

Aus dem Universitätsklinikum Münster
Klinik und Poliklinik für Augenheilkunde
Direktor: Univ.-Prof. Dr. H. Busse
Abteilung für experimentelle Ophthalmologie
Leiter: Univ.-Prof. Dr. Dr. S. Thanos

Morphometrische Analyse der retinalen Ganglienzellen in der menschlichen Netzhaut

INAUGURAL - Dissertation

zur

Erlangung des doctor medicinae

der Medizinischen Fakultät

der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster

vorgelegt von **Cengiz, Cani**

aus Midyat

2006

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät der Westfälischen Wilhelms-
Universität Münster.

Dekan: Univ.-Prof. Dr. H. Jürgens

1. Berichterstatter: Univ.-Prof. Dr. Dr. S. Thanos

2. Berichterstatter: Univ.-Prof. Dr. W. Paulus

Tag der mündlichen Prüfung: 25.09.06

Aus dem Universitätsklinikum Münster
Klinik und Poliklinik für Augenheilkunde
Direktor: Univ.-Prof. Dr. H. Busse
Abteilung für Experimentelle Ophthalmologie
Leiter: Univ.-Prof. Dr. Dr. S. Thanos
Referent: Univ.-Prof. Dr. Dr. S. Thanos
Koreferent: Univ.-Prof. Dr. W. Paulus

Zusammenfassung
Morphometrische Analyse der retinalen Ganglienzellen
in der menschlichen Netzhaut
Cani Cengiz

Ziel dieser Studie war es, mit Hilfe von neuroanatomischen Verfahren der Fluoreszenzfärbung retinale Ganglienzellen retrograd anzufärben, um sie möglichst genau zu beschreiben und zu klassifizieren. Eine solche Klassifizierung ist deshalb wichtig, weil Ganglienzellen bei verschiedenen lokalen und systemischen Erkrankungen mit einer Degeneration reagieren.

Die Retinae wurden innerhalb von 12 bis 48 Stunden post mortem entnommen, in 4 % Formalin präpariert und fixiert. Die mit der Ganglienzellschicht nach oben ausgebreiteten Retinae wurden mit dem lipophilen Carbocyanin-Fluoreszenz-Farbstoff DiI angefärbt und über mehrere Monate bei Raumtemperatur aufbewahrt. Der Fluoreszenzfarbstoff konnte die Axonmembran der Ganglienzellen durchdringen und entlang der axonalen Membran bis zu den Dendriten der Zellen migrieren: Einzelne, „komplett“ angefärbte Ganglienzellen wurden fluoreszenzmikroskopisch aufgenommen. Eine Klassifizierung der Ganglienzellen erfolgte aufgrund ihrer Morphologie und Größe, der Dendritenposition und -anzahl sowie der Lokalisation innerhalb der Retinae.

Die retinalen Ganglienzellen zeigten eine aufschlussreiche morphologische Vielfaltigkeit, die durch Degenerationserscheinungen der Ganglienzellen zusätzlich kompliziert wurde. Unter den RGZ konnten die Midgetzellen und Parasolzellen u.a. identifiziert, unterklassifiziert und morphometrisch ausgewertet werden. Die erhobenen Daten ergaben hinsichtlich der Zellkörperparameter keine signifikanten Unterschiede zwischen den Midgetzellen und Parasolzellen.

Im Gegensatz dazu waren die Mittelwerte der Dendritenbaumparameter der Parasolzellen im Vergleich zu denen der Midgetzellen in allen Regionen deutlich größer.

Durch die morphologische Mannigfaltigkeit und aufgrund der postmortalen Veränderungen bis zur Gewebentnahme in allen Retinae ist bzw. wird eine Unterscheidung degenerierter GZ infolge lokaler und systemischer Erkrankungen erschwert.

