

Die Eingangs erwähnten Schwierigkeiten bei der Nomenklatur des primären Hauptzentrums der thalamofugalen Bahn OPT (=DLA +LA) erschwert die Beurteilung der Ergebnisse über immunreaktive Strukturen bei den verschiedenen Vogelarten. Eine solche präzise Abgrenzung der Unterkern des DLA wie sie Güntürkün und Karten (1991) bei der Taube und auch Deng und Rogers (1998) für das Huhn beschreiben, läßt sich in dieser Studie weder in der Klüver-Barrera-Färbung noch durch die Immunfärbungen darstellen. Der auch beim Huhn gut zu identifizierende SPC unterscheidet sich von den eigentlichen Untereinheiten des lateralen geniculaten Komplexes, da er nur im dorsalen Bereich einige retinale Afferenzen erhält und nicht nur zum visuellen Teil des Wulstes, sondern auch zum somatosensorischen Teil (Funke 1989) und zur Area parahippocampalis (Casini et al. 1986) projiziert. Er könnte evtl. in einen, dem Säuger ähnlichen, retino-thalamo-hippocampalen Weg einbezogen sein.

NPY

Der ebenfalls recht gut abzugrenzende LA enthält bei den untersuchten Hühnern im rostralen Bereich eine mittlere und im caudalen Bereich eine geringe Konzentration NPY-erger Fasern. Aste et al. (1991) und Güntürkün und Karten (1991) entdecken bei Wachtel und Huhn ebenfalls peptiderge Fasern im LA. Eingebettet liegt dieser Kern bei allen Tierarten in dem schon beschriebenen Band des nMOT mit seiner hohen Konzentration an NPY-positiven Fasern und Zellkörpern.

Der DLA der von uns untersuchten Hühnergehirne enthält nur in seinem rostralen und rostrolateralen Bereich, der evtl. den DLAIr repräsentieren könnte, eine

mittlere Anzahl positiver Fasern, während der mediale und caudale Teil nur vereinzelt positive Fasern erkennen läßt. Diese Beobachtung wird weitgehend von Aste et al. (1991) bei der Wachtel bestätigt. Auch Güntürkün und Karten (1991) beschreiben bei der Taube eine erhöhte peptiderge Faserkonzentration im rostromedialen DLLI, eine moderate Dichte im rostromedialen DLAmc und eine geringere Anzahl im DLLv. Der lateral am caudalen Teil des DLLI von Güntürkün und Karten (1991), bzw. DLLd von Deng und Rogers (1998), befindliche LdOPT, der als starker Retinaempfänger gilt, erscheint bei der Taube NPY-immunnegativ. Aufgrund der ohnehin nur vereinzelt Immunreaktionen in diesem Bereich gelingt es bei den von uns untersuchten Hühnern allerdings nicht, die Grenzen des LdOPT im Immunbild nachzuvollziehen. Der von den Fasern des TSM durchzogene SPC zeigt eine sehr geringe Anzahl peptiderger Fasern. Güntürkün und Karten (1991) beschreiben hingegen eine von dorsal nach ventral steigende NPY-erge Faserkonzentration im SPC. Der dorsolateral dem ROT aufliegende SpRT ist kaum vom nMOT zu trennen und enthält bei allen Autoren eine auffallende Zahl immunpositiver Fasern.

SP

Während Aste et al. (1995) und Güntürkün und Karten (1991) über einige SP positive Fasern im LA der Wachtel und der Taube berichten, enthält der LA in den eigenen Untersuchungen nur in der sagittalen Ebene einzelne Immunreaktionen, wird aber besonders im dorsalen Bereich von SP-ergen Fasern umgeben. Bagnoli et al. (1992) finden hingegen ein dichtes Netz immunpositiver Fasern im LA und DLL der Taube. Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen enthält der DLA bei unseren Tieren nur im rostralen und lateralen Randgebiet einige Immunreaktionen. Aste et al. (1995) beschreiben wiederum immunreaktive Fasern nur im lateralen Teil des DLA.

Auch Güntürkün und Karten (1991) finden im rostral gelegenen DLAmc immunpositive Fasern. Während der größte Kernanteil, der DLL, immunnegativ ist, entdecken die Autoren im LdOPT neben zahlreichen peptidergen Fasern auch SP-erge Perikaryen. Im SPC beschreiben sie außerdem im dorsalen Bereich SP positive Fasern und Zellkörper. Der SPC unserer Präparate enthält im caudalen Bereich eine geringe Konzentration peptiderger Fasern, die nach rostral hin noch etwas abnimmt. Obwohl sich zwischen den verschiedenen Untersuchungen einige Differenzen ergeben, scheint SP, mit Ausnahme der Studie von Bagnoli et al. (1992), im aviären dorsalen Thalamus nur in geringem Ausmaß vorzukommen.

VIP

Im Gegensatz zum dorsomedialen Thalamus, der neben zahlreichen VIP positiven Fasern auch positive Zellkörper enthält, lassen sich im dorsolateralen Thalamus, einschließlich der Kerne LA und DLA, nur vereinzelt Fasern immunpositiv markieren. Das geringe Vorkommen von VIP im OPT wird artübergreifend in den Vergleichsstudien bestätigt. Allerdings berichten Hof und Dietl (1991) wiederum von einer sehr hohen Anzahl an Bindungsstellen für VIP im DLL der Taube bei gleichzeitiger geringer Menge an peptidergen Fasern.

2) Visueller Wulst

Auch für das thalamofugale Zielgebiet im Telencephalon, dem visuellen Wulst, soll kurz auf die Untersuchungen anderer Autoren eingegangen werden.

NPY

Die Regio hyperstriatica, pars posterolateralis, der eigentliche visuelle Wulst, enthält nach Angaben von Shimizu und Karten (1990), Bagnoli et al. (1992) und den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) bei der Taube und Aste et al. (1991) bei der Wachtel NPY positive Fasern in schichtenabhängig geringer bis moderater Anzahl. Die Angaben über NPY positive Perikaryen variieren allerdings stark. In diesem Zusammenhang sei auf die Untersuchungen von Boswell und Millam (1998) bei Wachtel und Huhn hingewiesen, die zwar NPY-erge Zellkörper, aber keine mRNA im visuellen Wulst entdecken und eine mögliche Kreuzreaktion des Antikörpers mit den NPY verwandten Peptiden peptide YY (PYY) und avian pancreatic polypeptide (APP) diskutieren.

SP

Über SP positive Zellkörper und Fasern im visuellen Wulst, deren zumeist mittlere Konzentration ebenfalls schichtenabhängig variiert, berichten Shimizu und Karten (1990) und Bagnoli et al. (1992) bei der Taube. Während Aste et al. (1995) bei der Wachtel keine SP positiven Strukturen im visuellen Wulst entdecken, beschreiben den Boer-Visser und Dubbeldam (2002) SP-erge Fasern in den Wulstschichten der Taube, können hier aber auch keine Zellkörper entdecken.

VIP

Von den drei untersuchten Neuropeptidsystemen ist VIP das im aviären Wulst am geringsten vertretene Neuropeptid. So berichten Shimizu und Karten (1990) nur über einige peptiderge Fasern im HA der Taube und auch Aste et al. (1995) entdecken im Wulst der Wachtel lediglich vereinzelte VIP positive Fasern. Kuenzel und Blähser (1993) beschreiben beim Huhn eine sehr geringe Menge VIP-erger Fasern in HA und HV. Hof und Dietl (1991) hingegen stellen bei der Taube einer geringen bis mittleren peptidergen Faserkonzentration in HA, HD und HV eine hohe bis sehr hohe Anzahl an Bindungsstellen für VIP gegenüber.

5.3.1.3. Akzessorische Bahn

1) Nucleus radialis opticae basalis (nBOR)

Die absteigenden Verbindungen des primären optischen Projektionszentrums nBOR zu den Oculomotoriuskernen und zum Vestibulocerebellum erklären seine Aufgabe beim optokinetischen Nystagmus und der Erkennung der Stellung des Kopfes im Raum. Er sendet Axone zum LM und stellt außerdem eine direkte und über SPT und IPS eine indirekte Verbindung zum ROT und damit zur tectofugalen Bahn her. Zusätzlich erhält er Afferenzen aus dem nMOT (Hamassaki und Britto 1990)

NPY

Übereinstimmend mit den eigenen Ergebnissen berichten mehrere Autoren bei Wachtel, Huhn und Taube über eine auffallende Anzahl NPY positiver Fasern im nBOR (Aste et al. 1991, Bagnoli et al. 1992, Székeley et al. 1992 und den Boer-Visser und Dubbeldam 2002). Bis auf die Studie von Aste et al. (1991), die bei der

Wachtel keine positiven Perikaryen im Kerngebiet vorweist, zeigen alle anderen Arbeiten einschließlich der hier vorgestellten Untersuchung zahlreiche peptiderge Perikaryen im dorsalen Kernbereich.

SP, VIP

Weder Kerngebiet noch Umgebung bieten in der vorliegenden Studie bemerkenswerte Immunreaktionen der zwei Neuropeptide. Im Gegensatz dazu beschreiben Britto et al. (1991) bei der Taube eine moderate Dichte SP-erger Fasern innerhalb des nBOR. Passend dazu berichten sie, daß 25% der zum nBOR projizierenden retinalen Ganglienzellen SP positiv sind.

2) Nucleus lentiformis mesencephali (LM)

Der LM unterhält Kontakte zu allen drei visuellen Bahnen. Neben der afferenten und efferenten Verbindung zum TO, erhält er als primäres retinaempfangendes Zentrum des akzessorischen Pfades, wie der nBOR, Axone von Dogielschen Ganglienzellen sowie Afferenzen aus dem nBOR. Efferenzen zum nMOT stellen einen indirekten Einfluß auf die retinaempfangenden tectalen Schichten her. Gleichzeitig sendet der LM Axone zum DLA. Über die Relaisstation der thalamofugalen Bahn könnte der LM sowohl Auskünfte über Kopf- und Augenbewegungen als auch tectal verschaltete Informationen an den visuellen Wulst weitergeben.

NPY

Die Anwesenheit zahlreicher NPY positiver Fasern im LM wird von Székeley et al. (1992) bestätigt. Positive Perikaryen im LM werden hingegen nicht in der Literatur beschrieben.

SP, VIP

Wie der nBOR enthält auch der LM bei den von mir untersuchten Hühnern keine SP-oder VIP-immunpositiven Strukturen.

5.3.1.4. Hypothalamus

Das auffallend reichhaltige Vorkommen aller drei Neuropeptide in den Kerngebieten des Hypothalamus unterstreicht ihre wichtige Aufgabe bei der Beeinflussung neuroendokriner Kreisläufe. Cassone und Moore (1987) beschreiben einen, dem Nucleus suprachiasmaticus des Säugers vergleichbaren primären optischen Projektionskern beim Haussperling, der medial des GLv gelegen ist. Auch Güntürkün und Karten (1991) ermitteln durch Tracerstudien und aufgrund unterschiedlicher Immunfärbungen im medialen Randgebiet des GLv einen visuellen Nucleus suprachiasmaticus (vSCN) bei der Taube. Der vSCN des Sperlings enthält SP und NPY positive Fasern. Medial wird er von VIP-ergen Perikaryen und Fasern begrenzt. Ventral lassen sich einige Zellkörper SP positiv anfärben. Eine vergleichbare Verteilung der Immunreaktionen läßt sich auch im medialen Bereich des GLv beim Huhn feststellen. Eine deutliche Abgrenzung dieses eigenständigen Kernes aufgrund der Immunbilder der drei Neuropeptide VIP, SP und NPY ist jedoch kaum möglich. Funktionell wird dem SCN zusammen mit der Epiphyse eine Rolle als Teil der biologischen Uhr zugeschrieben, die die innersekretorischen Vorgänge im Organismus den jährlichen und täglichen Lichtschwankungen anpaßt.

