Aus dem Anatomischen Institut Tübingen Abteilung Zelluläre Neurobiologie Abteilungsleiter: Professor Dr. H.-J. Wagner

Darstellung der primären visuellen Areale im Gehirn einer Echse (*Anolis carolinensis, Squamata*) durch anterogrades Tracing

Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Medizin

der Medizinischen Fakultät der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von Alberta-May Daraban, geb. Giuroiu aus Bukarest (Rumänien) 2003

Dekan:

Professor Dr. C. D. Claussen

1. Berichterstatter: Professor Dr. H.-J. Wagner

2. Berichterstatter: Professor Dr. U. Schiefer

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	1
1.1. Anolis carolinensis	1
1.2. Das Auge bei Anolis carolinensis	1
1.3. Primäre visuelle Areale bei Reptilien	2
1.4. Thema der Arbeit	4
2. Material und Methoden	5
2.1. Versuchstiere	5
2.2. Chemikalien	5
2.3. Versuchsdurchführung	6
2.3.1. Injektion, Inkubation, Präparation und Herstellung der Schnitte	.6
2.3.2. Immunhistochemie mit anschließender DAB-Reaktion	7
2.3.3. Nissl-Färbung	7
2.4. Auswertung	8
3. Ergebnisse	9
3.1. Tractus opticus	10
3.2. Kontralaterale Projektionen	10
3.2.1. Hypothalamuskerne	10
3.1.2. Visuelle Thalamuskerne	11
3.2.3. Praetectale Kerne	12
3.2.4. Tectum opticum	13
3.2.5. Tegmentum mesencephali	14
3.3. Ipsilaterale Projektionen	14
4. Diskussion	40
4.1. Diskussion der Methoden	40
4.1.1. Cholera Toxin B als anterograder Tracer	40
4.1.2. Schnittdicke	40

4.1.3. Nomenklatur	40
4.2. Vergleich der Ergebnisse	41
4.3. Kontralaterale Projektionen	43
4.3.1. Hypothalamuskerne	43
4.3.2. Visuelle Thalamuskerne	43
4.3.3. Praetectale Kerne	45
4.3.4. Tectum opticum	46
4.3.5. Tegmentum mesencephali und Nucleus opticus tegmenti	47
4.4. Tractus opticus und ipsilaterale Projektionen	48
4.5. Schlussfolgerung	48
5. Zusammenfassung	50
6. Abkürzungsverzeichnis	52
7. Literaturverzeichnis	53
8. Anhang	55
Danksagung und Lebenslauf	

1. Einleitung

1.1. Anolis carolinensis

Anolis carolinensis ist eine tagaktive Echse, die in Nordamerika beheimatet ist und zur Familie der Leguane (*Iguanidae*) gehört.

Anolis carolinensis ist eine vorwiegend visuell geleitete Echse (Fite und Lister, 1981). Sie besitzt hochentwickelte, sehr bewegliche Augen mit hoher Photorezeptordichte in der Netzhaut (Rochon-Duvigneaud, 1943).

1.2. Das Auge bei Anolis carolinensis

Das Auge von *Anolis carolinensis* ist bereits in früheren Arbeiten untersucht worden. Dabei ist aufgefallen, dass es (im Gegensatz zu anderen Echsen) zwei Foveae besitzt (Fite und Lister, 1981; Makaretz und Levine, 1979).

Es ist die einzige Wirbeltiergruppe abgesehen von manchen Vogelarten (Maldonado et al., 1988), die zwei Foveae besitzt.

Es gibt eine zentrale, tiefe Fovea und eine temporale, flachere Fovea, die in ihrer Breite und Tiefe innerhalb der Gattung Anolis variiert. Neuroanatomisch fallen verschiedene quantitative Beziehungen auf (Fite und Lister, 1981):

In der zentralen Fovea von Anolis gibt es eine höhere, mit der Größe des Auges korrelierende Ganglienzelldichte als in der temporalen Fovea. Es wurden außerdem die Tiefe der Foveae und die Dichte der Fotorezeptoren in Augen der Gattung Anolis untersucht. Diese Daten wurden mit Ergebnissen bei bifoveaten Raubvögeln verglichen und als identisch befunden (Fite und Rosenfield-Wessels, 1975).

Bei bifoveaten Taggreifvögeln hat man die beiden Foveae auf ihre Funktion hin untersucht.

Die zentrale Fovea ist für Panorama und Diskrimination weit entfernter Objekte zuständig, während eine zweite, temporale Fovea für das räumliche Sehen und die Diskrimination naher Objekte verantwortlich gemacht wird (Martinoya et al., 1983).

Maldonado et al. stellten andererseits fest, dass die zentrale Fovea mit der Fixation sich schnell bewegender Objekte assoziiert zu sein scheint, während die temporale Fovea für das Fixieren langsamer oder statischer Objekte verantwortlich gemacht wird. (Maldonado et al., 1988). Die temporale Fovea deckt das frontale, binokulare sich überlappende Gesichtsfeld ab, während eine zentrale Fovea bei vielen Tieren keine Überlappung der Gesichtsfelder ermöglicht. Durch die Überlappung der Gesichtsfelder kann räumliches Sehen (Stereopsis) ermöglicht werden.

Bei bifoveaten Eulen aber auch bei anderen bifoveaten Vöglen ist Stereopsis nachgewiesen worden (Bravo und Pettigrew, 1981; Martin und Katzir, 1999).

Bei Anolis fehlt der experimentelle Nachweis, dass das Vorhandensein zweier Foveae Stereopsis ermöglicht.

Zum Verständnis der zentralen visuellen Reizverarbeitung sind anatomische Untersuchungen der Sehbahn und der primären visuellen Areale bei *Anolis carolinensis* hilfreich.

1.3. Primäre visuelle Areale bei Reptilien

Die primären visuellen Areale bei Reptilien lassen sich schematisch darstellen (Abb. 1). Sie bestehen oft aus einem einzelnen hypothalamischen Zentrum (Nucleus suprachiasmaticus). Es finden sich bis zu fünf thalamische Zentren (Nucleus ventrolateralis, Nucleus geniculatus lateralis pars ventralis, Nucleus geniculatus lateralis pars dorsalis, Nucleus ovalis und Nucleus dorsolateralis anterior). Es gibt vier praetectale Zentren (Nucleus geniculatus pretectalis, Nucleus lentiformis mesencephali, Nucleus posterodorsalis und Nucleus griseus tectalis). Ferner werden die oberflächlichen Schichten des Tectum opticum und der Nucleus opticus tegmenti dazugezählt (Repérant et al., 1992).



Abb. 1: Primäres visuelles System bei Reptilien

Links: ipsilaterale Projektionen, rechts: kontralaterale Projektionen Inkonstante Projektionen: gestrichelte Linien,

Mittellinie: vertikale unterbrochene Linie

Abkürzungen: CGD Corpus geniculatus pars dorsalis, DL Nucleus dorsolateralis, GLv Nucleus geniculatus lateralis pars ventralis, LM Nucleus lentiformis mesencephali, OT Nucleus opticum tegmenti, PD Nucleus posterodorsalis, TE.ME tegmentum mesencephali, TOA tractus opticus anterioris, TOB Tractus opticus basalis, TOI Tractus opticus lateralis, TOm Tractus opticus medialis, TOM tractus opticus marginalis, SC Nucleus suprachiasmaticus, SAC Stratumalbum centrale, SGFS Stratum griseum et fibrosum superficiale, SFP Stratum fibrosum periventriculare, SGC Stratum griseum centrale, SGP Stratum griseum periventriculare, SOP Stratum opticum, VLT Nucleus ventrolateralis thalami

(Repérant et al., 1992)

1.4. Thema der Arbeit

Die primären visuellen Areale bei *Anolis carolinensis* sind in einer früheren Arbeit bereits erwähnt worden (Butler und Northcutt, 1971).