Tag der mündlichen Prüfung: 25.09.06

Abkürzungsverzeichnis

CGL	<i>Corpus geniculatum laterale</i>
Dm	<i>Dendrit-Midgetzellen</i>
Dmis	<i>Dendrit-Midgetzellen inferior oder superior</i>
Dmm	<i>Dendrit-Midgetzellen medial (nasal)</i>
Dml	<i>Dendrit-Midgetzellen lateral (temporal)</i>
Dp	<i>Dendrit-Parasolzellen</i>
Dpis	<i>Dendrit-Parasolzellen inferior oder superior</i>
Dpm	<i>Dendrit-Parasolzellen medial (nasal)</i>
Dpl	<i>Dendrit-Parasolzellen lateral (temporal)</i>
GZ	<i>Ganglienzelle/Ganglienzellen</i>
g/k(G/K)	<i>großer/kleiner</i>
IPL	<i>Interplexiform layer</i>
PBS	<i>phosphate-buffered salt solution</i>
PFA	<i>Paraformaldehyd</i>
RT	<i>Raumtemperatur</i>
R	<i>Range</i>
Zm	<i>Zellkörper-Midgetzellen</i>
Zmis	<i>Zellkörper-Midgetzellen inferior oder superior</i>
Zmm	<i>Zellkörper-Midgetzellen medial (nasal)</i>
Zml	<i>Zellkörper-Midgetzellen lateral (temporal)</i>
Zp	<i>Zellkörper-Parasolzellen</i>
Zpis	<i>Zellkörper-Parasolzellen inferior oder superior</i>
Zpm	<i>Zellkörper-Parasolzellen medial (nasal)</i>
Zpl	<i>Zellkörper-Parasolzellen lateral (temporal)</i>

Zusammenfassung

Abkürzungsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
1.1	Allgemeine Informationsweiterleitung des visuellen Systems	1
1.2	Aufbau der Netzhaut	3
1.3	Retinale Ganglienzellen	4
1.4	Hauptklassen der retinalen Ganglienzellen	5
1.4.1	Midgetzellen	5
1.4.2	Parasolzellen	8
1.4.3	C-Zellen	11
1.4.4	Bistratifizierte Ganglienzellen	11
2	Material und Methoden	13
2.1	Materialien	13
2.1.1	Geräte	14
2.1.2	Chemikalien	14
2.2	Methoden	14
2.2.1	Präparation der Netzhäute	14
2.2.2	Retrograde Färbung retinaler Ganglienzellen	15
2.2.3	Fotografische Dokumentation	16
2.2.4	Sortierung der Ganglienzellenbilder	17
2.2.5	Exzentrizität	18
2.2.6	Verzweigungsebenen der Ganglienzellen innerhalb der IPL	18
2.2.7	Morphometrische Analyse der Ganglienzellen	19
2.2.8	Statistische Auswertung	20
2.2.9	Graphische Darstellung der quantitativen Daten	21
2.3	Ziele der Arbeit	21

3	Ergebnisse	22
3.1	Allgemeine Beschreibung der Morphologie der Ganglienzellbestandteile	24
3.1.1	Morphologie der Axone	24
3.1.2	Morphologie der Varikositäten bzw. Schwellungen	25
3.2	Morphologie der Zellkörper	27
3.2.1	Graphische Darstellung der morphometrischen Zellkörperparameter	28
3.3	Morphologie der Dendritenbäume	34
3.3.1	Graphische Darstellung der morphometrischen Dendritenbaumparameter	35
3.4	Morphologische Klassifikationen der Midgetzellen	44
3.4.1	Midgetzellen mit proximal unverzweigten primären Dendriten	45
3.4.2	Sehr kleine zentrale Midgetzellen	51
3.4.3	Midgetzellen mit proximal v-förmigen primären Dendriten	53
3.4.4	Midgetzellen mit punktförmigem Abgang der primären Dendriten	57
3.4.5	Midgetzellen mit Axonabgang vom primären Dendriten	61
3.5	Morphologische Klassifikationen der Parasolzellen	64
3.5.1	Parasolzellen mit zwei primären Dendriten	66
3.5.2	Parasolzellen mit drei primären Dendriten	80
3.5.3	Multidendrit-Parasolzellen	88
3.5.4	Ganglienzellen mit Dendritenbäumen in unterschiedlichen Ebenen	93
3.5.5	Ähnlichkeit benachbarter Midgetzellen und Parasolzellen	98
3.5.6	Besonderheiten in der Makula einer Retina	103
3.5.7	Exemplare von Wide-field-Zellen, Amakrine-Zellen und Horizontalzellen	104