5.3.2. Funktionelle Schlußfolgerungen

5.3.2.1. NPY

Das Vorkommen von NPY in allen drei Hauptbahnen unterstreicht die Bedeutung des Neuropeptides als Neuromodulator innerhalb und zwischen den visuellen Bahnen. Blähser und Tobies (1990) beschreiben die räumliche Beziehung von NPY-immunreaktiven Fasern mit Kernarealen vegetativer und sensibler Funktionskreise. Beziehungen zum visuellen System fanden sich im Kontakt von NPY Fasern mit Afferenzen und Efferenzen des ROT, mit Perikaryen des GLv, innerhalb des TO, des ICo und Teilen des Nucleus nervi trochlearis. Aus einer lichtmikroskopisch erkennbaren engen räumlichen Beziehung zwischen Projektionsfasern und Perikaryen kann nicht zwangsläufig auf eine funktionelle Beziehung geschlossen werden; hierfür bedarf es des elektronenmikroskopischen Nachweises, zum Beispiel von Synapsen. Jedoch können lichtmikroskopische Beobachtungen sehr deutliche Hinweise auf funktionelle Zusammenhänge geben. So beschreiben Blähser et al. (1991), dass bei den blinden Neunaugenlarven bereits NPY-Immunreaktivität in visuellen Zentren besteht, die sich jedoch beim erwachsenen Tier mit geöffneten Augen dramatisch erhöht. Bei erwachsenen Haushähnen, die Jahre vor ihrem Tode ein Auge verloren, ist die NPY-Immunreaktivität in dem dem blinden Auge contralateralen visuellen Areal stark herabgesetzt. Bei monophtalmen Kükenfeten Tage vor dem Schlupf, also vor Einsetzen der Lichtinformation, ist kein Unterschied in der NPY-Immunreaktion zwischen beiden Hirnseiten zu erkennen. Bei unter Rotlicht aufgezogenen Broiler-Küken ist, vor allem im TO, die NPY-Immunreaktivität weitaus stärker als bei gleichaltrigen, jedoch unter natürlichen Lichtbedingungen lebenden Küken.

NPY zeigt von den drei untersuchten Neuropeptidsystemen den auffallendsten Bezug zu visuellen Kerngebieten. Besonders wichtig könnte der vermutlich hemmende Einfluß des NPY über nMOT und PT auf die oberflächlichen Tectumschichten sein, denn zum einen gelangen Informationen aus dem LM der akzessorischen Bahn über den nMOT zum oberflächlichen TO und zum anderen können alle Afferenzen zum TO z.B. aus Wulst, Praetectum, VLT, GLv und mesencephalen Kernen über den PT berücksichtigt werden, da dieser über die Kollateralen des SGC die verschalteten Projektionen aus dem tiefen Tectum erhält und dadurch selbst in den oberflächlichen, direkte Opticusfasern empfangenden Schichten mit Hilfe von NPY tectale Aktivitäten modulieren kann.

Kombinierte Läsionen von SpL und PT ergeben Schwierigkeiten beim Picken von sich bewegenden Objekten (Bugbee 1979). Diese beiden Nuclei scheinen eine Rolle bei der visuomotorischen Integration zu spielen. Bei Amphibien wird von einer inhibitorischen praetectalen Kontrolle über die visuelle Informationsverarbeitung berichtet (Ewert 1984). So haben praetectale Läsionen eine Aufhebung verschiedener Hemmvorgänge, wie das Vermeiden der Aufnahme zu großer, ungeeigneter Futterstücke, zur Folge.

Außerdem könnte NPY in positiven Neuronen des rostralen nMOT, wie im IGL der Säuger, der Kollaterale aus dem retino-hypothalamischen Tractus erhält und über NPY positive Zellen zum Nucleus suprachiasmaticus projiziert, Einfluß auf die circadiane Rhythmuskontrolle nehmen, die tages- und jahreszeitliche Schwankungen in die neuroendokrinen Regelkreise des Hypothalamus und der Hypophyse einfließen läßt.

5.3.2.2. SP

SP kommt wie NPY weit verbreitet im Gehirn vor. Dem Neuropeptid wird ein erregender Effekt im ZNS nachgesagt, der zwar langsam beginnt, aber lange anhält (Otsuka und Konishi 1983). Aste et al. (1995) sehen einen deutlichen Bezug von SP zu Kerngebieten, die für die männliche Reproduktion zuständig sind wie die praeoptische Region, der Hypothalamus und das Zentrale Grau. Im Gegensatz zu NPY zeigt SP keine auffallende Assoziation zu visuellen Kerngebieten. Es scheint aber über SP produzierende Ganglienzellen der Retina direkten Einfluß als Neurotransmitter oder Neuromodulator auf die retinotectale Informationsübertragung zu nehmen. Ehrlich et al. (1984) vermuten in ihren Untersuchungen an zwei Wochen alten Tauben, daß SP eine wichtige Aufgabe bei der Entwicklung der retinotectalen Bahnen übernimmt. Bagnoli et al. (1992) und die eigenen Untersuchungen zeigen, daß auch adulte Tiere SP positive Markierungen in den Opticusfasern empfangenden Schichten enthalten. Eine Funktion von SP bei der retinotectalen Verschaltung erwachsener Tiere kann also ebenfalls angenommen werden. Die unterschiedliche Verschaltung von Information aus dem lateralen und frontalen Gesichtsfeld, wie sie Remy und Güntürkün (1991) bei der Taube beschreiben, wirft die Frage auf, ob eine retinale bzw. tectale regionale Schwankung der Neuropeptide im Zusammenhang mit der unterschiedlichen Verarbeitung der seitlichen und schnabelnahen Sehinformation steht. Die Area centralis der Retina erhält ihre Information aus dem lateralen Gesichtsfeld und projiziert in das laterale Tectum, während der schnabelnahe Bereich von der superior-temporalen Retina in das rostroventrale Tectum gesendet wird. Obwohl das Tectum in beide Verschaltungen mit einbezogen ist, scheint das schnabelnahe Gesichtsfeld verstärkt im ventralen Tectum abgebildet zu werden, während Projektionen zum Thalamus aus diesem Gebiet nahezu fehlen. Aus dem lateralen Gesichtsfeld werden die Informationen zum Tectum und zum OPT des Thalamus gesendet. Ein eindeutiger Zusammenhang zu der regionalen Variation von SP läßt sich allerdings hier nicht feststellen. Das vermehrte Vorkommen SP-erger Ganglienzellen in der dorsotemporalen Retina, wie es Ehrlich et al. (1984) beschreiben, ließe aufgrund der retinotopischen Ordnung eine verstärkte Ansammlung peptiderger Fasern bzw. Terminals im ventralen TO erwarten. Die Autoren berichten jedoch über ein gehäuftes Auftreten immunpositiver Fasern im dorsalen Tectum, was von Bagnoli et al. (1992) bestätigt wird. Diese dorsale Verstärkung könnte ihre Ursache in zusätzlichen SP markierten Fortsätzen anderer Perikaryen aus den Hirnregionen haben, die auch für die SP positiven Reaktionen in den tiefen Tectumschichten verantwortlich sind. Dafür kommen z.B. SP positive Zellen aus dem Telencephalon, rostralwärts produzierende Perikaryen aus Rückenmark und Spinalganglien oder SP-erge Zellen des Tectum selbst in Frage. In der vorliegenden Studie der Hühnergehirne fällt ein verstärktes Vorkommen der SP positiven Fasern im dorsolateralen und im ventralen Bereich des TO auf, wobei hier auch Unterschiede in den einzelnen Raumebenen beobachtet werden können. Diese Schwankungen können tatsächlich durch die unterschiedlichen Anschnitte der anatomischen Strukturen in den verschiedenen Raumebenen entstehen oder eine individuelle oder physiologisch bedingte Ursache haben. Obwohl in den eigenen Untersuchungen keine SP positiven Perikaryen im Tectum nachgewiesen werden, sprechen die übereinstimmenden Ergebnisse der anderen Autoren für das Vorkommen SP produzierender Zellen im tiefen TO, die vermutlich auch an der intrinsischen Informationsweiterleitung beteiligt sind. Die von Britto et al. (1989) beschriebene Aufgabe von SP innerhalb der Verbindung der Retina zum GLv, wird in dieser Studie durch die SP positiven grobkörnigen Markierungen, die vermutlich Terminale darstellen, im GLv bestätigt. Als mögliche Quelle dieser

Terminale müssen aber, neben retinalen Ganglienzellen, auch Zellen des visuellen Wulstes in Betracht gezogen werden. Die regionale Variation von SP im SGC unterscheidet sich in den einzelnen Raumebenen und scheint nicht im Zusammenhang mit der Zuordnung der tectalen Information auf die unterschiedlichen Rotunduseinheiten zu stehen, da die Immunreaktionen das SGC gleichmäßig von außen nach innen durchziehen, während sich die einzelnen Zelltypen verstärkt in der Peripherie oder zentral ansammeln. Eine Ansammlung der verschiedenen Zelltypen des SGC im dorsalen oder ventralen Tectum, was einen möglichen Zusammenhang zu der hier gefundenen Neuropeptidverteilung ergeben würde, wird nur bei der Taube beschrieben (Hellmann und Güntürkün 1999/2001) und scheint beim Huhn nicht zu existieren (Deng und Rogers 1998, Luksch et al. 1998).

Zweifellos spielt SP auch eine gewisse Rolle in der aviären thalamofugalen Bahn, da sich SP-erge Fasern artübergreifend im dorsalen wandnahen Thalamus anfärben lassen. Güntürkün und Karten (1991) beschreiben SP positive Fasern besonders im primären Projektionsareal LdOPT, so daß als möglicher Ursprung für die peptidergen thalamischen Fasern neben telencephalen und mesencephalen Zellen auch retinale SP-Zellen berücksichtigt werden sollten.

Das hohe Vorkommen SP-erger Fasern im ICo weist auf eine Beteiligung des Neuropeptides im Vokalisations- und Respirationssystem hin. In wie weit SP bei der Verbindung zum visuellen System mitwirkt, bleibt offen.

5.3.2.3. VIP

Innerhalb der drei visuellen Bahnen weist nur der tectofugale Weg auffallende VIP positive Strukturen auf. Die immunreaktiven granulären Konturen der ummantelten Perikaryen im TO stellen lichtmikroskopisch zu vermutende Kontaktstellen immunpositiver Terminale dar. Künzel und Blähser (1993) beschreiben die markanten Strukturen als mögliches immunzytochemisches Äquivalent zu den VIP Rezeptoren und stellen eine auffallende Übereinstimmung zwischen dem Vorkommen dieser VIP-ergen Zellkonturen und den von Hof und Dietl (1991) gefundenen Bindungsstellen für VIP fest. Der bemerkenswert gleichbleibende Abstand zwischen den ummantelten Perikaryen könnte für eine Funktion innerhalb des Umschaltvorgangs von der rein retinotopischen Abbildung der retinalen Information auf die nach Farben, Lichtintensitäten und Bewegungen eingeteilten Rotunduseinheiten sprechen. Die zugehörigen peptidproduzierenden Zellkörper liegen dann vermutlich auch innerhalb des Tectums. Für den Ursprung der übrigen VIP-ergen Fasern und Terminals des SGFS kommen neben tectalen VIP produzierenden Neuronen auch die zahlreichen immunpositiven Perikaryen des Tegmentum in Frage. Neben diesen nicht visuellen tegmental afferenzen, scheint VIP auch die Informationsverschaltung in Teilen des Praetectum, das wiederum ebenfalls zum Tectum projiziert, zu beeinflussen. Wie schon bei der Verteilung des Neuropeptides SP, läßt sich auch bei der regionalen Variation der VIP positiven Immunreaktionen im Tectum kein Zusammenhang zu der unterschiedlichen Verschaltung der Information aus dem lateralen und frontalen Gesichtsfeld erkennen. Vermutlich sind andere funktionelle Aufgaben, physiologische oder individuelle Schwankungen für die auch raumebenenabhängige Schwankung der Neuropeptidlokalisation in den Tectumgebieten verantwortlich. Eine weitere Aufgabe von VIP besteht in der Mitwirkung bei der Verbindung des visuellen Systems und des Vokalisationssystems über den ICo. VIP positive Strukturen kommen nicht nur in zahlreichen Relaisstationen vor, die für den Gesang zuständig sind (Ball et al. 1988). Sie befinden sich auch in Kerngebieten des Pons und der Medulla oblongata, die in

einen respiratorisch-vokalen Pfad eingebunden sind (Künzel und Blähser 1993). Die Autoren vermuten einen Einfluß von VIP auf die Koordination von Vokalisations-, Respirations- und kardiovaskulärem System.

Außerhalb des visuellen Systems bestätigt das gehäufte Vorkommen VIP-erger Fasern und Zellkerne in Kerngebieten des Hypothalamus und im periventrikulären Bereich seine Aufgabe innerhalb neuroendokriner Regelkreise, wie z.B. bei der Freisetzung von Prolactin und der Stimulation der Freisetzung anderer Hypophysenhormone. Künzel und Blähser (1993) beschreiben VIP positive Perikaryen im LSO, die vermutlich Bestandteil eines zirkumventrikulären Organs sind. Es wird vermutet, daß das LSO als encephaler Photorezeptor dient und so tages- oder jahreszeitlich bedingte Schwankungen in die Regelkreise der Hypophysenhormone einfließen lassen kann.

Unter Berücksichtigung des Vorkommens von VIP innerhalb des visuellen Systems könnte es also eine wichtige Rolle bei der Einbindung visueller Information in die jahreszeitlich bedingten hormongesteuerten ethophysiologischen Regelkreise, wie Brutwerbung, Nestbau, Brutverhalten usw. einnehmen.