Bislang gibt es aber keine aktuelle Publikation über die primären visuellen Areale bei *Anolis carolinensis.*

Ziel der Arbeit ist es, die primären visuellen Areale nachzuweisen, zu identifizieren und mit denen anderer Echsen zu vergleichen.

Thema der Arbeit:

Darstellung der primären visuellen Areale im Gehirn einer Echse (Anolis carolinensis; Squamata) durch anterogrades Tracing.

Als Versuchstier dient *Anolis carolinensis*. Die Darstellung der primären visuellen Areale erfolgte mittels eines anterograden Tracers (Cholera Toxin B).

2. Material und Methoden

Die Darstellung der primären Sehbahn von *Anolis carolinensis* erfolgte durch anterogrades Tracing mit Cholera Toxin B. Diese Methode wurde schon an anderen Tieren erprobt, wie zum Beispiel an Schildkröten, (Reiner,Zhang und Eldred 1996), Hühnern (Wu et al., 1999) oder Ratten (Tanaka et al., 1997).

Cholera Toxin B wird in vivo durch zelluläre Transportmechanismen bis zu den primären visuellen Arealen befördert und kann dort mithilfe verschiedener immunhistochemischer Methoden nachgewiesen werden. Wir haben uns nach dem Protokoll von Mpodozis et al. gerichtet, der diese Methode an Tauben erprobte (Mpodozis et al., 1996).

2.1. Versuchstiere

Bei unseren Versuchstieren handelt es sich um die Echse *Anolis carolinensis*. Die Tiere wurden aus dem Tierhandel bezogen und wurden bis zum Versuchsbeginn im Anatomischen Institut der Universität Tübingen gehalten.

2.2. Chemikalien

Cholera Toxin B (List Biological Laboratories, Campbell, USA) BSA (Rinderserumalbumin)(Sigma, Deideshofen) Anti-Cholera Toxin B-IgG (aus der Ziege)(List Biological Laboratories, Campbell, USA) Biotin-gekoppelter Anti-Ziege-IgG (aus dem Kaninchen)(Vector Laboratories, Burlingame, USA) ABC-Standard Kit (Vector Laboratories, Burlingame, USA) DAB (Merck,Darmstadt) Gelatine (Sigma, Deideshofen)

Thionin, Eisessig, NaOH, Ethanol, Propanol, Xylol, Depex, Pufferlösung (Phosphat

Saline Buffer, PBS) und Fixationslösung wurden vom Labor der AG Wagner zur Verfügung gestellt.

2.3. Versuchsdurchführung

2.3.1. Injektion, Inkubation, Präparation und Herstellung der Schnitte

Die Versuchstiere wurden zunächst mit Isofluran narkotisiert. Anschließend injizierten wir 5 µl 50%iges Cholera Toxin B (gelöst in Aqua dest.) mithilfe einer Hamilton-Spritze in den Glaskörper eines Auges.

Nach 72 Stunden wurden die Tiere erneut mit Isofluran betäubt und durch Perfusion mit Fixationslösung (4% Paraformaldehyd mit 3% Sucrose) getötet. Danach erfolgte die Freilegung des Gehirns.

Die Gehirne wurden über Nacht in 4%-PFA-3%-Sucrose-Lösung fixiert, danach über Nacht in 30%ige Sucroselösung (30% Sucrose in PBS) gelegt.

Es erfolgte dann die Gelatine-Einbettung (1 g Gelatine in 1 ml PBS).

Die Gelatineblöcke wurden in 4%-PFA-10%-Sucrose-Lösung über Nacht gehärtet und über Nacht in 30% ige Sucrose-Lösung gelegt.

Die Schnitte wurden anschließend auf einem Schlittenmikrotom hergestellt (Schnittdicke: 40 µm) und in 30%iger Sucroselösung bei –20 °C eingefroren.

Die Schnitte wurden so getrennt, dass die Schnitte abwechselnd DAB- oder Nisslgefärbt wurden. So entstand eine Serie, in der zu jedem DAB-gefärbten Schnitt der korrespondierende Nissl-gefärbte Schnitt zugeordnet werden konnte

2.3.2. Immunhistochemie mit anschließender DAB-Reaktion

Die Immunhistochemie mit anschließender DAB-Reaktion erfolgte nach dem Protokoll von Mpodozis et al., 1996.

Die aufgetauten Schnitte wurden zunächst mehrfach in PBS gewaschen. Danach wurden sie in 0,3%iger Wasserstoffperoxidlösung für 20 Minuten vorinkubiert und

anschließend in PBS gewaschen.

Es folgte die Erstantikörperinkubation mit dem Anti-CTB-IgG (1:10000 in PBS-0,3% Triton-5% BSA) bei 4 °C über Nacht.

Danach wurden die Schnitte in PBS gewaschen und über Nacht bei 4 °C mit dem Biotin-gekoppelten Anti-Ziege-IgG inkubiert.

Erneutes Waschen in PBS und Inkubation in der Standard ABC-Lösung (1:100 in PBS-0,3% Triton-2,9% NaCl) für eine Stunde bei Raumtemperatur.

Nach wiederholtem Waschen in PBS konnte nun die DAB-Reaktion erfolgen. Die Schnitte wurden in 0,25% DAB mit 0,01% H2O2 in PBS überführt und bis zum Sichtbarwerden der Markierung in der DAB-Lösung gelassen.

Die Schnitte wurden danach sofort in PBS gewaschen, um die Reaktion zu stoppen und dann auf gelatinebeschichtete Objektträger aufgezogen.

Nach dem Trocknen konnten die Schnitte mit Xylol entwässert (30 Minuten in Xylol) und mit Depex eingedeckt werden.

2.3.3. Nissl-Färbung

Die Nissl-Färbung entspricht einer Thionin-Färbung.

Ansatz Thionin-Lösung:

0,625 Thionin

50 ml 1 M Eisessig

18 ml 1 M NaOH

432 ml Aqua dest.

Aqua dest., Eisessig und NaOH auf ca. 70 °C erwärmen, Thionin hinzufügen und eine Stunde rühren lassen. Vor Gebrauch sollte man die Lösung filtrieren.

Protokoll:

Schnitte über Nacht in einem Propanol-Ethanol (100%)-Gemisch vorinkubieren.

- 1 Stunde Ethanol 100%
- 3-5 Minuten Ethanol 100%
- 3-5 Minuten Ethanol 96%
- 3-5 Minuten Ethanol 90%
- 3-5 Minuten Ethanol 70%
- 3-5 Minuten Ethanol 50%
- 5 Minuten Aqua dest.
- 1-2 Minuten Thionin-Lösung
- 5 Minuten in Aqua dest. spülen
- 3-5 Minuten Ethanol 50%
- 3-5 Minuten Ethanol 70%
- 3-5 Minuten Ethanol 90%

Bei zu starker Färbung: einige Minuten in 96% Ethanol mit 1 M Eisessig differenzieren

- 3-5 Minuten Ethanol 96%
- 3-5 Minuten Ethanol 100%
- 5 Minuten Xylol I
- 5 Minuten Xylol II
- Eindecken mit Depex

2.4. Auswertung

Die Schnitte wurden im Abstand von 40 μ m angefertigt und abwechselnd DAB- und Nissl- gefärbt.

Die DAB- gefärbten Schnitte lagen im Abstand von 80 µm vor und wurden mithilfe eines Projektionsmikroskops gezeichnet und anschließend am PC eingescannt, danach mit Microsoft Power Point bearbeitet.

Ausgewählte DAB- und Nissl-gefärbte Schnitte wurden mit einer Zeiss-Mikroskop-Kamera digital aufgenommen und mit dem Grafikprogramm Corel Draw 10 bearbeitet.

3. Ergebnisse

Zunächst wurden alle mit DAB gefärbten Schnitte gezeichnet, um einen Überblick über die angefärbten Strukturen zu erhalten (Abb. 2-6).