4	Diskussion	106
4.1	Zusammenfassungen der Ergebnisse	106
4.2	Vergleich der morphometrischen Parameter	108
4.2.1	Vergleich der Zellkörperparameter	108
4.2.2	Dendritenbaumparameter im Vergleich	110
4.2.3	Dendritenverzweigung im Vergleich	111
4.3	Klassifizierung der Ganglienzelltypen	112
4.4	Pathologische Veränderungen der Ganglienzellschicht	116
5	Literaturverzeichnis	117
6	Anhang	
6.1	Tabellenverzeichnis mit morphometrischen Daten der Ganglienzellen	
6.1.1	Midgetzellen	
6.1.2	Parasolzellen	
6.1.3	Wide-field-Zellen	
	Danksagung	

1 Einleitung

Das visuelle System ist das leistungsfähigste Sinnessystem des menschlichen Organismus. Es liefert mehr Informationen an das Gehirn als alle anderen Sinnessysteme zusammen.

Die Funktion des visuellen Systems ist sehr komplex. Das spiegelt sich auch in der Organisation der Netzhautstrukturen wider. Die Netzhaut der Primaten beinhaltet hierfür mehrere Ganglienzellklassen mit verschiedenen anatomischen und physiologischen Eigenschaften (Rodieck, 1988; Kaplan et al., 1990). Die gleichzeitige Verarbeitung von räumlichen, zeitlichen und spektralen Informationen in der Netzhaut beruht auf morphologisch sehr unterschiedlichen retinalen Ganglienzellgruppen, ihrem intraretinalen Verlauf und ihrer Organisation sowie auf ihrer zentralen Projektion in den unterschiedlichen visuellen Verarbeitungszentren des Gehirns (Polyak, 1941; Boycott and Dowling, 1969; Leventhal et al., 1981; Perry and Cowey, 1984; Perry et al., 1984; Rodieck et al., 1985; Rodieck, 1988; Watanabe and Rodieck, 1989; Dacey and Petersen, 1992; Dacey, 2000).

1.1 Allgemeine Informationsweiterleitung des visuellen Systems

Die Informationsverarbeitung des visuellen Systems beginnt in den Zapfen und Stäbchen. Sie stehen durch Horizontalzellen miteinander in Verbindung und sind synaptisch mit den Bipolarzellen verbunden. Bei den Bipolarzellen unterscheidet man die ON-Zellen, die mit einer Depolarisation Aktionspotentiale in den nachgeschalteten Ganglienzellen lösen und die OFF-Zellen, welche mit einer Hyperpolarisation die nachgeschalteten Ganglienzellen hemmen (Werblin and Dowling, 1969; Werblin, 1991). Die Amakrine-Zellen stellen synaptische Querverbindungen zwischen den Bipolarzellen dar. Die Axone der Ganglienzellen laufen am Sehnervenkopf zusammen und bilden die Sehnerven. An der Sehbahn-Kreuzung kreuzen sich nur die nasalen Axone. Dagegen verlaufen die temporalen Axone beider Augen ungekreuzt, so dass jede Hirnhälfte Informationen der entsprechenden Augenhälften und damit aus dem gegenüberliegenden Gesichtsfeldbereich erhält. Nach der Sehbahn-Kreuzung projizieren die meisten Axone der Ganglienzellen zum Corpus geniculatum laterale (CGL) (Perry et al., 1984; Lennie et al., 1990). Das CGL besteht aus sechs Schichten.

Die Schichten 1,4 und 6 bekommen ihre Informationen aus dem kontralateralen Auge, die Schichten 2,3 und 5 aus dem ipsilateralen Auge.