5.3.3. Vergleich der Ergebnisse beim Vogel mit Untersuchungen bei verschiedenen Reptilienarten unter Berücksichtigung funktioneller Aspekte

5.3.3.1. Tectofugale Bahn

NPY

Medina et al. (1992) und Reiner (1992) berichten über das schichtenabhängige Vorkommen von NPY Immunreaktionen im optischen Tectum bei Reptilien. Die retinaempfangenden Schichten 2 und 3-5 des SFGS der Echse enthalten zahlreiche peptiderge Fasern, während sich in den tiefen Lagen nur Schicht 12 mit einer geringen Konzentration positiver Fasern von der immunnegativen Umgebung abhebt. Das SGP zeigt hingegen wieder, wie auch in unseren Hühnergehirnen, eine erhöhte Zahl NPY positiver Fasern. Bennis et al. (2001) beschreiben NPY positive Perikaryen im SAC des Chamäleons. Wie der aviäre, ist auch der ROT bei Echse und Chamäleon in den Untersuchungen immunnegativ. Der DVR (dorsal ventricular ridge), als telencephale Relaisstation der tectofugalen Bahn, enthält bei Echse und Chamäleon NPY-erge Fasern und einige Zellkörper, von denen auch Reiner und Oliver (1987) bei der Schildkröte berichten.

Im Praetectum entdecken Medina et al. (1992) eine auffallende Assoziation NPY-erger Fasern zu den Nuclei geniculatus praetectalis und griseus tectalis. Bennis et al. (2001) finden positive Fasern im dorsalen Praetectum und positive Perikaryen im praetectalen Nucleus posterodorsalis. Die kontroversen Berichte über NPY-erge Perikaryen im aviären PT lassen sich auch bei den Reptilien auf den vergleichbaren Nucleus praetectalis dorsalis übertragen. Während die Untersuchungen von Medina et al. (1992) bei der Echse *Gallotia* das Fehlen von peptidergen Zellkörpern im gesamten Praetectum ergeben, berichten die Autoren gleichzeitig über unveröffentlichte Beobachtungen von NPY positiven Perikaryen im Nucleus praetectalis dorsalis der Echse *Gekko gecko*. Auch Reiner et al. (1992) beschreiben bei Reptilien NPY-erge Zellkörper im Nucleus praetectalis dorsalis, die eventuell den Ursprungsort für peptiderge Fasern im optischen Tectum darstellen können. Alle Autoren finden übereinstimmend einen, mit den Ergebnissen beim Vogel vergleichbaren, peritondalen Gürtel mit zahlreichen NPY-positiven Zellkörpern und Fasern. Dieses Kerngebiet erhält, gleich seinem Äquivalent nMOT der Vögel, direkte retinale Afferenzen (Medina et al. 1992).

SP

Auch innerhalb dieses Neuropeptidsystems ergeben sich erstaunliche Parallelen zum aviären Verteilungsmuster. So finden Reiner et al. (1984) bei der Schildkröte SP positive Fasern in oberflächlichen und tiefen Tectumschichten, sowie peptiderge Perikaryen im tiefen SFGS und im SGP. Obwohl sie in den retinalen Ganglienzellen kein SP direkt nachweisen können, kommt es nach Schädigung des Nervus opticus zu einer Verringerung der Immunreaktionen in retinorecipienten Schichten, so daß auch beim Reptil eine SP-vermittelte retino-tectale Verbindung angenommen werden darf. Petkó et al. (1989) berichten über grobkörnige SP positive Reaktionen in zwei retinaempfangenden Schichten und über etwas feinere SP-erge Fasern im SGP bei der Echse. Beim Chamäleon beschreiben Bennis et al. (1994) hingegen SP positive Reaktionen nur in den Fasern der tiefen SFGS Schichten und im SGP. Zusätzlich finden sie auch positive Perikaryen in den tiefen Tectumschichten und im SGC. Der ROT bleibt bei allen Untersuchungen immunnegativ. Auch der DVR als

telencephales Zielgebiet zeigt bei keiner beschriebenen Reptilienart auffallende Immunreaktionen.

Von den, die tectofugale Bahn vermutlich beeinflussenden Kerngebieten, enthält der Ipc in den Studien von Reiner et al. (1992) und Bennis et al. (2001) positiv gefärbte Fasern. Alle Autoren beschreiben außerdem starke peptiderge Faseransammlungen im ventralen Tegmentum, besonders im Bereich der Substantia nigra (=TPc). Im Praetectum berichten Reiner et al. (1992) und Bennis et al. (2001) bei Schildkröte und Chamäleon von peptidergen Fasern in der Area praetectalis, im Nucleus dorsalis der Commissura caudalis und im LM. Der Nucleus praetectalis dorsalis hingegen bleibt, wie der PT der Vögel, immunnegativ. Im Thalamus fallen beiden Autoren geringe Mengen SP markierter Fasern im GLv auf.

VIP

Als Vergleichsstudien für das Neuropeptid VIP liegen Untersuchungen von Reiner (1990) bei der Schildkröte und von Petkó und Ihionvien (1988) bei der Echse vor. Bei beiden Reptilienarten enthalten die retinorecipienten Tectumschichten, wie beim Vogel, keine VIP-ergen Strukturen. Erst in den tiefen Schichten lassen sich bei der Schildkröte Fasern immunpositiv markieren. Mit den aviären Befunden vergleichbar, liegen im Tegmentum auch bei Schildkröte und Echse VIP positive Perikaryen. Die übrigen tectalen Zielgebiete, einschließlich des ROT, weisen keine auffallenden Immunreaktionen auf.

5.3.3.2. Thalamofugale Bahn

NPY

Sowohl Medina et al. (1992) bei der Echse, als auch Bennis et al. (2001) beim Chamäleon, beschreiben ein weit verbreitetes Netz immunpositiver Fasern im Thalamus, das nach ventral hin geringer ausgeprägt ist. Medina et al. (1992) stellen einen bemerkenswerten Bezug NPY positiver Fasern zu Relaisstationen des visuellen Systems fest, unter anderem zum optischen Tectum, den praetectalen Kernen Nucleus geniculatus praetectalis und Nucleus griseus tectalis und den thalamischen Kernen Nucleus geniculatus lateralis und Nucleus ventrolateralis. Bennis et al. (2001) berichten über NPY positive Perikaryen im Nucleus geniculatus lateralis, pars dorsalis. NPY-positive Perikaryen und Fasern kommen nach den Berichten von Medina et al. (1992), Bennis et al. (2001) und Reiner et al. (1987) in dem dorsalen Cortex von Echse, Chamäleon und Schildkröte vor.

SP

Übereinstimmend berichten die Autoren Reiner et al. (1984), Petkó und Ihionvien (1988) und Bennis et al. (1994) über auffallende SP positive Fasern im dorsolateralen und dorsomedialen Thalamus bei den verschiedenen Reptilien. Im Gegensatz zu den stark SP immunreaktiven Basalganglien der Reptilien, zeigen die Cortices zumeist nur wenige SP markierte Fasern.

VIP

Weder Petkó und Ihionvien (1989) noch Reiner et al. (1990) können auffallende Immunreaktionen in den Relaisstationen des thalamofugalen Systems nachweisen.

5.3.3.3. Akzessorische Bahn

NPY

Zwar liegen keine Berichte über auffallende Immunreaktionen im Nucleus opticus tegmenti, dem vermutlichen Äquivalent zum aviären nBOR, vor, jedoch finden Medina et al. (1992) NPY positive Fasern im LM und peptiderge Perikaryen in und um den oculomotorischen Nerv.

SP

Auch SP scheint im Nucleus opticus tegmenti der Reptilien nicht vorzukommen, Reiner et al. (1984) berichten jedoch bei der Schildkröte über ein dichtes, den Kern umgebendes SP-erges Fasernetz. Außerdem enthält auch der LM bei Schildkröte und Chamäleon SP positive Fasern. Bennis et al. (2001) entdecken positive Fasern im Nucleus nervi oculomotorius des Chamäleons.

VIP

Fehlende Immunreaktionen im Nucleus opticus tegmenti bei Schildkröte und Echse lassen die Vermutung zu, daß VIP, wie beim Vogel, im akzessorischen System der Reptilien keine wichtige Rolle einnimmt.

5.3.3.4. Hypothalamus

NPY

Es sei erwähnt, daß auch bei den Reptilien eine auffallende Anzahl NPY-positiver Perikaryen und Fasern in den Kerngebieten des Hypothalamus vorkommen. So berichten Medina et al. (1992) über ein dichtes Netz NPY positiver Fasern in dem, direkte retinale Afferenzen erhaltenden, Nucleus suprachiasmaticus.

SP

Artübergreifend enthält der Hypothalamus aller untersuchten Reptilien zahlreiche SP-erge Fasern und Perikaryen

VIP

Sowohl Reiner (1984) als auch Petkó und Ihionvien (1988) berichten über VIP-erge Zellkörper und Fasern in den Kerngebieten des Hypothalamus.

5.3.4. Phylogenetische Aspekte

Mehr als 30 Neuropeptide wurden bisher im Nervensystem der Säugetiere gefunden. Nahezu alle dieser Peptide konnten immunzytochemisch und auch immunbiochemisch in allen anderen Vertebratenklassen, teilweise auch bei Invertebraten nachgewiesen werden. Vergleichende phylogenetische Untersuchungen ergaben, dass jedes Neuropeptid eine individuelle, von den anderen Peptiden weitgehend unabhängige und in ihrem strukturellen Zusammenhang charakteristische räumliche Verteilung besitzt. Somit kann die Gesamtheit der einem Peptid zugehörigen Struktur als System definiert werden. Die Anordnung der immunreaktiven Perikaryengruppen ist räumlich unabhängig von derjenigen der klassischen neuronalen Kernareale. Der lichtmikroskopisch-immunzytochemische Nachweis ermöglicht nicht nur die Darstellung eines Peptidsystems als räumliches Kontinuum, sondern erlaubt auch seine Definition als struktureller Mittler zwischen Sinnesorganen, zentralnervösen Arealen und dem Endokrinium. Ein gutes Beispiel hierfür ist das visuell assoziierte NPY-System. Die sich in den Wirbeltierklassen wiederholenden topographischen Grundmuster der einzelnen Peptidsysteme zeigen Strukturprinzipien im Bauplan des Wirbeltiergehirns: Konstanz in Lage und Zahl der peptidergen Perikaryengruppen; Konstanz der extra- und intracerebralen Projektionsareale; Konstanz in Lage und Zusammensetzung der überlappenden Projektionsareale; Konstanz in der räumlichen Beziehung einzelner Peptidstrukturen zu intracerebralen Sinnesarealen (Blähser und Neubert 1999, Blähser 1994, Blähser und Kuenzel 1989, Blähser 1985, Blähser und Ueck 1983, Blähser 1988, Blähser 1992, Reiner 1990).

Vom Säugerpeptid abweichende Aminosäuresequenzen können Aufschluß über bestimmte Entwicklungslinien innerhalb der Evolution geben. Diese, nur in ihrer Primärstruktur veränderten Proteine, werden als Isopeptide bezeichnet. Schließlich geben auch Coexistenzen verschiedener Neuropeptide, wie sie z.B. für NPY und Somatostatin in telencephalen Hirnregionen bei Vögeln, Reptilien und Säugern beschrieben werden (Reiner und Oliver 1987, Anderson und Reiner 1990, Erichsen et al. 1991), Hinweise auf die Entwicklung von Hirnstrukturen aus dem gemeinsamen Stammamnioten.

Die drei in dieser Arbeit untersuchten Peptidsysteme NPY, SP und VIP kommen weitverbreitet im Nervensystem bei Vertebraten und Invertebraten vor. Das konzentrierte Vorkommen aller drei Neuropeptide im Hypothalamus aller Spezies unterstreicht ihre klassenübergreifende Funktion in neuroendokrinen Regelkreisen. Ihre Verteilung im visuellen System, das bei Reptilien, Vögeln und Säugern in drei Hauptbahnen und einer Verbindung zum Hypothalamus aufgeteilt werden kann, zeigt deutliche Parallelen.

Gerade NPY beweist mit seiner auffallenden Assoziation zu visuellen Strukturen bei Reptilien und Vögeln und insbesondere durch die positiven Perikaryen im peritotunden Gürtel beider Klassen seine phylogenetisch alte Geschichte (Blähser und Neubert 1999). In beiden Klassen scheint NPY die Verbindung der drei visuellen Hauptbahnen zu beeinflussen und über Zellen des peritotunden Gürtels und des Praetectum auf das Tectum einzuwirken.

Substanz P, dessen klassenübergreifendes Vorkommen unter anderem im striatonigralen Weg von Reiner et al. (1983) in verschiedenen Untersuchungen belegt wird, zeigt auch in den Tectumschichten des visuellen Systems eine entwicklungsgeschichtlich beständige Lokalisation, die sogar schon beim Frosch in retinorecipienten Tectumschichten zu entdecken ist (Kuljis und Karten 1983).