Um auf gefärbte Strukturen näher eingehen zu können, wurden ausgewählte Schnitte mit der Kamera digital aufgenommen, einzelne Stellen vergrößert und mit den korrespondierenden Arealen im Nissl-gefärbten Schnitt verglichen.

Um die Position dieser einzelnen Schnitte im Gehirn zu verdeutlichen, sind diese innerhalb einer Übersichtszeichnung von 1-6 angezeigt (Abb.7).

Die DAB- und Nissl- gefärbten Schnitte an Position 1-6 werden in Abb. 8-24 dargestellt. Auf den Bildern mit Nissl-Färbung wurden die Kerngebiete umrandet, die eine positive DAB-Färbung im korrespondierenden Schnitt aufwiesen. Die Umrandung soll der Orientierung dienen und kann Ungenauigkeiten aufweisen.

Um die Zellgröße und genaue Ausdehnung der Kerne zu bestimmen, wurde mit 40facher Vergrößerung mikroskopiert. Die Ergebnisse sind unten und in Tabelle 1 zusammengefasst.

Folgende Strukturen wurden auf DAB-gefärbte visuelle Projektionen untersucht:

Tractus opticus

Primäre visuelle Zentren in der kontralateralen Hemisphäre:

Hypothalamuskerne:

Ncl. suprachiasmaticus (SC)

Ncl. supraopticus

Visuelle Thalamuskerne (VT):

Ncl. geniculatus lateralis pars ventralis (GLV)

Ncl. ventrolateralis (VL)

Ncl. ovalis (OV)

Ncl. geniculatus lateralis pars dorsalis (GLD)

Ncl. dorsolateralis anterior (DLA)

Praetectale Kerne (PT):

Ncl. lentiformis mesencephali (LM)

Ncl. geniculatus praetectalis (GP)

Ncl. griseus tectalis (GT)

Ncl. posterodorsalis (PD)

Tectum opticum (TO):

Von außen nach innen:

Stratum opticum (SO)

Stratum griseum et fibrosum superficiale (SGFS)

- dünne plexiforme Schicht (DüPS)
- dünne granuläre Schicht (DüGS)
- dicke plexiforme Schicht (DiPS)
- dünne granuläre Schicht (DüGS)
- dünne plexiforme Schicht (DüPS)

Tegmentum mesencephali:

Ncl. opticus tegmenti (NOT)

Ipsilaterale Projektionen (falls vorhanden)

Im folgenden werden die einzelnen Strukturen in den Schnitten aufgesucht und beschrieben.

3.1. Tractus opticus

Der Tractus opticus verläuft lateral am Hirnstamm zum Tectum opticum und zeigt kontralateral zum injizierten Auge durchgehend eine DAB-Färbung (Abb. 8). Es zeigte sich, dass alle Fasern des Nervus opticus auf Höhe des Chiasma opticum zur Gegenseite kreuzten. Ipsilateral sind keine Fasern angefärbt.

3.2. Kontralaterale Projektionen

3.2.1. Hypothalamuskerne

Oberhalb des Chiasma opticum konnte der Nucleus suprachiasmaticus gefunden werden. Er liegt dem Tractus opticus medialis an und hat eine längliche Form. Die DAB-Färbung ist zwar schwach aber dennoch eindeutig.

Es gab keinen Hinweis auf retinale Projektionen in den Hypothalamuskern Ncl. supraopticus.

3.2.2. Visuelle Thalamuskerne

- Nucleus geniculatus lateralis pars ventralis

Der Nucleus geniculatus lateralis pars ventralis ist ein großer Kern, der den gesamten Thalamus durchzieht. Er liegt senkrecht zum Tractus opticus medialis und besteht aus zwei Anteilen, einem medialen, zellreichen Anteil mit intensiver Nissl-Färbung und einem lateralen Anteil mit Zellen in lockerer Anordnung. Auch die Zellgröße unterscheidet sich in den beiden Anteilen. Die DAB-Färbung ist kräftig (siehe Tabelle 1 und Abb. 14, Abb. 17).

- Nucleus ventrolateralis

Dieser kleine Kern findet sich medial und unterhalb des Nucleus geniculatus lateralis pars ventralis. Die Zellen sind groß und weit gestreut. Die DAB-Färbung ist ebenfalls kräftig (siehe Tabelle 1 und Abb. 11, Abb. 13).

- Nucleus ovalis

Der Nucleus ovalis liegt medial dem Tractus opticus medialis an und ist der am weitesten frontal liegende visuelle Thalamuskern. Er ist verhältnismäßig klein und zeigt eine dichte und diffuse Anordnung von kleinen Zellen. Die DAB-Färbung ist intensiver als beim Nucleus geniculatus lateralis pars dorsalis, Nucleus geniculatus lateralis pars ventralis und Nucleus ventrolateralis (siehe Tabelle 1 und Abb. 8, Abb. 9, Abb. 11, Abb. 12).

- Nucleus geniculatus lateralis pars dorsalis

Der Nucleus geniculatus lateralis pars dorsalis liegt parallel zum Tractus opticus medialis. Die Zellen sind parallel zum Tractus opticus medialis in senkrechten Zellreihen angeordnet und haben eine mittlere Zellgröße. Die DAB-Färbung ist kräftig (siehe Tabelle 1 und Abb. 11-13).

- Nucleus dorsolateralis anterior

Der Nucleus dorsolateralis anterior befindet sich im Thalamus zwischen Nucleus ovalis (obere Begrenzung) und Nucleus geniculatus lateralis pars dorsalis (laterale Begrenzung). Er ist rund und zeigt ein dichtes Zellbild mit kleinen Zellen. Die DAB-Färbung ist stärker als beim Nucleus geniculatus lateralis pars dorsalis und entspricht der des Nucleus ovalis (siehe Tabelle 1, Abb. 11, Abb. 12).

3.2.3. Praetectale Kerne

- Nucleus lentiformis mesencephali

Der Nucleus lentiformis mesencephali liegt zwischen dem Nucleus geniculatus praetectalis und dem Nucleus griseus tectalis lateral des Tectum opticum auf Höhe des mittleren Tectum opticum. Er ist rund und zeigt kleine Zellen. Die DAB-Färbung ist recht schwach ausgeprägt (siehe Tabelle 1, Abb. 20, Abb. 22).

- Nucleus geniculatus praetectalis

Dieser Kern ist sehr groß und erstreckt sich auf Höhe der vorderen Tectumhälfte medial des Tectums zwischen dem Nucleus posterodorsalis (medial) und dem Nucleus geniculatus lateralis pars ventralis (caudal). Er besteht aus zwei Anteilen. Der mediale Anteil besteht aus großen hellen dicht liegenden Zellen, der laterale Anteil aus weniger dicht angeordneten Zellen gleicher Größe. Die DAB-Färbung ist kräftig (siehe Tabelle 1 und Abb. 14-16, Abb. 18, Abb. 19).

- Nucleus griseus tectalis

Der Nucleus griseus tectalis zeigt sich als Streifen medial des Tectum opticum. Er besteht aus weit auseinander liegenden großen Zellen. Die DAB-Färbung ist auch hier kräftig (siehe Tabelle 1 und Abb. 18, Abb. 19).

- Nucleus posterodorsalis

Dieser Kern liegt medial des Nucleus geniculatus praetectalis auf Höhe des Tectum opticum. Er ist klein und rund und besteht aus kleinen sehr dicht liegenden Zellen. Die DAB-Färbung ist bei diesem Kern am intensivsten (siehe Tabelle 1 und Abb. 14, Abb. 15, Abb. 18, Abb. 20).

3.2.4. Tectum opticum (TO)

- Stratum opticum

In dieser Schicht findet sich keine oder nur geringe DAB-Färbung. Die Zellen sind klein und dicht angeordnet (siehe Tabelle 1 und Abb. 21, Abb. 22).

- Stratum griseum et fibrosum superficiale

In den vorliegenden Schnitten finden sich im Stratum griseum et fibrosum superficiale fünf Schichten von außen nach innen:

- Dünne plexiforme Schicht

Diese Schicht ist 40 µm dick und zeigt wenige Zellen. Die DAB-Färbung dagegen ist recht intensiv (siehe Tabelle 1 und Abb. 21, Abb. 22).