Man unterscheidet drei Zellgruppen in diesen Schichten:

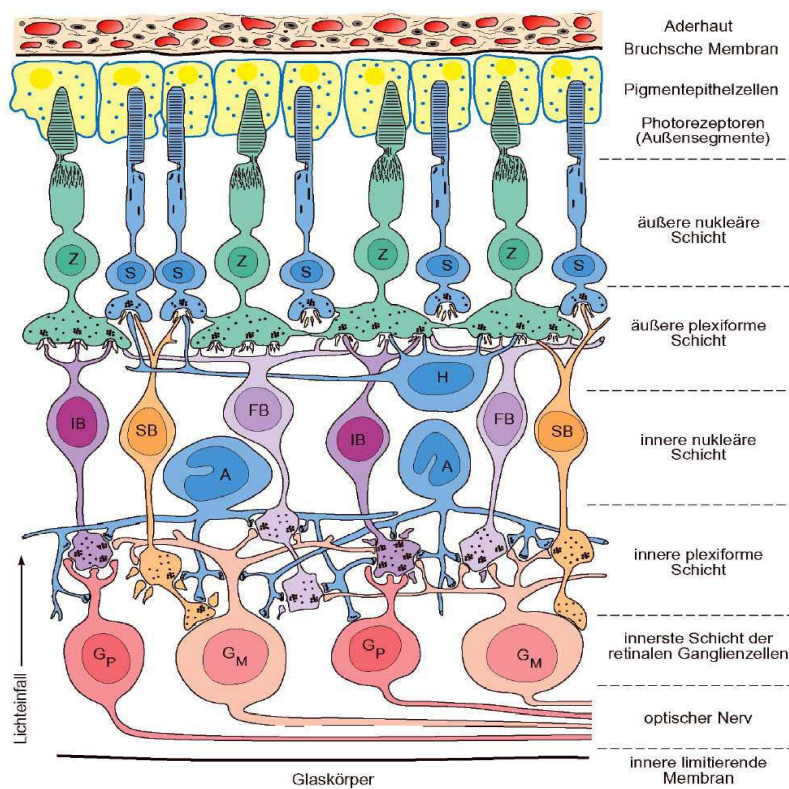
1. Magnozelluläre Zellen in Schicht 5 und 6, die ihre Informationen von den Parasolzellen der Netzhaut erhalten.
2. Parvozelluläre Zellen in den Schichten 1 bis 4, deren Eingangssignale von den Midgetzellen der Netzhaut stammen.
3. Koniozelluläre Zellen, die sich zwischen den einzelnen Schichten und über Schicht 6 des CGL befinden.

Innerhalb der Schichten erhalten die benachbarten Neurone des CGL ihre Informationen von benachbarten Ganglienzellen der Netzhaut (Retinotopie). Die Axone der Zellen des CGL leiten schließlich die Sehinformation in die entsprechenden Schichten des primären Sehkortex (Kolb u. Wishaw, 1997; Dudel et al., 1996).

1.2 Aufbau der Netzhaut

Der komplexe Aufbau der Netzhaut (siehe Abb.1) weist folgende zehn Schichten auf:

1. Pigmentepithel
2. Schicht der Stäbchen und Zapfen (Außenglieder und Innenglieder der Sehzellen)
3. Stratum limitans externum
4. äußere Körnerschicht (Perikaryen der Sehzellen)
5. äußere plexiforme Schicht
6. innere Körnerschicht (bipolare Nervenzellen)
7. innere plexiforme Schicht
8. Ganglienzellschicht (multipolare Ganglienzellen)
9. Nervenfaserschicht
10. Stratum limitans internum



Photorezeptoren:

Stäbchen und Zapfen als

1. Neuron der Sehbahn.

Bipolarzellen:

IB, Invasierende

Bipolare; FB, Flache

Bipolare, beide

spezifisch für Zapfen;

SB,

Stäbchenbipolare als

2. Neuron der Sehbahn.

Ganglienzellen:

Gp, parvozelluläre

Ganglienzellen;

Gm magnozelluläre

Ganglienzellen als

3. Neuron der Sehbahn.

Interneurone:

(H, Horizontale Zelle,

A, Amakrine-Zellen)

Abb. 1 (Deetjen u. Speckmann, 1994)

1.3 Retinale Ganglienzellen

In der Primaten-Retina wurden mehrere Ganglienzellklassen aufgrund ihrer anatomischen und physiologischen Eigenschaften unterschieden (Rodieck, 1988; Kaplan et al., 1990). Die erste morphologische Beschreibung der menschlichen retinalen Ganglienzellen erfolgte durch Dogiel (1891). Er erkannte an den Verzweigungsebenen und an der Dendritenbaumgröße drei Typen von Ganglienzellen: Die der Klasse I (Wide-field-Zellen) verzweigen sich mit ihren großflächig gestreckten Dendriten innerhalb der inneren plexiformen Schicht.

Ganglienzellen der Klasse II (Parasolzellen) verzweigen sich ebenfalls großflächig mit ihren Dendriten im tieferen Teil der inneren plexiformen Schicht. Die Zellen der Klasse III (Midgetzellen) sind klein und haben dicht verzweigte Dendriten.

Zwei Jahre später wies Cajál (1893) nach intensiver Forschung auf die große morphologische Mannigfaltigkeit der retinalen Ganglienzellen bei Wirbeltieren hin.

Polyak (1941) unterschied in Affen-Retinae sechs Klassen von Ganglienzellen, die im englischen Sprachgebrauch als midget, shrub, small diffuse, garland, giant und displaced bezeichnet wurden.

Kolb et al. (1992) unterschieden aufgrund der Zellkörpergröße, der Dendritenbaum-morphologie, der Verzweigungstiefe und anhand des Verzweigungsmusters 24 verschiedene Ganglienzelltypen in Menschen-Retinae.

Ghosh et al. (1996) unterschieden bei den Neu-Weltaffen, den Marmoset *Callithrix jacchus*, Ganglienzellen der Gruppen A (Parasolzellen), B (Midgetzellen) und C (kleine bistratifizierte Ganglienzellen oder heterogene Gruppen).

Für drei Hauptklassen von Ganglienzellen, die in Affen-Retinae differenziert wurden, hat man die entsprechenden homologen Ganglienzellen in Menschen-Retinae gefunden. Diese sind die Midgetzellen, die Parasolzellen und die Wide-field-Zellen bzw. W-Zellen oder koniozelluläre Zellen (Dacey and Petersen, 1992; Kolb et al., 1992; Dacey, 1993b; Dacey and Lee, 1994; Peterson and Dacey, 1998 und 1999).

Die morphologische, physiologische und zentrale Projektion der Parasolzellen, Midgetzellen, Wide-field-Zellen und einer weiteren Klasse von Ganglienzellen (der kleinen bistratifizierten Ganglienzellen) sind besonders in den letzten zehn Jahren weiter untersucht worden (Kolb et al., 1992; Dacey and Petersen, 1992; Rodieck and Watanabe, 1993; Dacey, 1993b; Dacey and Lee 1994; Silveira et al., 1994; Yamada et al., 1996; Ghosh et al., 1996; Peterson and Dacey, 1998 und 1999).

Diese Zelltypen bilden in der retino-geniculo-corticalen und retinotectalen Bahn voneinander unabhängige Informationskanäle.

Unter den Säugetieren wurden vor allem die Retinae von Katzen eingehend erforscht. Dabei gelangte man zur Unterscheidung in drei anatomisch und funktionell verschiedenen Typen von Ganglienzellen (der lateinische Buchstabe gibt die physiologische, der griechische die morphologische Klassifizierung an): Y-Zellen (Parasolzellen, α -Zellen), X-Zellen (Midgetzellen, β -Zellen) und W-Zellen (γ -Zellen).