Während SP bei Vögeln und Säugern vermutlich identisch ist, scheint das SP der Reptilien in seiner Aminosäurestruktur abzuweichen. Daher ist zu vermuten, daß Säuger und Vögel das SP des Stammamnioten übernommen haben, während es sich zumindest bei einem Teil der Reptilien verändert hat (Reiner 1990).

Obwohl VIP positive Fasern übereinstimmend in tiefen Tectumschichten bei Reptilien und Vögeln beschrieben werden, scheinen VIP-erge Perikaryen im Reptilientectum nicht vorzukommen. Aufgrund des insgesamt eher geringen Vorkommens von VIP im visuellen System, zeigt sich der phylogenetische Vergleich unergiebig. Allerdings beweisen die übereinstimmende Existenz von VIP im Hypothalamus und die zahlreichen VIP-ergen Perikaryen im mesencephalen Tegmentum die evolutionäre Stabilität des Neuropeptids, die auch durch VIP positive CSF-kontaktierende Zellen an telencephalen Ventrikel bei Vögeln (Künzel und Blähser 1993) und Reptilien (Petko und Ihonvien 1988) bestätigt wird. Während VIP Rezeptoren im Gehirn von Fischen noch zu fehlen scheinen, zeigt das Amphibiengehirn schon spezifische Bindungsstellen (Dietl et al. 1990). Insgesamt läßt sich eine deutliche Übereinstimmung in der Lokalisation und damit der vermuteten Funktion der drei untersuchten Neuropeptide innerhalb der mesencephalen und diencephalen Anteile des visuellen Systems der Sauropsiden feststellen.

Shimizu und Karten (1990) beschreiben das Vorkommen aller drei Neuropeptide im aviären Wulst. Sie erkennen eine laminäre Zuordnung der Neuropeptide, die auch bei Reptilien und Säugern festgestellt werden kann. Jedoch unterscheiden sich die Verteilungsmuster in den drei Klassen wesentlich. Auch ist die Schichtenbildung des visuellen Wulstes nicht mit den einzelnen Schichten des striatalen Cortex der Säuger vergleichbar. Der aviäre Wulst und die äquivalenten Gebiete der Reptilien (dorsal cortex) und Säuger (striataler Neocortex) können in eine primäre visuelle Zone und eine primäre somatosensorische-somatomotorische Zone eingeteilt werden (Medina und Reiner 2000). Die Autoren vermuten, daß ein entsprechend unterteiltes Gebiet im Pallium des Stammamnioten existierte, das sich in den verschiedenen Klassen weiterentwickelt hat.

Zusammenfassend zeigen die visuellen Strukturen der phylogenetisch alten Hirnteile (Mes- und Diencephalon) eine starke Gemeinsamkeit in ihrer Neuropeptidverteilung, während es bei den visuellen Relaisstationen des Telencephalon zwar prinzipielle Übereinstimmungen im Vorkommen der Neuropeptide gibt, eine topographische Übereinstimmung jedoch, aufgrund der sehr unterschiedlichen Großhirnentwicklung, nicht zu erkennen ist.

6. Zusammenfassung / Summary

6.1. Zusammenfassung

Neuropeptide dienen bei der Informationsübertragung als Neurotransmitter und Neuromodulatoren. Sie können Hinweise auf zytoarchitektonische und funktionelle Zusammenhänge geben. Aufgrund ihrer evolutionären Konstanz innerhalb basaler Regelkreise leisten sie ihren Beitrag bei phylogenetischen Vergleichsstudien. Die vorliegende Arbeit beschäftigte sich mit der Verteilung der drei Neuropeptide Neuropeptid Y (NPY), Substanz P (SP) und Vasoaktives Intestinales Polypeptid (VIP) in und um Relaisstationen der drei visuellen Hauptbahnen in Di- und Mesencephalon des Haushahns. Dazu wurden immunzytochemisch behandelte, in den drei Raumebenen geschnittene Paraffinpräparate dreier Hühnergehirne untersucht. Die Ergebnisse wurden mit denen anderer Autoren bei Vögeln und Reptilien verglichen und unter funktionellen und phylogenetischen Aspekten diskutiert.

Visuelle Information verschaltet das aviäre Gehirn in drei Hauptbahnen. In der tectofugalen Bahn wird das retinale Bild im Tectum opticum verarbeitet und über den thalamischen Nucleus rotundus an das Ectostriatum weitergegeben. In der thalamofugalen Bahn gelangen Informationen aus der Retina über den thalamischen Hauptkern Nucleus opticus thalami in den visuellen Wulst. Die akzessorische Bahn verschaltet Afferenzen aus Dogielschen Ganglienzellen der Retina mit Hilfe des Tectum opticum und der Kerne Nucleus radialis opticae basalis und Nucleus lentiformis mesencephali. Zusammenfassend ergeben sich folgende Befunde:

- NPY: 1) NPY zeigt von allen drei Neuropeptiden die größte Assoziation zu Relaisstationen der drei visuellen Bahnen.
- 2) NPY positive Fasern kommen besonders im gesamten Tectum opticum sowie in den Nuclei isthmo-opticus, semilunaris, radialis opticae basalis, lentiformis mesencephali, geniculatus lateralis, pars ventralis, ventrolateralis thalami, praetectalis diffusus, in der Area optica praetectalis, im peritondalen Gürtel und in sehr geringer Konzentration in den Nuclei lateralis rostralis (anterior) thalami und dorsolateralis rostralis (anterior) thalami vor. NPY positive Perikaryen befinden sich im peritondalen Gürtel und im dorsalen Teil des Nucleus radialis opticae basalis.
- 3) Der Vergleich mit anderen Untersuchungen ergibt eine weitgehende Übereinstimmung in der Verteilung NPY-erger Reaktionen bei den verschiedenen Vogelarten. Kontroverse Berichte bestehen lediglich über das Vorkommen immunpositiver Perikaryen im Nucleus praetectalis.
- 4) Funktionell ist NPY an der Informationsverschaltung in und zwischen allen drei Bahnen beteiligt. Eine besondere Aufgabe des Neuropeptides scheint in der Beeinflussung der oberflächlichen Tectumschichten über den peritondalen Gürtel und evtl. über das Praetectum zu bestehen.
- 5) Im Reptiliengehirn wird, neben großen Übereinstimmungen in der Immunfaserverteilung, ebenfalls ein peritondaler Gürtel mit Verbindung zum Tectum opticum unterhaltenden, immunpositiven Perikaryen beschrieben.

- SP: 1) SP positive Fasern kommen besonders in oberflächlichen und tiefen Schichten des Tectum opticum, in den Nuclei intercollicularis, praetectalis diffusus, in der Area optica praetectalis, in den Nuclei geniculatus lateralis, pars ventralis und superficialis parvocellularis sowie im rostralen und lateralen Randbereich des Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior) thalami vor. Zahlreiche von immunpositiven Fasern umwobene immunnegative Perikaryen befinden sich besonders in tiefen Schichten des Tectum opticum und im Praetectum.
- 2) Während das Vorkommen SP positiver Fasern bei den verschiedenen Vogelarten nahezu übereinstimmt, beschreiben einige Autoren zusätzlich SP positive Perikaryen in den Schichten SGFS h-j und im SGC des Tectum opticum.
- 3) SP ist innerhalb der tectofugalen Bahn an der retino-tectalen Informationsvermittlung und der weiteren tectalen Verschaltung beteiligt. SP beeinflusst, zumindest in geringem Ausmaß, Verknüpfungen der thalamofugalen Bahn.
- 4) Eine SP vermittelte retinotectale Informationsweiterleitung wird auch bei Reptilien beschrieben.
- VIP: 1) VIP positive Fasern kommen besonders in den tiefen Tectumschichten, im lateralen Praetectum und in der Area optica praetectalis vor. Von immunpositiven Fasern umgebene immunnegative Perikaryen befinden sich in bemerkenswert gleichmäßigem Abstand in den tiefen Schichten des SGFS. Zahlreiche immunpositive Perikaryen verteilen sich im Tegmentum.
- 2) Untersuchungen anderer Autoren stimmen mit den Ergebnissen weitgehend überein. Zusätzlich werden immunpositive Perikaryen in tiefen Tectumschichten beschrieben.
- 3) Innerhalb der tectofugalen Bahn beeinflusst VIP intrinsische Verknüpfungen im Tectum opticum und könnte bei der Beeinflussung des Tectum durch das Praetectum eine Rolle spielen.
- 4) Bei Reptilien werden neben immunreaktiven Fasern in den tiefen Tectumschichten zahlreiche immunpositive Perikaryen im Tegmentum beschrieben.

Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen eine erstaunliche Übereinstimmung in der Verteilung der drei Neuropeptide im visuellen System in Mes- und Diencephalon bei Vögeln und Reptilien. Dies bestätigt die Theorie, daß die phylogenetisch alten Hirnteile ihre Neuropeptidlokalisationen weitgehend bewahrt haben und in ähnlicher Weise im Stammamnioten existiert haben müssen.

6.2. Summary

In the brain, neuropeptides serve as neurotransmitters and neuromodulators in circuits of information-transfer. They can be used to investigate cytoarchitectonical and functional processes. Because of their evolutionary conservation within basal circuit systems they facilitate phylogenetic-directed comparisons.

In birds afferent fibers from the retina to brain are organised in three main pathways. In the tectofugal pathway retinal information is processed by the tectum opticum and transferred to the ectostriatum via the thalamic nucleus rotundus.

In the thalamofugal pathway the nucleus opticus thalami receives retinal axons and projects to the visual Wulst.

The accessory optic system processes retinal afferents originating from displaced retinal ganglion cells of Dogiel with the participation of tectum opticum, nucleus radialis opticae basalis and nucleus lentiformis mesencephali.

The present study discusses the distribution of three neuroactive substances, neuropeptide Y (NPY), substance P (SP) and vasoactive intestinal polypeptide (VIP) within the three main pathways in di- and mesencephalon of the male chick *Gallus gallus domesticus*.

For this purpose immunostained serial paraffin-sections of chicken brains cut in frontal, sagittal and horizontal planes were investigated.

The results are discussed comparatively with reference to the avian and reptilian literature with particular emphasis on functional and phylogenetical aspects.

The main results are as follows:

- NPY: 1) Comparative studies of the three neuropeptides (SP, VIP and NPY) reveal that NPY shows the most distinct association with visual structures.
- 2) NPY-immunoreactive fibers are especially located in the entire tectum opticum, in the nuclei isthmi opticus, semilunaris, radialis opticae basalis, lentiformis mesencephali, geniculatus lateralis, pars ventralis, ventrolateralis thalami, praetectalis diffusus, in the area optica praetectalis, in the peritondal belt and in low concentration in the nuclei lateralis rostralis (anterior) thalami and dorsolateralis rostralis (anterior) thalami. NPY-immunoreactive cell bodies are evident in the peritondal belt and in the dorsal part of the nucleus radialis opticae basalis.
- 3) The comparison with other investigations reveals a corresponding distribution of NPY-immunoreactions in different birds. However, controversial reports exist concerning the occurrence of immunoreactive cell bodies in the nucleus praetectalis.
- 4) Functional NPY is involved in the processing of information-transfer in and between all three pathways. A special task of the neuropeptide may be the influence to the superficial tectum opticum via the peritondal belt and possibly via the praetectum.
- 5) The reptilian brain comprises a similar distribution of immunoreactions and immunoreactive cell bodies in the peritondal belt as well. As in birds these cell bodies project presumably to the tectum opticum.

- SP: 1) SP-immunoreactive fibers are particularly numerous in superficial and deep layers of the tectum opticum, in the nuclei intercollicularis, praetectalis diffusus, in the area optica praetectalis, in the nuclei geniculatus lateralis, pars ventralis, superficialis parvocellularis, and in the rostral and lateral edge of the nucleus dorsolateralis rostralis (anterior) thalami. Many immunonegative cell bodies are densely surrounded by immunoreactive fibers. They particularly occur in deep tectal layers and in the praetectum.
- 2) The pattern of peptide immunoreactivity is comparable to that obtained in other birds. In addition some authors describe immunoreactive cell bodies in the stratum griseum et fibrosum superficiale h-j and in the stratum griseum centrale.
- 3) Within the tectofugal pathway SP is involved in the retino-tectal information-transfer and the following tectal processes. SP influences at least to a minor extent connections within the thalamofugal pathway.
- 4) In reptiles a SP-mediated retino-tectal information-transfer is described as well.
- VIP: 1) VIP-immunoreactive fibers are particularly evident in deep tectal layers, in the lateral praetectum and in the area optica praetectalis. Immunonegative cell bodies surrounded by immunoreactive fibers are located at remarkably regular intervals in deep laminae of the stratum griseum et fibrosum superficiale. Many immunoreactive cell bodies are distributed in the tegmentum.
- 2) Comparisons with other investigations performed in birds reveal corresponding results. However, some authors refer to immunoreactive cellbodies in deep tectal layers.
- 3) Within the tectofugal pathway VIP is involved in intrinsic tectal connections and presumably acts through the influence of the praetectum on the tectum opticum.
- 4) Also in reptilian brains immunoreactive fibers in the deep tectal layers and many immunoreactive cell bodies in the tegmentum are described.