- Dünne granuläre Schicht

Das Zellbild dieser 20 µm dicken Schicht ist dicht, die Zellen sind klein. Die DAB-

Färbung ist sehr schwach (siehe Tabelle 1 und Abb. 21, Abb. 22).

- Dicke plexiforme Schicht

Hier sind die Zellen größer und liegen weit auseinander. Dafür ist die DAB-Färbung in dieser 50 µm breiten Schicht sehr kräftig (siehe Tabelle 1 und Abb. 21, Abb. 22)

- Dünne granuläre Schicht

Diese Schicht ist 20 µm breit und zeigt in der Nissl-Färbung viele dicht angeordnete kleine Zellen. Die DAB-Färbung ist schwach (siehe Tabelle 1 und Abb. 22, Abb. 22).

- Dünne plexiforme Schicht

Es findet sich eine 25 µm breite Schicht von vereinzelten mittelgroßen Zellen. Die DAB-Färbung ist kräftig (siehe Tabelle 1 und Abb. 21, Abb. 22).

3.2.5. Tegmentum mesencephali

- Nucleus opticus tegmenti

Der Nucleus opticus tegmenti findet sich an der lateralen Oberfläche des Tegmentum mesencephali im hinteren Bereich des Tectum opticum. Man findet in den Nisslgefärbten Schnitten drei verschiedene Zellarten unterschiedlicher Größe. Die DAB-Färbung ist hier wieder kräftig (siehe Tabelle 1 und Abb. 23, Abb. 24).

3.3. Ipsilaterale Projektionen

In den vorliegenden Schnitten findet sich keine Anfärbung von ipsilateralen Strukturen.

Hirngebiet	Kern/	Lage	Form/	Nissl-gefärbte
	Gebiet		Größe	Zellen
Hypothalamuskerne	SC	über CO	länglich	parallel zu MOT
		parallel	330 µm*	dicht angeordnet
		zu MOT	45 µm	ZG 5 µm
Visuelle	GLV	senkrecht	länglich	medial: dichtes Bild
Thalamuskerne		zu MOT	670 µm*	Zellgröße (ZG) 7-10 µm
		im	200 µm	lateral: lockere
		gesamten		Anordnung
		Thalamus		ZG 5 µm
	VL	medial	oval	weit gestreute
		und	170 µm*	Zellen
		unterhalb	70 µm	ZG 7-10 µm
		des GLV		
	OV	medial	oval	Zellen dicht gepackt
		neben	270 µm*	diffuses Bild
		MOT	100 µm	ZG 5 µm
	GLD	parallel	länglich	parallel zu MOT
		zu MOT	600 µm*	angeordnete
			270 µm	Zellreihen
				ZG 7 µm
	DLA	unterhalb	oval	dichtgepackte
		OV	230 µm*	Zellen
		medial von	130 µm	ZG 5 µm
		GLD		
Praetectale Kerne	LM	lateral	rund	weit gestreute
		des TO	70 µm*	kleine
		zwischen	70 µm	Zellen
		GT und GP		ZG 5 µm
	GP	medial	länglich	medial:große helle
		des TO	920 µm*	dicht liegende
		zwischen	230 µm	Zellen
		PD		ZG 7-10 μm
		und GLV		lateral weniger dicht
				gleiche Größe

Taballa 1. Kantualatanala natinala Durialtianan bai Analia ang linanai			
Tabelle 1. Kontralaterale retinale Projektionen bei <i>Anolis carolinensis</i>	Tabelle 1:	Kontralaterale retinale Projektionen bei Anolis caroliner	nsis

Hirngebiet	Kern/	Lage	Form/	Nissl-gefärbte
	Gebiet		Größe	Zellen
Praetectale Kerne	GT	paralleler	länglich	wenige weit
		Streifen	800 µm*	auseinander
		vor TO	80 µm	liegende Zellen
				ZG 7-10 μm
	PD	medial des	länglich	dicht liegende
		GP	170 µm*	kleine Zellen
			70 µm	ZG 3-5 µm
Tectum opticum	SO		Schicht-	helle kleine Zellen
von außen			dicke:	ZG 3 µm
nach innen:			40 µm	
	SGFS		150 µm	
	a) DüPS		40 µm	vereinzelte Zellen
				ZG 7 µm
	b) DüGS		20 µm	viele kleine dichtgepackte
				Zellen
				ZG 3-5 µm
	c) DiPs		50 µm	vereinzelte Zellen
				ZG 7 µm
	d) DüGS		20 µm	viele dichtgepackte
				Zellen
				ZG 5 µm
	e) DüPs		25 µm	vereinzelt Zellen
				ZG 7 µm
Tegmentum	NOT	laterale	oval	dicht gepackte Zellen
mesencephali		Oberfläche	470 μm*	drei Zellgrößen
		des	130 µm	ZG 3 µm
		Tegmentum		ZG 7 µm
		mesen-		ZG 10-12 µm
		cephali		

Tabelle 1: K	Kontralaterale retinale Projektionen bei Anolis carolinensis







Abb. 2: A-D DAB-Schnitte gezeichnet







Abb. 3: A-D DAB-Schnitte gezeichnet







Abb. 4: A-D DAB-Schnitte gezeichnet







В

Abb. 5: A-D DAB-Schnitte gezeichnet





В



Abb. 6: A-D DAB-Schnitte gezeichnet



Abb. 7: Positionen der ausgewählten Schnitte im Anolisgehirn



Abb. 8a: Position 1



Abb. 8b: Position 1 Nissl-Färbung



Abb. 9a: Position 1 DAB-Färbung



Abb. 9b: Position 1 Nissl-Färbung





Position 1 Nissl-Färbung



Abb. 11a: Position 2 DAB-Färbung



Abb. 11b: Position 2 Nissl-Färbung



Abb. 12a: Position 2 DAB-Färbung



Abb. 12b: Position 2 Nissl-Färbung



Abb. 13a: Position 2 DAB-Färbung



Abb. 13b: Position 2 Nissl-Färbung



Abb. 14a: Position 3 DAB-Färbung



Abb. 14b: Position 3 Nissl-Färbung



Abb. 15a: Position 3 DAB-Färbung



Abb. 15b: Position 3 Nissl-Färbung



Abb. 16a: Position 3 DAB-Färbung



Abb. 16b: Position 3 Nissl-Färbung



Abb. 17a: Position 3 DAB-Färbung



Abb. 17b: Position 3 Nissl-Färbung



Abb. 18a:



Abb. 18b: Nissl-Färbung Position 4



Abb. 19b: Position 4 Nissl-Färbung



Abb. 20a:



Abb. 20b: Position 5 Nissl-Färbung



Abb. 21a: Position 5 DAB-Färbung

-SO TO SGFS -DüPS -DüGS -DiPS -DüGS -DüPS 200 µm

Abb. 21b: Position 5 Nissl-Färbung



Abb. 22a: Position 5 DAB-Färbung



Abb. 22b: Position 5 Nissl-Färbung



Abb. 23a: Position 6 DAB-Färbung



Abb. 23b: Position 6 Nissl-Färbung



Abb. 24a: Position 6 DAB-Färbung



Abb. 24b: Position 6 Nissl-Färbung

4. Diskussion

4.1. Diskussion der Methoden

4.1.1. Cholera Toxin B als anterograder Tracer

Cholera Toxin B hat sich als anterograder Tracer für die Sehbahn bereits in anderen Versuchen bewährt. Es wurde bereits bei der Darstellung der primären visuellen Areale bei Schildkröten (Reiner et al., 1996), Tauben (Mpodozis et al., 1996), Hühnern (Wu et al., 1999), Ratten (Fite et al., 1999) und anderen Tieren verwendet.