Die Haupttypen retinaler Ganglienzellen der Katze findet man in anderen Säugerspezies wieder, allerdings gibt es auch aufschlussreiche Unterschiede. Die morphologischen und physiologischen Eigenschaften dieser Zellen und ihre zentrale Projektion zeigen viele Gemeinsamkeiten mit den Ganglienzellen in Affen-Retinae (Boycott and Wässle, 1974; Bunt et al., 1975; Lennie, 1980; Leventhal et al., 1981; Peichl and Wässle, 1981; Rodieck and Brening, 1983; Peichl, 1989; Perry and Cowey, 1981 und 1985; Perry et al., 1984; Schall et al., 1986; Silveira et al., 1994).

1.4 Hauptklassen der retinalen Ganglienzellen

1.4.1 Midgetzellen

In der Primaten-Retina bilden die Midgetzellen (Zwergzellen) mit ca. 80 % die größte Population der retinalen Ganglienzellen (Perry et al., 1984; Rodieck, 1988; Kaplan et al., 1990; Lee, 1996). Die Midgetzellen haben einen kleinen bis mittelgroßen Zellkörper und einen primären Dendriten. Sie bilden die kleinsten Dendritenbäume in jeglicher retinaler Lokalisation (Polyak, 1941; Leventhal et al., 1981; Perry et al., 1984; Rodieck et al., 1985; Kolb et al., 1992; Dacey and Petersen, 1992; Silveira et al., 1994). Der Dendritenbaum geht von einem einzigen primären Dendriten aus. In der zentralen Netzhaut hat der Dendritenbaum einen Durchmesser von 5 bis 10 μm (Dacey, 1993b) bzw. von 5 bis 20 μm (Kolb et al., 1992). Im Gegensatz hierzu wurden bei Rodieck alle retinalen Ganglienzellen mit einem Dendritenbaumdurchmesser bis 100 μm ohne Rücksicht auf ihre Morphologie als Midgetzellen klassifiziert (Rodieck et al., 1985). Da die Midgetzellen sich in den Schichten der IPL unterschiedlich verzweigen, wurden sie in zwei Untergruppen unterteilt (Polyak, 1941; Perry et al., 1984; Watanabe and Rodieck, 1989): Eine Untergruppe verzweigt sich in der inneren, die andere in der

äußeren Hälfte der IPL. Sie entsprechen wahrscheinlich ON- und OFF-Center-Zellklassen (Famiglietti and Kolb, 1976). Nach ihrer Verzweigungstiefe in Sublamina a oder b der IPL wurden sie auch P1a- oder P1b-Typen genannt. P1a-Midgetzellen haben Dendriten, die bis zur ersten und zweiten Schicht der IPL reichen. P1b-Midgetzellen haben verzweigte Dendriten im Bereich der Ganglienzellschicht, nämlich in der fünften Schicht der IPL (Kolb and DeKorver, 1991). Nach der Entfernung der proximalen Verzweigungsstelle des primären Dendritens vom Zellkörper und ihrer Verzweigungstiefe in der IPL wurden sie auch als innere bzw. äußere Midgetzellen bezeichnet. Die proximale Verzweigungsstelle der inneren Midgetzellen liegt 2–5 μm vom Zellkörper entfernt, die der äußeren Midgetzellen 7–10 μm vom Zellkörper in der IPL. Innere Midgetzellen haben einen größeren Dendritenbaum und einen größeren Zellkörper als äußere Midgetzellen (Dacey and Petersen, 1992; Dacey, 1993b). Dieser Größenunterschied wurde sowohl bei Midgetzellen als auch bei Parasolzellen als ON- und OFF-Asymmetrie bekannt.