The distribution of the three neuropeptides in the visual system in mes- and diencephalon points to a remarkable correspondence between birds and reptiles. This corroborates the theory that the phylogenetically older brain areas have retained the spatial distribution of neuropeptides and therefore must have been existent in a similar way in ancestral stem amniotes.

7. Literaturverzeichnis

Adrian TE, Allan JM, Bloom SR, Ghatei MA, Rossor MN, Roberts GW, Crow TJ, Tatemoto K, Polak JM (1983)

Neuropeptide Y distribution in the human brain
Nature 306: 584-586

Ahren B, Alumets J, Ericson M, Fahrenkrug J, Fahrenkrug L, Håkanson R, Hedner P, Loren I, Melander A, Rerup C, Sundler F (1980)

VIP occurs in intrathyroidal nerves and stimulates thyroid hormone secretion
Nature 287: 343-345

Albers HE, Ferris CF (1984)

Neuropeptide Y: Role in light-dark cycle entrainment of hamster circadian rhythms
Neurosci Lett 50: 163-168

Allen YS, Adrian TE, Allen JM, Tatemoto K, Crow TJ, Bloom SR, Polak SM (1983)

Neuropeptide Y distribution in the rat brain
Science 221: 877-879

Anderson KD, Reiner A (1990)

Distribution and relative abundance of neurons in the pigeon forebrain containing somatostatin, NPY or both
J Comp Neurol 299: 261-282

Ashton N, Argent BE, Green R (1990)

Effect of vasoactive intestinal peptide, bombesin and substance P on fluid secretion by isolated rat pancreatic ducts
J Physiol (Lond) 427:471-482

Aste N, Viglietti-Panzica C, Fasolo A, Andreone C, Vaudry H, Pelletier G, Panzica GC (1991)

Localization of neuropeptide Y-immunoreactive cells and fibres in the brain of the Japanese quail
Cell Tissue Res 265: 219-230

Aste N, Viglietti-Panzica C, Fasolo A, Panzica GC (1995)

Mapping of neurochemical markers in quail central nervous system: VIP- and SP-like immunoreactivity
J Chem Neuroanat 8: 87-102

Bagnoli P, Fontanesi G, Alesci R, Erichsen JT (1992)

Distribution of neuropeptide Y, substance P, and choline acetyltransferase in the developing visual system of the pigeon and effects of unilateral retinal removal
J Comp Neurol 318: 392-414

Ball GF, Faris PL, Hartmann BK, Wingfield JC (1988)

Immunohistochemical localization of neuropeptides in the vocal control regions of two songbird species
J Comp Neurol 268: 171-180

Bargmann W (1949)

Über die neurosekretorische Verknüpfung von Hypothalamus und Neurohypophyse
Z Zellforsch 34: 610-634

Bargmann W, Lindner E, Andres KH (1967)

Über Synapsen an endokrinen Epithelzellen und die Definition sekretorischer Neurone.
Z Zellforsch 77: 282-298

- Barraco ML, Ergene E, Dunbar JC, Ganduri YL, Anderson GF (1991)**
Y2 receptors for neuropeptide Y in the nucleus of the solitary tract mediate depressor responses
Peptides 12: 691-698
- Bartho L, Holzer P (1985)**
Search for a physiological role of substance P in gastrointestinal motility
Neuroscience 63: 23-26
- Bennis M, Araneda S, Calas A (1994)**
Distribution of substance P-like immunoreactivity in the chameleon brain
Brain Res Bull 34 (4): 349-357
- Bennis M, Ba m'hamed S, Rio JP, Le Cren D, Repérant J, Ward R (2001)**
The distribution of NPY-like immunoreactivity in the chameleon brain
Anat Embryol 203 (2): 121-128
- Benowitz LI, Karten HJ (1976)**
Organization of the tectofugal pathway in the pigeon: A retrograde transport study
J Comp Neurol 167: 503-520
- Berk ML, Butler AB (1981)**
Efferent projections of the medial preoptic nucleus and medial hypothalamus in the pigeon
J Comp Neurol 203: 379-399
- Billington CJ, Briggs JE, Grace M, Levine AS (1991)**
Effects of intracerebro-ventricular injection of neuropeptide Y on energy metabolism
Am J Physiol 260: 321-327
- Bischof HJ, Niemann J (1990)**
Contralateral projections of the optic tectum in the zebra finch
(*Taenopygia guttata castanotis*)
Cell Tissue Res 262: 307-313
- Blähser S (1983)**
Topography, ontogeny and functional aspects of immunoreactive neuropeptide systems in the domestic fowl
In: Mikami S et al (eds), Avian endocrinology: Environmental and ecological perspectives Japan Sci Soc Press, Tokyo/Springer Verlag Berlin: pp 11-24
- Blähser S, Ueck M (1983)**
Immunzytochemische Studien an neuropeptidergen Systemen unter phylogenetischen Aspekten
Fortschr Vet Med 37: 196-198
- Blähser S (1985)**
Phylogenetic aspects in neuropeptidergic systems
In: Duncker HR, Fleischer G (eds) Functional morphology of vertebrates Fortschr Zoologie, Vol 30, G Fischer-Verlag, Stuttgart-New York: pp 529-532
- Blähser S (1988)**
Topographie von Neuropeptidsystemen bei Reptilien und Vögeln
Anat Anz (Suppl.) 164: 199-200
- Blähser S, Tobies S (1990)**
Structural relationship between peptide-producing neurons, and vegetative and sensory systems in the brain of the domestic fowl
In: Elsner, Roth (eds), Brain- perception- cognition, Thieme, Stuttgart New York: p 328

Blähser S, Möller W, Tasch S (1991)

Structural and functional relationship between NPY-immunoreactivity and vision-related areas in the brain of the domestic fowl

Gen Comp Endocrinology 82: 264

Blähser S (1992)

Topographical displacement of neuropeptide-producing nuclei as an indicator of evolutionary brain development

Progr Brain Res 92: 187-199

Blähser S (1994)

Neuropeptide-immunoreactive structures indicate the phylogenetic development of the brain in vertebrates

Anat Histol Embryol 23: 43-44

Blähser S, Neubert I (1999)

Phylogenetic principles in avian brain organisation

*In: Adams NJ, Slotow RH (eds) Proc 22 Int Ornithol Congr, Durban: pp 793-800
Johannesburg: Bird Life South Africa*

Blomqvist AG, Söderberg C, Lundell I, Millner RJ, Larhammar D (1992)

Strong evolutionary conservation of neuropeptide Y: Sequences of chicken, goldfish and *Torpedo marmorata* DNA clones

Proc Natl Acad Sci USA 89: 2350-2354

Bloom SR, Edwards AV (1980)

Vasoactive intestinal peptide in relation to atropine resistant vasodilation in the submaxillary gland of the cat

J Physiol 300: 41-53

Blümcke S (1960)

Vergleichend experimentell-morphologische Untersuchungen zur Frage einer retino hypothalamischen Bahn bei Huhn, Meerschweinchen und Katze

Z mikr-anat Forsch 67: 469-505

Boswell T, Millam JR, Li Q, Dunn IC (1998)

Cellular localization of neuropeptide Y mRNA and peptide in the brain of Japanese quail and domestic chicken

Cell Tissue Res 293: 31-38

Bouras C, Vallet PG, Dobrinov H, de St-Hilaire S, Constantinidis J (1986)

Substance P neuronal cellbodies in the human brain: complete mapping by immunohistofluorescence

Neurosci Lett 69: 31-36

Boxer MI, Stanford D (1985)

Projections to the posterior visual hyperstriatal region in the chick: an HRP study

Exp Brain Res 57: 494-498

Böck P (Hrsg) (1989)

Mikroskopische Technik / Romeis 17. Auflage

Urban und Schwarzenberg, München, Wien, Baltimore

Brauth E, Reiner A (1982)

A pretectal- tectal enkephalin connection: Immunohistochemical studies of homologous systems in reptiles.

Soc Neurosci Abstr. 8: 116

Breazile JE, Hartwig HG (1989)

Central nervous system

In: King AS, McLelland J (eds), Form and function in birds, Academic Press

- Breazile JE, Kuenzel WJ (1993)**
Systema nervosum centrale
In: Baumel JJ, King AS, Breazile JE, Evans HE, Van den Bere JC (eds), Handbook of avian anatomy: Nomina anatomica avium, 2nd edition The Nuttall Ornithological Club Publication No 23: pp 493-525
- Brecha N, Karten HJ, Hunt SP (1980)**
Projections of the basal optic root in the pigeon: An autoradiographic and Horseradish Peroxidase study
J Comp Neurol 189: 615-670
- Britto LRG, Hamassaki DE, Keyser KT, Karten HJ (1989)**
Neurotransmitters, receptors and neuropeptides in the accessory optic system: an immunohistochemical survey in the pigeon (*Columba livia*)
Visual Neurosci 3: 463-475
- Britto LRG, Keyser KT, Hamassaki DE, Shimizu T, Karten HJ (1989)**
Chemically specific retinal ganglion cells collaterize to the pars ventralis of the lateral geniculate nucleus
Visual Neurosci 3: 477-482
- Britto LRG, Hamassaki DE (1991)**
A subpopulation of displaced ganglion cells of the pigeon retina exhibits substance P-like immunoreactivity
Brain Res 546: 61-68
- Bugbee NM (1979)**
The basal ganglia-tectal pathway: Its role in visually-guided behavior in the pigeon (*Columba livia*)
PhD dissertation, University of Maryland, College Park, MD
- Cajal SRY (1911)**
Histologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vertébrés, Vol II
Maloine, Paris
- Casini G, Bingmann VP, Bagnoli P (1986)**
Connections of the pigeon dorsomedial forebrain studied with WGA-HRP and ³H-proline.
J Comp Neurol 245: 454-470
- Cassone VM, Moore RY (1987)**
Retinohypothalamic projection and suprachiasmatic nucleus of the house sparrow, *Passer domesticus*
J Comp Neurol 266: 171-182
- Chang MM, Leeman SE (1970)**
Isolation of sialogic peptide from bovine hypothalamic tissue and its characterization as substance P
J Biol Chem 245: 4784-4790
- Chang MM, Leeman SE, Niall HD (1971)**
Amino-acid sequence of substance P
Nature New Biol 232: 86-87
- Chan-Palay V, Yasargil G (1986)**
Immunocytochemistry of human brain tissue with a polyclonal antiserum against neuropeptide Y
Anat Embryol 174: 27-33
- Chown PJ, Ramm P, Morgan B, Frost B (1984)**
Functional analysis of LMmc of pigeon accessory optic system
Soc Neurosci Abstr 10 p 574

Clark JT, Kalra PS, Kalra SP (1985)

Neuropeptide Y stimulates feeding but inhibits sexual behavior in rats
Endocrinology 117: 2435-2439

Coons AH, Creech AH, Jones RN (1941)

Immunological properties of an antibody containing a fluorescent group
Proc Soc Exp Biol Med (NY) 47: 200-202

Chihara K, Iwasaki J, Minamitani N, Kaji H, Matsukura S, Tamaki N, Matsumoto S, Fujita T (1982)

Effect of vasoactive intestinal polypeptide on growth hormone secretion in perfused acromegalic pituitary adenoma tissues
J Clin Endocrinol Metab 54: 733-779

Chronwall BM, Dimaggio DA, Massari VJ, Pickel VM, Rugiero DA, O'Donhue TL (1985)

The anatomy of neuropeptide in the rat brain
Neuroscience 15: 1159-1181

Cowan WM, Adamson L, Powell TPS (1961)

An experimental study of the avian visual system
J Anat 95 (4): 545-563

Cowan WM (1970)

Centrifugal fibres to the avian Retina
Br med Bull 26 (2): 112-118

Cruce JAF, Cruce WLR (1978)

Analysis of the visual system in a lizard
In: Greenberg N, MacLean PD (eds), Behavior and Neurology of Lizards, NIMH: pp 79-90

Cuello AC, Kanazawa I (1978)

The distribution of substance P immunoreactive fibers in the rat central nervous system
J Comp Neurol 178: 129-150

Danger JM, Guy J, Benyamina M, Jégou S, Le Boulenger F, Coté J, Tonon MC, Pelletier G, Vaudry H (1985)

Localization and identification of neuropeptide Y (NPY)-like immunoreactivity in the frog brain
Peptides 6: 1225-1233

Dawbarn D, Hunt SP, Emson PC (1984)

Neuropeptide Y: regional distribution, chromatographic characterization and immunocytochemical demonstration in post-mortem human brain
Brain Res 296: 168-173