Die Sensitivität von Cholera Toxin B ist im Vergleich zu anderen Tracern wie die Meerrettich-Peroxidase höher. Man kann die zentralen retinalen Projektionen genauer untersuchen und findet auch kleinere Strukturen, die mit anderen Methoden nicht angefärbt werden (Reiner et al., 1996).

Cholera Toxin B wird von den Ganglienzellen der gesamten Retina aufgenommen und anterograd transportiert.

4.1.2. Schnittdicke

Die Hirnschnitte wurden im Abstand von 40 µm angefertigt. Die DAB-gefärbten Schnitte liegen in einem Abstand von 80 µm vor. Sämtliche Vermessungen der gefärbten Kerngebiete können nur als Richtwert angesehen werden, da bei einem so großen Schnittabstand nicht unbedingt die größte Ausdehnung eines Kerngebietes getroffen sein kann.

4.1.3. Nomenklatur

Die Nomenklatur der Kerngebiete orientiert sich an den Arbeiten von Repérant et al. und Bennis et al. (Repérant et al.,1992; Bennis et al., 1994). Die Nomenklatur der Schichten des Tectum opticum wurde von Huber und Crosby übernommen (Huber und Crosby, 1933).

Abweichungen zu anderen Autoren können auftreten, insbesondere bei älteren Arbeiten.

4.2. Vergleich der Ergebnisse

Es werden die primären visuellen Areale verschiedener Echsenarten miteinander verglichen.

Tabelle 2 zeigt eine Übersicht der primären visuellen Areale in der kontralateralen Hirnhälfte und deren Vorkommen bei fünf verschiedenen Echsenarten:

Anolis carolinensis

Chamaeleo chamaeleo (Bennis et al., 1994)

Iguana iguana (Butler und Northcutt, 1971)

Podarcis hispanica (De la Calle et al., 1986; Kenigfest et al., 1997)

Xantusia vigilis (Butler, 1974)

"ja": Kerngebiet nachgewiesen

"nein": Kerngebiet nicht nachgewiesen

"?": kein Hinweis ob nachgewiesen

Die in den oben erwähnten Arbeiten verwendeten Tracing-Methoden sind sehr unterschiedlich.

Bei *Iguana iguana* und *Xantusia vigilis* wurde Neurodegeneration verwendet, beim Chamäleon und *Podarcis hispanica* Meerrettichperoxidase und beim Chamäleon ein fluoreszierender Tracer (Rhodamine Isocyanat) sowie Radioautographie.

Hirngebiet	Kern	Anolis	Chamaeleo	Iguana	Podarcis	Xantusia
		carolinensis	chamaeleo	iguana	hispanica	vigilis
Hypothalamus	Ncl. suprachiasmaticus	ja	ja	nein	?	ja
	Ncl. supraopticus	nein	nein	nein	?	nein
Visuelle	Ncl. geniculatus lateralis	ja	ja	ja	ja	ja
Thalamuskerne	pars ventralis					
	Ncl. ventrolateralis	ja	ja	ja	ja	ja
	Ncl. ovalis	ja	ja	als GLD	ja	nein
	Ncl. geniculatus lateralis	ja	ja	ja	ja	ja
	pars dorsalis					
	Ncl. dorsolateralis	ja	ja	nein	ja	nein
	anterior					
Praetectale Kerne	Ncl. lentiformis	ja	ja	ja	ja	ja
	mesencephali					
	Ncl. geniculatus	ja	ja	ja	ja	ja
	praetectalis					
	Ncl. griseus tectalis	ja	Ncl. praetectalis	Ncl. praetectalis	nein	nein
	Ncl. posterodorsalis	ja	ja	ja	ja	ja
Tectum opticum	Stratum opticum	ja	ja	ja	ja	ja
	Stratum griseum et	ja	ja	ja	ja	ja
	fibrosum superficiale					
Tegmentum	Ncl. opticus tegmenti	ja	ja	ja	Ncl. opticus	ja
mesencephali					basalis	

Tabelle 2:Vergleich der kontralateralen retinalen Projektionen

bei verschiedenen Echsenarten

4.3. Kontralaterale Projektionen

4.3.1. Hypothalamuskerne

In den Schnitten konnten visuelle Projektionen in den Ncl. suprachiasmaticus nachgewiesen werden. Es gab im untersuchten Material keinen Hinweis auf den Ncl. supraopticus als primäres visuelles Areal bei *Anolis*.

Bei anderen Reptilien werden die retino-hypothalamischen Projektionen kontrovers diskutiert (Repérant et al., 1992).

Beim Chamäleon und bei *Xantusia vigilis* ist ebenfalls eine Projektion in den Ncl. suprachiasmaticus nachgewiesen worden (Bennis et al., 1994; Butler, 1974).

Der Ncl. supraopticus erhält bei keiner der untersuchten Echsen retinale Projektionen. Bei *Podarcis hispanica* werden keine retino-hypothalamischen Projektionen erwähnt, so dass sich nicht sicher sagen lässt, ob sie überhaupt untersucht wurden (De la Calle et al., 1986).

4.3.2. Visuelle Thalamuskerne

- Ncl. geniculatus lateralis pars ventralis

Dieser Kern ist bei allen hier verglichenen Echsenarten nachgewiesen worden. Der Ncl. geniculatus lateralis pars ventralis erhält Projektionen aus dem Tractus opticus medialis (Repérant et al., 1992).

Bei *Anolis* besteht der Kern aus zwei Anteilen, einem medialen Anteil mit dicht liegenden größeren Zellen und einem lateralen Anteil mit locker angeordneten kleineren Zellen, wie man auf Abb. 16 erkennen kann. Beim Chamäleon werden diese verschiedenen Anteile ebenfalls beschrieben und mit pars molecularis (lateral) und pars magnocellularis (medial) bezeichnet (Bennis et al., 1994).

- Ncl. ventrolateralis

Früher wurde dieses Kerngebiet nicht zu den primären visuellen Zentren gezählt. Erst durch neuere Untersuchungstechniken hat man Projektionen nachweisen können. Der Ncl. ventrolateralis teilt sich in zwei Anteile, einen dorsalen und einen ventralen. Retinale Projektionen erfolgen hauptsächlich in den ventralen Anteil (Repérant et al., 1992). Beim Chamäleon wird der dorso-mediale Anteil als Ncl. ventrolateralis bezeichnet und der ventrale Anteil als Ncl. ventrobasalis (Bennis et al., 1994). Bei *Anolis* konnte dieser Kern zwar identifiziert werden, aber ich konnte keine genauere Gliederung erkennen.

- Ncl. ovalis und Ncl. geniculatus lateralis pars dorsalis

Die Nuclei ovalis und geniculatus lateralis pars dorsalis werden bei Repérant zum "dorsal lateral geniculate complex" zusammengefasst (Repérant et al., 1992).

Bei diesen zwei Kerngebieten gibt es weit auseinandergehende Ergebnisse. Die Kerne variieren innerhalb der Reptilien. Auch bei den untersuchten Echsen zeigt sich kein einheitliches Bild.

Während der Ncl. geniculatus lateralis pars dorsalis bei allen Echsen eindeutig identifiziert werden konnte, ist der Ncl. ovalis bei *Xantusia vigilis* nicht nachgewiesen worden (Butler, 1974). Auch bei *Anolis carolinensis* und *Iguana iguana* haben Butler und Northcutt 1971 diesen Kern nicht identifiziert. Aber es scheint eher so, dass es sich bei dem von Butler und Northcutt mit Ncl. geniculatus lateralis pars dorsalis bezeichneten Kern um den Ncl. ovalis mitsamt dem Ncl. geniculatus lateralis pars dorsalis handelt (Repérant et al., 1992). Auch bei anderen Autoren wird nicht zwischen diesen beiden Kernen unterschieden. Bei *Podarcis hispanica* wird in der Arbeit von De la Calle (1986) kein Ncl. ovalis erwähnt. Erst in der Arbeit von Kenigfest et al. (1997) ist es gelungen, bei *Podarcis hispanica* sämtliche Thalamuskerne zu identifizieren.