Del Fiacco M, Dessi ML, Levanti MC (1984)

Topographical localization of substance P in the human post-mortem brainstem. An immunohistochemical study in the newborn and adult tissue
Neuroscience 12 (2): 591-611

den Boer-Visser AM, Dubbeldam JL (2002)

The distribution of dopamine, substance P, vasoactive intestinal polypeptide and neuropeptide Y immunoreactivity in the brain of the cooled dove *Streptopelia decaocta*
J Chem Neuroanat 23: 1-27

Deng C, Rogers LJ (1998)

Organisation of the tectorotundal and SP/IPS-rotundal projections in the chick
J Comp Neurol 394: 171-185

- Dietl MM, Hof RR, Martin JL, Magistretti PJ, Palacios JM (1990)**
Autoradiographic analysis of the distribution of vasoactive intestinal peptide binding sites in the vertebrate central nervous system: a phylogenetic study
Brain Res 520: 14-26
- Dockray GJ (1994)**
Physiology of Neuropeptides
In: Physiology of the gastrointestinal tract
Leonard R Johnson (eds), Raven Press, New York
- Edvinsson L, Emson P, McCulloch J, Tatemoto K, Uddman R (1983)**
Neuropeptide Y: Cerebrovascular innervation and vasomotor effects in the cat
Neurosci Lett 43: 79-84
- Ehrlich D, Keyser KT, Karten HJ (1987)**
Distribution of substance P-like immunoreactive retinal ganglion cells and their pattern of termination in the optic tectum of chick *Gallus gallus*
J Comp Neurol 266: 220-233
- Ehrlich D, Mark R (1984)**
An atlas of the primary visual projections in the brain of the chick *Gallus gallus*
J Comp Neurol 223: 592-610
- Ehrlich D, Mark R (1984)**
Topography of primary visual centres in the brain of the chick *Gallus gallus*
J Comp Neurol 223: 611-625
- Ehrlich D, Stuchberry J (1986)**
A note on the projection from the rostral thalamus to the visual hyperstriatum of the chicken *Gallus gallus*
Exp Brain Res 62: 207-211
- Engelage J, Bischof HJ (1993)**
The organization of the tectofugal pathway in birds: A comparative review
In: Zeigler HP, Bischof HJ (eds), Vision, Brain, and Behavior in Birds
The MIT Press, Cambridge, Massachusetts, London, England
- Erichsen JT, Bingman VP, Krebs JR (1991)**
The distribution of neuropeptides in the dorsomedial telencephalon of the pigeon (*Columba livia*). A basis for regional subdivisions
J Comp Neurol 314: 478-492
- Erspamer V, Anastasi A (1962)**
Structure and pharmacological actions of eledoisin, the active endecapetide on the posterior salivary glands of Eledone.
Experientia 18: 58-59
- Erspamer V, Anastasi A, Bertaccini B, Cei JM (1964)**
Structure and pharmacological actions of physalaemin, the main active polypeptide of the skin of *Physalaemus fuscumaculatus*.
Experientia 20: 489-490
- Ewert JP (1984)**
Tectal mechanisms that underlie prey-catching and avoidance behaviors in toads
In Vanegas H (ed): Comparative Neurology of the Optic Tectum
New York: Plenum Press, 247-416
- Fite KV, Reiner A, Hunt SP (1979)**
Optokinetic nystagmus and the accessory optic system of pigeon and turtle
Brain Behav Evol 16: 192-202
- Fite KV, Brecha N, Karten HJ, Hunt SP (1981)**
Displaced ganglion cells and the accessory optic system of pigeon
J Comp Neurol 195: 279-288

Foster RE, Hall WC (1975)

The connections and laminar organization of the optic tectum in a reptile
(*Iguana iguana*)
J Comp Neurol 163: 397-426

Frawley LS, Neill JD (1981)

Stimulation of prolactin secretion in rhesus monkeys by vasoactive intestinal polypeptide
Neuroendocrinology 33: 79-83

Frimmer M (1986)

Pharmakologie und Toxikologie
Schattauer-Verlag Stuttgart New York

Funke K (1989)

Somatosensory areas in the telencephalon of the pigeon
Exp Brain Res 76: 603-638

Gallacher DV (1983)

Substance P is a functional neurotransmitter in the parotid gland
J Physiol (Lond) 342: 483-498

Gamlin PDR, Cohen DH (1986)

A Second ascending visual pathway from the optic tectum to the telencephalon in the pigeon (*Columba livia*)
J Comp Neurol 250: 296-310

Gamlin PDR, Cohen DH (1988)

The projections of the retinorecipient pretectal nuclei in the pigeon (*Columba livia*)
J Comp Neurol 269: 18-47

Gamlin PDR, Reiner A, Keyser KT, Brecha N, Karten HJ (1996)

Projection of the nucleus pretectalis to a retinorecipient layer in the pigeon (*Columba livia*)
J Comp Neurol 368: 424-438

Gersch M, Richter K (1981)

Das peptiderge Neuron
VEB Gustav Fischer Verlag, Jena

Gillis RA, Helke CJ, Hamilton BL, Norman WP, Jakobowitz DM (1980)

Evidence that substance P is a neurotransmitter of baro- and chemoreceptor afferents in the nucleus tractus solitarius
Brain Res 181: 476-481

Gozes I, Meltzer E, Rubinrout S, Brennemann DE, Fridkin M (1989)

Vasoactive intestinal peptide potentiates sexual behavior: inhibition by novel antagonist
Endocrinology 125: 2945-2949

Graham RC, Karnovsky M (1966)

The early stages of absorption of injected horseradish peroxidase in the proximal tubulus of the mouse kidney: Ultrastructural cytochemistry by a new technique
J Histochem Cytochem 14: 291-302

Griffith G (1993)

Fine structure immunocytochemistry
Springer-Verlag Berlin, Heidelberg

Güntürkün O, Karten HJ (1991)

An immunocytochemical analysis of the lateral geniculate complex in the pigeon (*Columba livia*)
J Comp Neurol 314: 721-749

- Güntürkün O, Miceli D, Watanabe M** (1993)
Anatomy of the avian thalamofugal pathway
In: Zeigler HP, Bischof HJ (eds), Vision, Brain, and Behavior in Birds, The MIT Press, Cambridge, Massachusetts, London, England
- Güntürkün O, Hahmann U** (1999)
Functional subdivisions of the ascending visual pathways in the pigeon
Behav Brain Res 98: 193-201
- Guilloff GD, Maturana HR, Varela FJ** (1987)
Cytoarchitecture of the avian ventral lateral geniculate nucleus
J Comp Neurol 264: 509-526
- Hamassaki DE, Britto LR** (1990)
Thalamic origin of neuropeptide Y innervation of the accessory optic nucleus of the pigeon (*Columba livia*)
Vis Neurosci 5 (3): 249-259
- Hart LaVail J, Cowen M** (1971)
The development of the chick optic tectum. I. Normal morphology and cytoarchitectonic development
Brain Res 28: 391-419
- Häusler G, Osterwalder R** (1980)
Evidence suggesting a transmitter or neuromodulatory role for substance P at the first synapse of the baroreceptor reflex
Naunyn-Schmiedeberg's Arch Pharmacol 314: 111-121
- Heistad DD, Marcus ML, Said SI, Gross PM** (1980)
Effect of acetylcholine and vasoactive intestinal peptide on cerebral blood flow
Am J Physiol 239: H73-H80
- Hellmann B, Güntürkün O** (1999)
Visual- field- specific heterogeneity within the tecto- rotundal projection of the pigeon
Europ J Neurosci 11: 2635-2650
- Hellmann B, Güntürkün O** (2001)
Structural organization of parallel information processing within the tectofugal visual system of the pigeon
J Comp Neurol 429: 94-112
- Hirschberger W** (1971)
Vergleichend experimentell- histologische Untersuchung zur retinalen Repräsentation in den primären visuellen Zentren einiger Vogelarten
Inaugural Dissertation, Frankfurt, Max- Planck- Institut für Hirnforschung Neurobiologische Abteilung
- Hodos W, Karten HJ** (1966)
Brightness and pattern discrimination deficits in the pigeon after lesions in the nucleus rotundus
Exp Brain Res 2: 151-167
- Hodos W, Karten HJ** (1970)
Visual intensity and pattern discrimination deficits after lesions of ectostriatum in pigeons
J Comp Neurol 140: 53-68
- Hodos W, Bonbright J** (1974)
Intensity difference thresholds in pigeons after lesions of the tectofugal and thalamofugal visual pathways
J Comp Physiol Psychol 87: 1013-1031

Hodos W, Bonbright J (1975)

Intensity and pattern discrimination after lesions of the pretectal complex, accessory optic nucleus and ventral geniculate in pigeons

Comp Neurol 161: 1-18

Hof PR, Dietl MM, Charnay Y, Martin JL, Bouras C, Palacios M, Magistretti PJ (1991)

Vasoactive intestinal peptide binding sites and fibers in the brain of the pigeon

Columbia livia: An autoradiographic and immunohistochemical study

J Comp Neurol 305: 393-411

Hsu SM, Raine L, Fanger H (1981)

The use of avidin-biotin peroxidase complex (ABC) in immunoperoxidase techniques : A comparison between ABC and unlabeled antibody (PAP) procedures.

J Histochem Cytochem 29: 577-580

Huber GC, Crosby EC (1933)

A phylogenetic consideration of the optic tectum

Proc nat Acad Sci (Wash) 19: 15-22

Hunt SP, Künzle H (1976)

Observations on the projections and intrinsic organization of the pigeon optic tectum: An autoradiographic study based on anterograde, axonal and dendritic flow

J Comp Neurol 170: 153-172

Hunt SP, Brecha N (1984)

The avian optic tectum: A synthesis of morphology and biochemistry

In: Vanegas H (ed), Comparative Neurology of the Optic Tectum

Plenum Press, New York: pp 619-648

Husband SA, Shimizu T (1999)

Efferent projections of the ectostriatum in the pigeon (*Columba livia*)

J Comp Neurol 406: 329-345

Jassik-Gerschenfeld D, Minois F, Condécourtine F (1970)

Receptive field properties of directionally selective units in the pigeon's optic tectum

Brain Res 24: 407-421

Jassik-Gerschenfeld D, Hardy O (1984)

The avian optic tectum: Neurophysiology and behavioral correlations

In: Vanegas H (ed), Comparative Neurology of the Optic Tectum

Plenum Press, New York: pp 649-686

Jungherr E (1945)

Certain nuclear groups of the avian mesencephalon

J Comp Neurol 82: 55-75

Kalra SP, Crowley WR (1984)

Norepinephrin-like effects of neuropeptide Y on LH release in the rat

Life Science 35: 1173-1176

Karten HJ (1969)

The organization of the avian telencephalon and some speculations on the phylogeny of the amniote telencephalon

In: Noback C and Petras J (eds), Comparative and Evolutionary Aspects of the Vertebrate Central Nervous System, Ann New York Acad Sci 167: 164-179

Karten HJ, Hodos W, Nauta WJH, Revzin AM (1972)

Neural connections of the visual Wulst of the avian Telencephalon. Experimental studies in the pigeon (*Columba livia*) and owl (*Speotyto cunicularia*)

J Comp Neurol 150: 253-278

- Karten HJ, Brecha N (1980)**
Lokalization of substance P immunoreactivity in amacrine cells of the retina
Nature 283: 87-88
- Karten HJ, Brecha N (1982)**
Neuropeptides in the vertebrate retina
In: Bradford HF (ed), Neurotransmitter interaction and compartmentation
Plenum Press, New York, London
- Karten HJ, Cox K, Mpodozis J (1997)**
Two distinct populations of tectal neurons have unique connections within the retinotectoretinal pathway of the pigeon (*Columba livia*)
J Comp Neurol 387: 449-465
- Katayama Y, North RA (1978)**
Does substance P mediate slow synaptic excitation within the myenteric plexus?
Nature 274:387-388
- Kato Y, Iwasaki Y, Iwasaki J, Abe H, Yanaihara N, Imura H (1978)**
Prolactin release by vasoactive intestinal peptide in rats
Endocrinology 103: 554-558
- Kimura S, Okada M, Sugita Y, Kangawa I, Manekata E (1983)**
Novel neuropeptides, neurokinin alpha and beta, isolated from porcine spinal cord
Proc Jpn Acad 59 (Ser B): 101-104
- Klüver H, Barrera E (1953)**
A method for the combined staining of cells and fibers in the nervous system.
J Neuropath Exp Neurol 12: 400-403
- Kubo T, Kihara M (1990)**
Modulation of the aortic baroreceptor reflex by neuropeptide Y, neurotensin vasopressin microinjected into the nucleus tractus solitarii of the rat
Naunyn Schmiedebergs Arch Pharmacol 342 (2): 182-188
- Kuenzel WJ (1986)**
Peptide YY and neuropeptide Y stimulate food but not water intake in an avian species
Soc Neurosc Abstr 12: 1294
- Kuenzel WJ, Blähser S (1993)**
Vasoactive intestinal polypeptide (VIP)-containing neurons: distribution throughout the brain of the chick (*Gallus domesticus*) with focus upon the lateral septal organ
Cell Tissue Res 275: 91-107
- Kuenzel WJ, McMurty J (1988)**
Neuropeptide Y: Brain localization and central effects on plasma insulin levels in chicks
Physiol Behav 44: 669-678
- Kuljis RO, Karten HJ (1982)**
Laminar organization of peptide-like immunoreactivity in the anuran optic tectum.
J Comp Neurol 212: 188-201
- Kuljis RO, Karten HJ (1985)**
Regeneration of peptide-containing retinofugal axons into the optic tectum with reappearance of a substance P-containing lamina
J Comp Neurol 240: 1-15
- Larhammer D, Blomqvist AG, Lundell I (1990)**
Strong evolutionary conservation of neuropeptide Y between mammals, chicken, goldfish and horned shark
Neuroendocrinology 52, Suppl 1: 53

Leeman SE, Hammerschlag R (1967)

Stimulation of salivary secretion by a factor extracted from hypothalamic tissue
Endocrinology 81: 803-810

Ljungdahl A, Hökfelt T, Nilsson G (1978)

Distribution of substance P-like immunoreactivity in the central nervous system of the rat. I Cell bodies and nerve terminals
Neurosci 3: 861-943

Lorén I, Emson PC, Fahrenkrug J, Björklund A, Alumets J, Hakanson R, Sundler F (1979)

Distribution of vasoactive intestinal polypeptide in the rat and mouse brain
Neurosci 4: 1953-1976

Lorenz E, Skofitsch G (1990)

Immunohistochemical localization of neuropeptide Y in the central nervous system of the dove (*Columba livia*)
In: Elsner, Roth (eds), Brain- perception- cognition, Thieme Stuttgart, New York: p 326

Luksch H, Cox K, Karten HJ (1998)

Bottlebrush dendritic endings and large dendritic fields: Motion-detecting neurons in the tectofugal pathway
J Comp Neurol 396: 399-414

Lundberg JM, Terenius L, Hökfelt T, Martling R, Tatemoto K, Mutt V, Polak J, Bloom S, Goldstein M (1982)

Neuropeptide Y (NPY)-like immunoreactivity in peripheral noradrenergic neurons and effect of NPY on sympathetic function
Acta Physiol Scand 116: 477-488

Macnamee MC, Sharp PJ, Lea RW, Sterling RJ, Harvey S (1986)

Evidence that vasoactive intestinal polypeptide is a physiological prolactin-releasing factor in the Bantam hen
Gen Comp Endocrinol 62: 470-478

Magistretti PJ, Morrison JH, Shoemaker WJ, Sapin V, Bloom FE (1981)

Vasoactive intestinal polypeptide induces glycogenolysis in mouse cortical slices: a possible regulatory mechanism for the local control of energy metabolism
Proc Natl Acad Sci USA 78: 6535-6539

Mai JK, Stephens PM, Hopf A, Cuello AC (1986)

Substance P in the human brain
Neurosci 3: 709-739

Masino T, Knudsen EI (1992)

Anatomical pathways from the optic tectum to the spinal cord subserving orienting movements in the barn owl
Exp Brain Res 92: 194-208

Maturana H R, Varela FJ (1982)

Color-opponent responses in the avian lateral geniculate: A study in the quail (*Coturnix coturnix japonica*)
Brain Res 247: 227-241

Medina L, Marti E, Artero C, Fasolo A, Puelles L (1992)

Distribution of neuropeptide Y-like immunoreactivity in the brain of the lizard *Galloti galloti*
J Comp Neurol 319 (3): 387-405

- Medina L, Smeets WJ** (1992)
Cholinergic, monoaminergic and peptidergic innervation of the primary visual centers in the brain of the lizards *Gekko gecko* and *Gallotia galloti*
Brain Behav Evol 40 (4): 157-181
- Medina L, Reiner A** (2000)
Do birds possess homologues of mammalian primary visual, somatosensory and motor cortices?
Trends Neurosci 23: 1-12
- Meier RE, Mihailovic J, Cuénod M** (1973)
Thalamic organization of the retino-thalamo-hyperstriatal pathway in the pigeon (*Columba livia*)
Exp Brain Res 19: 351-364
- Miceli D, Peyrichoux J, Repérant J** (1975)
The retino-thalamo-hyperstriatal pathway in the pigeon (*Columba livia*)
Brain Res 100: 125-131
- Miceli D, Marchand L, Repérant J, Rio JP** (1990)
Projections of the dorsolateral anterior complex and adjacent thalamic nuclei upon the visual Wulst in the pigeon
Brain Res 518: 317-323
- Miceli D, Repérant J, Marchand L, Rio JP** (1993)
Retrograde transneuronal transport of the fluorescent dye Rhodamine β -isothiocyanate from the primary and centrifugal visual systems in the pigeon
Brain Res 601: 289-298
- Miceli D, Repérant J, Bertrand C, Rio JP** (1999)
Functional anatomy of the avian centrifugal visual system
Behav Brain Res 98: 203-210
- Moore RY** (1983)
Organization and function of the central nervous system circadian oscillator: the suprachiasmatic hypothalamic nucleus
Fed Proc 42: 2783-2789
- Mutt V, Said SI** (1974)
Structure of porcine vasoactive intestinal octapeptide. The aminoacid sequence. Use of kallikrein in its determination
Eur J Biochem 42: 581-589
- Neubert IK** (1998)
Neuropeptidische Fasern im dorsalen Vaguskomplex des Haushahns, *Gallus domesticus*.
Eine computergestützte licht- und elektronenmikroskopische Studie
Dissertation: Institut für Anatomie und Zytobiologie der JLU Gießen
- Northcutt RG, Butler AB** (1974)
Evolution of reptilian visual systems: Retinal projections in a nocturnal lizard, *Gekko gecko* (Linnaeus)
J Comp Neurol 157: 453-466
- Nilsson A** (1975)
Structure of the vasoactive intestinal octapeptide from chicken intestine. The aminoacid sequence
FEBS Lett 60: 322-326

Norgren RB Jr, Silver R (1990)

Distribution of vasoactive intestinal peptide-like and neurophysin-like immunoreactive neurons and acetylcholinesterase staining in the ring dove hypothalamus with emphasis on the question of an avian suprachiasmatic nucleus
Cell Tissue Res 259: 331-339

Obata-Tsuto HL, Okamura H, Tsuto T, Terabayashi H, Fukui K, Yanaihara N, Iyata Y (1983)

Distribution of the VIP-like immunoreactive neurons in the cat central nervous system
Brain Res Bull 5: 653-660

Oliva D, Nicosia S, Spada A, Giannattasio GL (1982)

VIP stimulates ACTH release and adenylate cyclase in human ACTH-secreting pituitary adenomas
Eur J Pharmacol 83: 101-105

Otsuka M, Konish S, Yanagisawa M, Akagi H (1984)

Role of substance P as neurotransmitter in a slow spinal reflex
Biomed Res Supp 5: 85-90

Ottesen B, Hansen B, Fahrenkrug J, Fuchs AR (1984)

Vasoactive intestinal peptide stimulates oxytocin and vasopressin release from the neurohypophysis
Endocrinology 15: 1648-1650

Pateromichelakis S (1979)

Response properties of units in the lateral geniculate nucleus of the domestic chick (*Gallus domesticus*)
Brain Res 167: 281-296

Péczely P, Kiss JZ (1988)

Immunoreactivity to vasoactive intestinal polypeptide (VIP) and thyrotropin-releasing hormone (TRH) in hypothalamic neurons of the domesticated pigeon (*Columba livia*). Alterations following lactation and exposure to cold
Cell Tissue Res 251: 485-494

Pelletier G, Gay J, Allen YS, Polak JM (1984)

Electron microscopic immunocytochemical localization of neuropeptide Y (NPY) in the rat brain
Neuropeptides 4:319-324

Petkó M, Ihionvien M (1989)

Distribution of substance P, vasoactive intestinal polypeptide and serotonin immunoreactive structures in the central nervous system of the lizard, *Lacerta agilis*
J Hirnforsch 30 (4): 415-423

Pries C (1995)

Arginin-Vasotocin und Neuropeptid Y im Nucleus paraventricularis des Haushahns, *Gallus domesticus*

Inaugural-Dissertation Institut für Anatomie und Zytobiologie der JLU Gießen

Proudman JA, Opel H (1983)

Stimulation of prolactin and growth hormone secretion from turkey pituitary cells
Poultry Sci 62: 1484-1485

Reiner A, Brauth SE, Kitt CA, Karten HJ (1980)

Basal ganglionic pathways to the tectum: Studies in reptiles
J Comp Neurol 193: 565-589

- Reiner A, Brecha NC, Karten HJ (1982)**
Basal ganglia pathways to the tectum: The afferent and efferent connections of the lateral spiriform nucleus of pigeon
J Comp Neurol 208: 16-36
- Reiner A, Karten HJ, Solina AR (1983)**
Substance P: localization within paleostriatal-tegmental pathways in the pigeon
Neuroscience 9: 61-85
- Reiner A, Krause JE, Keyser KT, Eldred WD, McKelvy JF (1984)**
The distribution of substance P in turtle nervous system: a radio immunoassay and immunohistochemical study
J Comp Neurol 226 (1): 50-75
- Reiner A, Oliver JR (1987)**
Somatostatin and neuropeptide Y are almost exclusively found in the same neurons in the telencephalon of the turtles
Brain Res 426: 149-156
- Reiner A (1992)**
Neuropeptides in the nervous system
In: Gans C, Ulinski PS (eds), Biology of Reptilia
Chicago, University of Chicago Press
- Reiner A (1994)**
Laminar distribution of the cells of origin of ascending and descending tectofugal pathways in turtles: Implications for the evolution of tectal lamination
Brain Behav Evol 43: 254-292
- Remy M, Güntürkün O (1991)**
Retinal afferents to the tectum opticum and the nucleus opticus principalis thalami in the pigeon
J Comp Neurol 305: 57-70
- Repérant J, Angaut P (1977)**
The retinotectal projections in the pigeon: An experimental optical and electron microscope study
Neuroscience 2:119-140
- Repérant J, Miceli D, Raffin JP (1977)**
Transneuronal transport of tritiated fucose and proline in the avian visual system
Brain Res 121: 343-347
- Repérant J, Miceli D, Vesselkin NP, Molotochnikoff S (1989)**
The centrifugal visual system of vertebrates: A century-old search reviewed
Int Rev Cytol 118: 115-171
- Repérant J, Rio JP, Ward R, Hergueta S, Miceli D, Lemire M (1990)**
Comparative analysis of the primary visual system of reptiles
In: Gans C und Ulinski PS (eds), Biology of Reptilia
Chicago, University of Chicago Press: pp 175-227
- Revzin AM, Karten H (1966)**
Rostral projections of the optic tectum and the nucleus rotundus in the pigeon
Brain Res 3: 264-276
- Rio JP, Villalobos J, Miceli D, Repérant J (1983)**
Efferent projections of the visual Wulst upon the nucleus of the basal optic root in the pigeon
Brain Res 271: 145-151

Rogers LJ, Miles AF (1972)

Centrifugal control of the avian retina
V Effects of lesions of the isthmo-optic nucleus on behaviour
Brain Res 48: 147

Romeis (1989)

Böck P (Hrsg), *Mikroskopische Technik / Romeis 17. Auflage*
Urban und Schwarzenberg, München, Wien, Baltimore

Said SI, Mutt V (1970)

Polypeptide with broad biological activity: isolation from small intestine
Science 169: 1217-1218

Scharrer E, Scharrer B (1963)

Neuroendocrinology
Columbia Univ Press, New York, London

Sharma SC, Berthoud VM, Breckwoldt R (1989)

Distribution of substance P-like immunoreactivity in the goldfish brain
J Comp Neurol Jan 1 279 (1): 104-116

Shimizu T, Taira N (1979)

Assessment of the effects of vasoactive intestinal peptide (VIP) on blood flow through and salivation of the dog salivary gland in comparison with those of secretin, glucagon and acetylcholine
Br J Pharmacol 65: 683-687

Shimizu T, Karten HJ (1990)

Immunohistochemical analysis of the visual Wulst of the pigeon (*Columba livia*)
J Comp Neurol 300: 346-369

Shimizu T, Bowers AN (1999)

Visual circuits of the avian telencephalon: evolutionary implications
Behav Brain Res 98: 183-191

Sims KB, Hoffman DL, Said SI, Zimmerman EA (1980)

Vasoactive intestinal polypeptide (VIP) in mouse and rat brain:
An immunocytochemical study
Brain Res 186: 165-183

Steinman JL, Cherkin A, Morley JE (1986)