Der Ncl. ovalis konnte bei *Anolis* im Rahmen meiner Untersuchungen eindeutig zugeordnet werden und zeigt in der Lokalisation und Ausdehnung Ähnlichkeiten mit dem Ncl. ovalis beim Chamäleon. Der Ncl. geniculatus lateralis pars dorsalis ist bei *Anolis* verhältnismäßig groß (siehe Tabelle 1).

Er stellt einen bei Reptilien konstanten und wichtigen Teil der retinalen Projektion dar. Er gilt als Schaltstelle für Projektionen ins Telencephalon (Repérant et al., 1992).

- Ncl. dorsolateralis anterior

Der Ncl. dorsolateralis anterior liegt medial des Ncl. geniculatus lateralis pars dorsalis. Bei *Anolis, Chamaeleo chamaeleo* und *Podarcis hispanica* ist dieser Kern gut zu erkennen. Es wird vermutet, dass der Ncl. dorsolateralis anterior in die Hippocampous-Region projiziert (Repérant et al., 1992). Bei *Iguana iguana* und *Xantusia vigilis* wurde dieser Kern nicht nachgewiesen (Butler und Nortcutt, 1971; Butler, 1974).

4.3.3. Praetectale Kerne

- Ncl. lentiformis mesencephali

Dieser Kern konnte bei vielen Reptilien nachgewiesen werden, vor allem bei Schlangen und Echsen. Er erhält Projektionen aus dem Tractus opticus basalis. Auch bei *Anolis* konnte er als primäres visuelles Areal identifiziert werden. Er ist bei allen in Tabelle 1 verglichenen Echsenarten beschrieben worden.

- Ncl. geniculatus praetectalis

Der Ncl. geniculatus praetectalis ist ein großer, bei allen genannten Echsen vorkommender Kern. Er besteht aus einem medialen und lateralen Anteil, wobei der laterale Teil die meisten retinalen Projektionen erhält (Repérant et al., 1992). Bei *Anolis* konnte ich diesen Kern gut identifizieren und die beiden Anteile erkennen.

- Ncl. griseus tectalis

Laut Repérant kommt dieser Kern bei vielen Echsenarten vor. Er stellt eine konstante praetectale visuelle Struktur bei Reptilien dar.

Bei *Anolis* konnte er in meinen Schnitten nachgewiesen werden. Beim Chamäleon und bei *Iguana iguana* wird eine entsprechende Struktur als Ncl. praetectalis bezeichnet (Bennis et al., 1994; Butler und Northcutt, 1971). Butler und Northcutt haben 1971 auch bei *Anolis carolinensis* einen dem Ncl. griseus tectalis entsprechenden Kern als Ncl. praetectalis bezeichnet. In dieser Arbeit bietet es sich an, die Nomenklatur von Repérant et al. zu übernehmen. Bei *Xantusia vigilis* und *Podarcis hispanica* konnte dieser Kern nicht nachgewiesen werden (Butler, 1974; De la Calle, 1986).

- Ncl. posterodorsalis

Der Ncl. posterodorsalis ist ein kleiner runder, dichter Kern, der bei allen erwähnten Echsenarten gut nachzuweisen ist. Er befindet sich auf Höhe der hinteren Kommissur. Er erhält Projektionen vom Tractus opticus medialis (Repérant et al., 1992). Bei *Anolis* ist er kräftig gefärbt.

4.3.4. Tectum opticum

Das Tectum opticum besteht aus alternierenden Körner- und Faserschichten. In der Literatur variieren die Angaben über die genaue Anzahl der Schichten. Es wird die Nomenklatur von Huber und Crosby (Huber und Crosby, 1933) benutzt.

Das Tectum opticum besteht demnach aus 10 Schichten:

Von außen nach innen: Stratum opticum

Stratum griseum et fibrosum superficiale mit folgenden Schichten von außen nach innen:

- dünne plexiforme Schicht
- dünne granuläre Schicht
- dicke plexiforme Schicht
- dünne granuläre Schicht
- dünne plexiforme Schicht

Stratum griseum centrale

Stratum album centrale

Stratum griseum periventriculare Stratum fibrosum periventriculare

Die Sehbahn erstreckt sich nur auf das Stratum opticum und Stratum griseum et fibrosum superficiale.

- Stratum opticum

Es handelt sich um eine bei allen Echsenarten beschriebene, dünne Schicht. Bei *Anolis* ist sie nicht angefärbt.

- Stratum griseum et fibrosum superficiale

Die Echsenarten unterscheiden sich in der Anzahl der verschiedenen Schichten im Stratum griseum et fibrosum superficiale.

Bei *Anolis* gibt es fünf Schichten, wobei in den DAB-gefärbten Schnitten die beiden granulären Schichten stark gefärbt sind. Die drei plexiformen Schichten sind zellärmer und wenig markiert. Beim Chamäleon zeigt das Stratum griseum et fibrosum superficiale ebenfalls fünf Schichten mit Anfärbung der granulären Schichten (Bennis et al., 1994).

Bei *Podarcis hispanica* sieht man vier Schichten im Stratum griseum et fibrosum superficiale, bei *Xantusia vigilis* fünf und bei *Iguana iguana* sechs, wobei keine genaueren Angaben über die Schichten gemacht werden (De la Calle, 1986; Butler, 1974; Butler und Northcutt, 1971).

4.3.5. Tegmentum mesencephali und Ncl. opticus tegmenti

Das basale akzessorische optische System ist bei Echsen erst in neuerer Zeit näher untersucht worden (Repérant et al., 1992). Der Tractus opticus basalis teilt sich vom Tractus opticus medialis auf Höhe des hinteren Thalamus ab, verläuft auf der ventrolateralen Hirnfläche und endet im Ncl. opticus tegmenti, oder Ncl. opticus basalis, wie er noch vereinzelt genannt wird. Der Ncl. opticus tegmenti kommt bei allen genannten Echsenarten vor. Beim Chamäleon ist dieser Kern von besonderer Größe (Bennis et al., 1994, Bellintani-Guardia und Ott 2002), doch auch bei *Anolis* fällt dieser Kern auf. Er beinhaltet drei verschiedene Zellarten, die sich in der vorliegenden Nissl-Färbung sowohl in ihrer Größe als auch in ihrer Färbeintensität unterscheiden. Es wird postuliert, dass der Ncl. opticus tegmenti in das visuomotorische Verhalten involviert ist. Hinweise darauf liefern Versuche bei Schildkröten (Repérant et al., 1992).

4.4. Tractus opticus und ipsilaterale Projektionen

Bei *Anolis* ist der gesamte kontralaterale Tractus opticus gefärbt. Im ipsilateralen Tractus opticus konnte man keinerlei Färbung erkennen. Wie beim Chamäleon kann man hier eine komplette Sehnervenkreuzung vermuten. Bei *Iguana iguana* finden sich ipsilaterale Projektionen in den Ncl. geniculatus pars dorsalis (Butler und Northcutt, 1971). Auch bei *Podarcis hispanica* kreuzen nicht alle Fasern, ein Teil erreicht ipsilateral den Ncl. geniculatus lateralis pars dorsalis, den Ncl. geniculatus lateralis pars ventralis, den Ncl. ventrolateralis und den Ncl. geniculatus praetectalis (De la Calle et al., 1986).

Xantusia vigilis hat ebenfalls ipsilaterale Projektionen in den Ncl. geniculatus lateralis pars dorsalis, Ncl. geniculatus lateralis pars ventralis, Ncl. geniculatus praetectalis, Ncl. posterodorsalis, Ncl. lentiformis mesencephali und ins Tectum opticum (Butler, 1974).

4.5. Schlussfolgerung

In der vorliegenden Arbeit konnten die primären visuellen Areale bei *Anolis carolinensis* nachgewiesen und näher untersucht werden.

Es zeigen sich Unterschiede zu anderen bereits untersuchten Echsenarten.

Es konnten in den Schnitten keine ipsilateralen Projektionen nachgewiesen werden.

Dies steht im Widerspruch zu früheren Ergebnissen bei *Anolis carolinensis* (Butler und Northcutt, 1971).

Die Unterschiede in den Arbeiten über *Podarcis hispanica* von 1986 und 1997, nämlich das Fehlen des Ncl. ovalis und Ncl. dorsolateralis anterior in der Arbeit von De la Calle (1986) zeigen, dass die visuellen Areale bei Echsen weiter untersucht werden müssen, vielleicht auch mit verschiedenen Methoden, um mit Sicherheit Aussagen treffen zu können. Besonders die Arbeiten, die auf der Methode der Neurodegeneration basieren, sind über dreißig Jahre alt und zeigen die meisten Unterschiede zu den neueren Ergebnissen (vor allem bei den visuellen Thalamukernen), so dass man nicht weiß, ob diese Unterschiede ein Fehler der Methodik sind oder tatsächlich bestehen.

Gerade bei den älteren Arbeiten kommt noch die Problematik der Nomenklatur hinzu.

Erst nach Veröffentlichung der Arbeit von Repérant et al. (1992) gab es auch in den nachfolgenden Veröffentlichungen einen Konsens über die verwendeten Bezeichnungen.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die primären visuellen Areale bei *Anolis carolinensis* denen beim Chamäleon ähneln. Sowohl das Fehlen von ipsilateralen Projektionen als auch die Ähnlichkeiten in den verschiedenen Kerngebieten (Tabelle 2) weisen darauf hin.

Die retinothalamischen Projektionen sind in dieser Arbeit bei *Anolis carolinensis* besonders ausgeprägt im Vergleich zu *Podarcis hispanica* oder *Xantusia vigilis*, wenn man die Größe der Kerne in den verschiedenen Abbildungen (Tabelle 1) mit der in den entsprechenden Arbeiten von Kenigfest et al. (1997) und Butler (1974) vergleicht.

Bei Vögeln und Säugetieren spielen die retino-thalamischen Projektion eine große Rolle für das Zustandekommen für Stereopsis. Bei Eulen gibt es nach der Verschaltung im Thalamus eine partielle Überkreuzung der Sehbahnen, die beim Zustandekommen von Stereopsis eine Rolle spielt (Bravo und Pettigrew, 1981).

Anolis carolinensis besitzt wie eingangs erwähnt, eine zentrale und eine temporale Fovea, was sonst nur bei einigen Vogelarten beobachtet wurde, die dreidimensional sehen können.

Bislang konnte bei *Anolis carolinensis* keine Stereopsis nachgewiesen werden, aber das Vorhandensein einer temporalen Fovea und die ausgeprägten retino-thalamischen Projektionen könnten eine erster Hinweis auf dreidimensionales Sehen bei *Anolis carolinensis* sein.

5. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden die primären visuellen Areale bei *Anolis carolinensis* (*Iguanidae, Squamata*) mittels eines anterograden Tracers dargestellt.

Cholera Toxin B wurde in ein Auge injiziert. Nach einer Überlebenszeit von 72 Stunden wurde das Gehirn entnommen und es wurden 40 µm dicke Schnitte angefertigt. Diese wurden so behandelt, dass zu jedem immunhistochemisch (DAB) gefärbten Schnitt ein korresepondierender Nissl-gefärbter Schnitt vorlag.

Die Schnitte wurden mikroskopiert, gezeichnet und digital fotografiert.

Die gefärbten Areale oder Kerngebiete lagen alle in der kontralateralen Hirnhälfte und wurden anschließend mit Ergebnissen bei anderen Echsen verglichen.

Es konnten retinale Projektionen in den Nucleus suprachiasmaticus nachgewiesen werden. Es konnten visuelle Projektionen in fünf Thalamuskernen identifiziert werden. Dazu gehören der Nucleus geniculatus lateralis pars ventralis, Nucleus ventrolateralis, Nucleus ovalis, Nucleus geniculatus lateralis pars dorsalis und Nucleus dorsolateralis anterior.

Ferner wiesen vier praetectale Kerne gefärbte Fasern auf: Nucleus lentiformis mesencephali, Nucleus geniculatus praetectalis, Nucleus griseus tectalis und Nucleus posterodorsalis. Das Tectum opticum zeigte DAB-Färbungen im Stratum opticum und Stratum griseum et fibrosum superficiale, wobei die einzelnen Schichten des Stratum griseum et fibrosum superficiale unterschiedlich stark gefärbt waren. Die beiden granulären Schichten waren intensiv gefärbt, die drei plexiformen Schichten waren nur mäßig gefärbt.

Im Tegmentum mesencephali konnten Fasern im Nuclus opticus tegmenti identifiziert werden.

Im Vergleich zu anderen Echsen fanden sich Unterschiede in der Anzahl der nachgewiesenen visuellen Areale, die im Wesentlichen auf unterschiedliche Methoden zurückgeführt wurden. Projektionen in den Nucleus suprachiasmaticus konnten bei *Anolis carolinensis, Chamaeleo chamaeleo* und *Xantusia vigilis* nachgewiesen werden, nicht aber bei *Iguana iguana* und *Podarcis hispanica*. Bei den Thalamuskerne unterschieden sich die Echsen nur wenig. Bei allen untersuchten Echsenarten wurden die Kerne Nucleus geniculatus lateralis pars ventralis, Nucleus geniculatus lateralis pars dorsalis und Nucleus ventrolateralis nachgewiesen. Der Nucleus ovalis ist bei *Iguana iguana* als Nucleus geniculatus lateralis pars dorsalis beschrieben worden und bei *Xantusia vigilis* wurde er nicht gefunden. Bei *Iguana iguana* und *Xantusia vigilis* wurde der Nucleus dorsolateralis anterior ebenfalls nicht identifiziert.

Die praetectalen Kerne Nucleus lentiformis mesencephali, Nucleus geniculatus praetectalis und Nucleus posterodorsalis sind bei allen untersuchten Echsen als primäre visuelle Areale beschrieben worden. Nur beim Nucleus griseus tectalis gibt es Unterschiede. Dieser Kern war bei *Anolis carolinensis* deutlich gefärbt. Beim Chamäleon und bei *Iguana iguana* wurde dieser Kern als Nucleus praetectalis bezeichnet, bei *Podarcis hispanica* und *Xantusia vigilis* wurde er nicht beschrieben. Das Tectum opticum ist bei allen Echsenarten Teil des primären visuellen Systems. Dazu gehören Stratum opticum und Stratum griseum et fibrosum superficiale, die bei allen untersuchten Echsen nachgewiesen wurden.

Im Tegmentum mesencephali findet sich der Nucleus opticus tegmenti. Dieser Kern ist Bestandteil des akzessorischen optischen Systems und findet sich bei allen verglichenen Echsenarten.

Im Gegensatz zu eingen anderen Echsenarten konnten bei *Anolis carolinensis* keine ipsilateralen Projektionen gefunden werden.

Anolis carolinensis zeigt im Vergleich zu anderen Echsen eine stark ausgeprägte retinothalamische Projektion, die im Zusammenhang mit dem räumlichen Sehen stehen könnte. Diese Hypothese wird durch den Vergleich mit verschiedenen Vogelarten gestützt, die eine ähnliche Topographie der Netzhaut und der thalamo-fugalen Projektion aufweisen.