Effects of pancreatic polypeptides on food intake in chicks
Fed Proc 45: 601

Sternberger LA, Hardy PH, Cuculis JJ, Meyer HG (1970)

The unlabeled antibody-enzyme method of immunohistochemistry. Preparation and properties of soluble antigen-antibody complex (horseradish peroxidase-antihorseradish peroxidase) and its use in identification of spirochaetes
J Histochem Cytochem 18: 315-333

Stobie KM, Weick RF (1989)

Vasoactive intestinal peptide inhibits luteinizing hormone secretion: an inhibition is not mediated by dopamine
Neuroendocrinology 49: 597-603

Székeley AD, Csillag A, Görcs T (1992)

Neuropeptide Y innervation of retinorecipient layers of chick optic tectum
J Neurocytol 2: 148-156

Tatemoto K (1982)

Neuropeptide Y: complete amino acid sequence of the brain peptide
Proc Natl Acad Sci USA 79: 5485-5489

- Tatemoto K, Carlquist M, Mutt V (1982)**
Neuropeptide Y-A novel brain peptide with structural similarities to peptide YY and pancreatic polypeptide
Nature 296: 659-660
- Tatemoto K, Lundberg JM, Jormvall H, Mutt V (1985)**
Neuropeptide K: Isolation, structure and biological activities of a novel brain tachykinin
Biochem Biophys Res Commun 128: 947-953
- Tömböl T, Egedi G, Nemeth A (1995)**
Some data on connections of neurons of nuclei isthmi of the chicken
J Brain Res 36 (4): 501-508
- Ulinski PS, Nautiyal J (1988)**
Organization of retinogeniculate projections in turtles of the genera *Pseudemys* and *Chrysemys*
J Comp Neurol 276: 92-112
- Vallarino M, Danger JM, Fasolo A, Pelletier G, Saint-Pierre S, Vaudry H (1988)**
Distribution and characterization of neuropeptide Y in the fish brain
Brain Res 448: 67-76
- Vandesande F (1979)**
A critical review of immunocytochemical methods for light microscopy
J Neurosci Meth 1: 3-23
- Verstappen A, Van Reeter O, Vaudry H, Pelletier G (1986)**
Demonstration of a neuropeptide Y (NPY)-like immunoreactivity in the pigeon retina
Neurosci Lett 70: 193-197
- von Euler US, Gaddum JH (1931)**
An unidentified depressor substance in certain tissue extracts
J Physiol (Lond) 72: 74-87
- Wahlestedt C, Skagerberg G, Ekman R, Heilig M, Sundler F, Hakanson R (1987)**
Neuropeptide Y in the area of the hypothalamic paraventricular nucleus activates the pituitary-adreno-cortical axis in the rat brain
Brain Res 417: 33-38
- Wang YC, Jiang S, Frost BJ (1992)**
Visual processing in pigeon nucleus rotundus: Luminance, color, motion and looming subdivisions
Visual Neurosci 10: 21-30.
- Wang Y, Gu Y, Wang SR (2000)**
Modulatory effects of the nucleus of the basal optic root on rotundal neurons in pigeons
Brain Behav Evol 56: 287-292
- Weller TH, Coons AH (1954)**
Fluorescent antibody studies with agents of varicella and herpes zoster propagated in vitro
Proc Soc Exp Biol Med (NY) 86: 789-794
- White MC, Adams EF, Loizou M, Mashiter K (1982)**
Vasoactive intestinal peptide stimulates adrenocorticotropin release from human corticotropinoma cells in culture: interaction with arginine vasopressin and hydrocortisone
J Clin Endocrinol Metab 55: 967-972

Wild JM (1989)

Pretectal and tectal projections to the homologue of the dorsal lateral geniculate nucleus in the pigeon: an anterograde and retrograde tracing study with cholera toxin conjugated to horseradish peroxidase

Brain Res 479: 130-137

Willoughby JO, Blessing WW (1987)

Neuropeptide Y injected into the supraoptic nucleus causes secretion of vasopressin in unanesthetized rat

Neurosci Lett 75: 17-22

Yamada S, Mikami S, Yanaihara N (1982)

Immunohistochemical localization of vasoactive intestinal polypeptide (VIP)-containing neurons in the hypothalamus of the Japanese quail,

Coturnix coturnix

Cell Tissue Res 226: 13-26

Yuwiler A (1983)

Light and agonists alter pineal N-acetyl-transferase induction by vasoactive intestinal polypeptide

Science 220: 1082-1083

Danksagung

Bedanken möchte ich mich bei allen, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben:

Mein herzlicher Dank gilt zunächst Frau Prof. Dr. S. Blähser für die Vergabe des Themas und ihre stets freundliche Unterstützung und Beratung.

Herrn Prof. Dr. G. Hummel möchte ich für sein Interesse und für die Freundlichkeit danken, meine Arbeit am Fachbereich Veterinärmedizin zu vertreten.

Mein besonderer Dank gilt Frau Dr. Inge Neubert und Frau Sabine Tasch, die zu jeder Zeit ein offenes Ohr für meine Probleme und Fragen hatten.

Des weiteren danke ich meinen Mitdoktoranden Marion Kolsch, Torsten Hofmann, Carsten Haust und Eva Wenners für die unzähligen interessanten und lustigen fachlichen und nicht fachlichen Gespräche.

Ein ganz herzliches Dankeschön geht an Prof. Dr. R. Snipes für die freundliche Unterstützung bei der englischen Zusammenfassung.

Danken möchte ich auch Susanne Jurtscha, meinem Bruder Karsten und meinem Mann Andreas für die unbezahlbare Hilfe bei allen Computerfragen. Meiner ganzen Familie danke ich für ihre unerschütterliche Geduld und Liebe.

Dankbar bin ich für die Freundschaften, die im Arbeitskreis entstanden sind und zu deren Erhalt und Erneuerung nicht zuletzt Frau Prof. Dr. Blähser mit ihren alljährlichen Treffen beiträgt.

Danksagung

Bedanken möchte ich mich bei allen, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben:

Mein herzlicher Dank gilt zunächst Frau Prof. Dr. S. Blähser für die Vergabe des Themas und ihre stets freundliche Unterstützung und Beratung.

Herrn Prof. Dr. G. Hummel möchte ich für sein Interesse und für die Freundlichkeit danken, meine Arbeit am Fachbereich Veterinärmedizin zu vertreten.

Mein besonderer Dank gilt Frau Dr. Inge Neubert und Frau Sabine Tasch, die zu jeder Zeit ein offenes Ohr für meine Probleme und Fragen hatten.

Des weiteren danke ich meinen Mitdoktoranden Marion Kolsch, Torsten Hofmann, Carsten Haust und Eva Wenners für die unzähligen interessanten und lustigen fachlichen und nicht fachlichen Gespräche.

Ein ganz herzliches Dankeschön geht an Prof. Dr. R. Snipes für die freundliche Unterstützung bei der englischen Zusammenfassung.

Danken möchte ich auch Susanne Jurtscha, meinem Bruder Karsten und meinem Mann Andreas für die unbezahlbare Hilfe bei allen Computerfragen. Meiner ganzen Familie danke ich für ihre unerschütterliche Geduld und Liebe.

Dankbar bin ich für die Freundschaften, die im Arbeitskreis entstanden sind und zu deren Erhalt und Erneuerung nicht zuletzt Frau Prof. Dr. Blähser mit ihren alljährlichen Treffen beiträgt.

Abkürzungsverzeichnis

zum Ausklappen

Nomenklatur entspricht, wenn nicht anders vermerkt, Nomina anatomica avium

AI	Archistriatum intermedium
AL	Ansa lenticularis
ALA	Nucleus ansae lenticularis rostralis (anterior)
ALP	Nucleus ansae lenticularis caudalis (posterior)
AOP	Area optica praetectalis (Repérant et al.1977)
BC	Brachium conjunctivum
CA	Commissura rostralis (anterior)
Cb	Cerebellum
CO	Chiasma opticum
CP	Commissura caudalis (posterior)
CT	Commissura tectalis
CVS	zentrifugales visuelles System
DGC	verlagerte Ganglienzellen von Dogiel
DLA	Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior) thalami
DLAlr	Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior), pars laterorostralis (Miceli et al.1975)
DLAmc	Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior), pars magnocellularis (Miceli et al.1975)
DLL	Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior), pars lateralis (Miceli et al.1975)
DLLd	Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior), pars lateralis, pars dorsalis Miceli et al.1975)
DLLI	Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior), pars laterolateralis (Güntürkün und Karten 1991)
DLLm	Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior), pars lateromedialis (Güntürkün und Karten 1991)
DLLv	Nucleus dorsolateralis rostralis (anterior), pars lateralis, pars ventralis (Miceli et al.1975)
DLM	Nucleus dorsolateralis, pars medialis thalami
DLP	Nucleus dorsolateralis caudalis (posterior) thalami
DMA	Nucleus dorsomedialis rostralis (anterior) thalami
DMP	Nucleus dorsomedialis caudalis (posterior) thalami
DSD	Decussatio supraoptica dorsalis
E	Ectostriatum
EN	Ektopische Neurone (Repérant 1989)
Ep	ectostriatale Hüllschicht
FLM	Fasciculus longitudinalis medialis
FPL	Fasciculus prosencephali lateralis
FRL	Formatio reticularis lateralis
GCt	Substantia grisea centralis
GLd	Nucleus geniculatus lateralis, pars dorsalis
GLdp	Nucleus geniculatus lateralis, pars dorsalis principalis
GLv	Nucleus geniculatus lateralis, pars ventralis
HA	Hyperstriatum accessorium
HD	Hyperstriatum dorsale
HIS	Hyperstriatum intercalatum supremum
HIP	Tractus habenulo-interpeduncularis
HL	Nucleus habenularis lateralis
HM	Nucleus habenularis medialis
Hy	Hypothalamus
ICo	Nucleus intercollicularis
Imc	Nucleus isthmi, pars magnocellularis
IO	Nucleus isthmo-opticus
Ipc	Nucleus isthmi, pars parvocellularis
IPS	Nucleus interstitio-praetecto-subpraetectalis
LA	Nucleus lateralis anterior thalami
LdOPT	Nucleus lateralis dorsalis nuclei optici principalis thalami (Güntürkün und Karten 1991)
LHy	Regio lateralis hypothalami
LLd	Nucleus lemnisci lateralis, pars dorsalis

LLi	Nucleus lemnisci lateralis, pars intermedia
LM	Nucleus lentiformis mesencephali
LMmc	Nucleus lentiformis mesencephali, pars magnocellularis
LMpc	Nucleus lentiformis mesencephali, pars parvocellularis
LoC	Locus ceruleus
MLd	Nucleus mesencephalicus lateralis, pars dorsalis
Mn V	Nucleus motorius nervi trigemini
MPv	Nucleus mesencephalicus profundus, pars ventralis
nMOT	Nucleus marginalis tractus optici (Güntürkün und Karten 1991)
N V	Nervus trigeminus
N VIIIv	Nervus octavus, pars vestibularis
nBOR	Nucleus radialis opticae basalis
nPrV	Nucleus sensorius principalis nervi trigemini
NPY	Neuropeptid Y
nTSM	Nucleus tractus septomesencephali
OM	Tractus occipitomesencephalicus
OPT	Complexus principalis opticus thalami
OV	Nucleus ovoidalis
P	Pons
Pap	Nucleus papillioformis
PD	Nucleus praetectalis diffusus
PL	Nucleus pontis lateralis
PT	Nucleus praetectalis
QF	Tractus quintofrontalis
RGC	retinale Ganglienzelle
ROT	Nucleus rotundus
Ru	Nucleus ruber
SAC	Stratum album centrale
SNC	Nucleus suprachiasmaticus
SGC	Stratum griseum centrale
SGFS	Stratum griseum et fibrosum superficiale
SGP	Stratum griseum periventriculare
SLu	Nucleus semilunaris
SMe	Stria medullaris
SO	Stratum opticum
SP	Substanz P
SPC	Nucleus superficialis parvocellularis thalami
SpL	Nucleus spiriformis lateralis
SpM	Nucleus spiriformis medialis
SpRT	Nucleus suprarotundus (Güntürkün und Karten 1991)
SPT	Nucleus subpraetectalis
SRt	Nucleus subrotundus
T	Nucleus triangularis
Tel	Telencephalon
TIO	Tractus isthmo-opticus
TO	Tectum opticum
TOV	Tractus nuclei ovoidalis
TPc	Nucleus tegmenti pedunculo-pontinus, pars compacta (Substantia nigra)
TrO	Tractus opticus
TSM	Tractus septomesencephalicus
V III	Ventriculus tertius
VIP	Vasoaktives Intestinales Polypeptid
VL	Ventriculus lateralis
VLT	Nucleus ventrolateralis thalami
VT	Ventriculus tecti mesencephali
vW	visueller Wulst