6. Abkürzungsverzeichnis

Abb.	Abbildung
CB	Cerebellum
CO	Chiasma opticum
DLA	Nucleus dorsolateralis anterior
DiPS	Dicke plexiforme Schicht
DüPS	Dünne plexiforme Schicht
DüGS	Dünne granuläre Schicht
GLD	Nucleus geniculatus lateralis pars dorsalis
GLV	Nucleus geniculatus lateralis pars ventralis
GP	Nucleus geniculatus praetectalis
GT	Nucleus griseus tectalis
LM	Nucleus lentiformis mesencephali
MO	Medulla oblongata
MOT	Tractus opticus medialis
Ncl.	Nucleus
NOT	Nucleus opticus tegmenti
OV	Nucleus ovalis
PD	Nucleus posterodorsalis
РТ	Praetectale Kerne
SC	Nucleus suprachiasmaticus
SGFS	Stratum griseum et fibrosum superficiale
SO	Stratum opticum
TE	Telencephalon
ТО	Tectum opticum
TRO	Tractus opticus
VL	Nucleus ventrolateralis
VT	Visuelle Thalamuskerne

7. Literaturverzeichnis

Bellintani-Guardia, B., Ott, M. (2002) Displaced retinal ganglion cells project to the accessory optic system in the chameleon (Chamaeleo calyptratus) Exp. Brain Res., 145: 56-63 Bennis, M., Repérant, J., Rio, J.-P., Ward, R. (1994) An Experimental re-evaluation of the Primary visual System of the European Chameleon. Chamaeleo chameleon Brain Behav. Evol., 43: 173-188 Bravo, H., Pettigrew, J. D. (1981) The distribution of neurons projecting from the retina and visual cortex to the thalamus and optic tectum in the barn owl, Tyto alba, and the burrowing owl, Speotyto cunicularia J. Comp. Neurol., 195: 643-657 Butler, A. B. (1974) Retinal projections in the night lizard xantusia vigilis Baird Brain Research, 80: 116-121 Butler, A. B., Northcutt, G. (1971) Retinal Projections in Iguana iguana and Anolis carolinensis Brain Research, 26: 1-13 De la Calle, A., Davila, J. C., Guirado, S., Marin Giron, F. (1986) Retinal Projections in the lizard Podarcis hispanica J. Hirnforsch. 27: 707-713 Fite, K. V., Janusonis, S., Foote, W., Bengston, L. (1999) Retinal afferents to the dorsal raphe nucleus in rats and Mongolian gerbils J. Comp. Neurol., 414: 469-484 Fite, K. V., Lister, B. C. (1981) Bifoveal Vision in Anolis Lizards Brain Behav. Evol., 19: 144-154 Huber, G. C., Crosby, E. C. (1933) The reptilian optic tectum J. Comp. Neurol., 57: 57-163 Kenigfest, N., Martinez-Marcos, A., Belekhova, M., Font, C., Lanuza, E., Desfilis, E., Martinez-Garcia, F. (1997) A lacertilian dorsal retinorecipient thalamus: A re-investigation in the old-world lizard Podarcis hispanica Brain Behav. Evol., 50: 313-334 Makaretz, M., Levine, R. L. (1980) A light microscopoic study of the bifoveate retina in the lizard Anolis carolinensis: General observations and convergence ratios Vision Research, 20: 679-686 Martin, G. R., Katzir, G. (1999) Visual fields in short-toed eagles, Circaetus gallicus (Accipitridae), and the function of binocularity in birds Brain Behav. Evol., 53: 55-66

Mpodozis, J., Cox, K., Shimizu, T., Bischof, H.-J., Woodson, W., Karten, H. J. (1996) GABAergic Inputs to the Nucleus Rotundus (Pulvinar Inferior) of the Pigeon (Columbia livia) J. Comp. Neurology, 374: 204-222 Pettigrew, J. D (1985) The evolution of binocular vision In: Visual Neuroscience Kap. 15, 777-887 Hrsg.: Pettigrew, J. D., Sanderson, K. J., Levick, W. R. Cambridge University Press, Cambridge, UK Reiner, A., Zhang, D., Eldred, W. (1996) Use of the Sensitive Anterograde Tracer Cholera Toxin Fragment B Reveals New Detail of the Central Projections in Turtles Brain Behav. Evol., 48: 307-337 Repérant, J., Rio, J.-P., Ward, R., Hergueta, S., Miceli, D., Lemire, M. (1992) Comparative Analysis of the Primary Visual system of Reptiles in: Sensorimotor Integration Volume 17, Neurology C Kap. 3, 175-240 Hrsg.: Gans, C., Ulinski, P. S., Universitiy of Chicago Press, Chicago Rochon-Duvigneaud, A. (1943) Les yeux et la vision des vertébrés Masson et Cie., Paris Wu, C.-C., Russel, R. M., Karten, H. J. (1999) The Transport of Cholera Toxin B Subunit in the Retinofugal Pathways of the Chick Neuroscience, 92: 665-676

8. Anhang

Danksagung

Ich möchte mich recht herzlich bei allen bedanken, die mir bei dieser Dissertation geholfen haben.

Allen voran Professor Wagner, der es mir ermöglicht hat, lange Zeit am Anatomischen Institut als wissenschaftliche Hilfskraft zu arbeiten und vielfältige Methoden zu erlernen.

Dr. Ott gilt mein besonderer Dank als mein Betreuer und Ansprechpartner bei allen auftretenden Fragen. Frau Thiedemann hat mir beim Scannen von Bildern sehr geholfen. Insgesamt möchte ich mich bei allen Mitarbeitern der Arbeitsgemeinschaft Wagner bedanken, die mir bei der vorliegenden Arbeit geholfen haben.

Bei Robin und Alba Daraban bedanke ich mich für ihre Geduld und Verständnis für meine Belange. Meinen Eltern Alexandra Daraban und Andrei Giuroiu möchte ich dafür danken, dass sie mich auf meinem Werdegang unterstützt haben. Martina Haug hat durch ihre kompetente Kinderbetreuung das lange Medizinstudium möglich gemacht, ihr möchte ich ebenfalls herzlich danken.

Falls ich an dieser Stelle jemanden vergessen haben sollte, bitte ich um Nachsicht.

Lebenslauf

Persönliche Daten:

Alberta-May Darabar	1 (geb. Giuroiu)
Geburtsdatum:	30.12.1973
Geburtsort:	Bukarest/Rumänien
Familienstand:	ledig, 1 Sohn (7 Jahre)
Eltern:	Andrei Giuroiu, Architekt am Universitätsbauamt Stuttgart
	Alexandra Daraban, verstorben 2001
1975	Auswanderung in die BRD
1980-1981	Franz-Bogner-Schule, Selb
1981-1982	Jos-Weis-Schule, Reutlingen
1982-1984	Matthäus-Beger-Schule Reutlingen
1984-1993	Isolde-Kurz-Gymnasium Reutlingen
1,01 1,,0	Abitur mit Leistungskursen Mathematik und Biologie (Note 1 0)
WS 1993/94	Studium Mathematik und Biologie Eberhard-Karls-Universität
	Tübingen
ab SS 1994	Studium Humanmedizin, Eberhard-Karls-Universität Tübingen
6.12.1994	Geburt des Sohnes Robin Lukas
8/97	Ärztliche Vorprüfung (Note 2 3)
3/99	1 Abschnitt der Ärztlichen Prüfung (Note 3 0)
11/00	Namensänderung von Giuroiu nach Daraban
3/02	2 Abschnitt der Ärztlichen Prüfung (Note 1.6)
4/02-3/02	Praktisches Jahr im Klinikum am Steinenberg Reutlingen
., 02 0, 02	Wahlfach Gynäkologie
5/03	3 Abschnitt der Ärztlichen Prüfung (Note 2 0)
0,00	Abschluss des Medizinstudiums (Gesamtnote 1 99)
Seit 1 7 2003	Ärztin im Praktikum in der medizinischen Klinik der Universität
50H 1.7.2005	Tübingen, Abteilung I (Gastroenterologie, Hepatologie und Infektiologie)
1997-2001	Wissenschaftliche Hilfskraft am Anatomischen Institut der Universität Tübingen, Labortätigkeit und Studentenunterricht
2001-2003	Dissertation am Anatomischen Institut der Universität Tübingen: Darstellung der primären visuellen Areale im Gehirn einer Echse
	(Anolis carolinensis, Squamata) durch anterogrades Tracing