Jede Midgetzelle in der Nähe der Fovea erhält ihre Hauptinformation von einer Midget-Bipolarzelle, die ihrerseits mit einer einzigen Zapfenzelle in Kontakt steht (Polyak, 1941; Boycott and Dowling, 1969; Kolb, 1970; Kolb and DeKorver, 1991; Calkins et al., 1994). Diese private Leitung wurde durch elektromikroskopische Rekonstruktionen bestätigt (Kolb and DeKorver, 1991; Calkins et al., 1992). Die Midgetzellen gehören zu der physiologischen Ganglienzellklasse, welche als farboponente Ganglienzellen identifiziert wurden (Shapley and Perry, 1986; Kaplan et al., 1990). Sie bilden mit ihren eigenen spezifischen Bipolarzellen die Basis für den Rot-Grün-Farbkanal. Der kleine Dendritenbaum der Midgetzellen korreliert mit einem kleinen rezeptiven Feld und zeigt somit gute Ortsauflösung, aber schlechte Bewegungsdetektion (De Monasterio and Gouras, 1975). Ihr Axon hat ein feines Kaliber und ist ab der Papilla nervi optici schwach myelinisiert und damit langsamer leitend. In ihren Zielgebieten zeigen sie ein umschriebenes axonales Endigungsfeld. Die Midgetzellen zeigen ein tonisches Antwortverhalten. Die Midgetzell-Axone projizieren hauptsächlich zur parvozellulären Schicht des Nucleus geniculate laterale dorsale und zum Pulvinar (Leventhal et al., 1981; Perry et al., 1984; Cowey et al., 1994). Hier wurden besonders Zellen mit kleinen, farboponenten-rezeptiven Feldern aufgezeichnet (Wiesel and Hubel, 1966; Creutzfeldt et al., 1979; Derrington et al., 1984; Lennie and D`Zmura, 1988).

Schädigungen, die sich auf die parvozellulären Schichten des CGL oder direkt auf die Zerstörung der Zellen beschränken, die zu dieser Region projizieren, umfassen somit das Farbsehen, die zentrale Sehschärfe und die Leitung hoher räumlicher und niedriger zeitlicher Signalfrequenzen (Merigan and Eskin, 1986; Merigan, 1989; Schiller et al., 1990; Merigan et al., 1991; Lynch et al., 1992). Die Midgetzell-Population ist hauptsächlich für das räumliche Auflösungsvermögen über das visuelle Feld und für das Farbsehen zuständig (Shapley and Perry, 1986; Lennie et al., 1991). Mit zunehmender zentraler Entfernung werden die Dendritenbäume der Midgetzellen größer (Dacey, 1993b). Jedoch wurde in bisherigen Studien erwähnt, dass auch große, den Midgetzellen ähnliche Zellen in der zentralen Retina vorkommen (Kolb et al., 1992). Diese können eine anatomisch und funktionell verschiedene Gruppe von Ganglienzellen darstellen, die in die parvozellulären Schichten projizieren (Dacey, 1993b).

Einige dieser großen, den Midgetzellen ähnlichen Zellen mit einem Dendritenbaumdurchmesser von 180 bis 225 μm können die kleinen Parasolzellen überlappen. Die größten Midgetzellen kommen in der Peripherie des temporalen, inferioren und superioren Retina-Quadranten vor, wo die Zelldichte am niedrigsten ist. Die unterschiedliche Größe der Dendritenbäume hängt von den Verzweigungsmustern ab. Die großen Midgetzellen besitzen Dendritenbäume mit geringer Verzweigung. Im Gegensatz dazu tragen die kleinen Midgetzellen einen dichten, büschelförmig verzweigten Dendritenbaum. Diese Variation der Dendritenbäume ist eine angeborene Eigenschaft der menschlichen Midgetzellen (Dacey, 1993a). Die Komplexität der Dendritenbäume nimmt dadurch zu, dass sie weitere Grade von Verzweigungen zeigen, die wiederum innerhalb der Dendritenbäume dichte Verzweigungsareale (Clusters) bilden. Diese Dendritencluster scheinen für alle nicht-fovealen Midgetzellen charakteristisch zu sein.

Besonders bei ON-Midgetzellen, die einen Dendritenbaum aus mehreren primären Dendriten bilden und eine unregelmäßige Anordnung am Zellkörper zeigen, wurden solche Dendritenclusters beschrieben (Dacey, 1993b).

Die Dendritenbäume peripherer Midget-Ganglienzellen haben somit oft sehr unregelmäßige Formen. In Modellrechnungen konnte gezeigt werden, dass diese Unregelmäßigkeiten einer spezifischen Auswahl von M- oder L-Rezeptoren entsprechen könnten (Martin et al., 2001).

Außerhalb der parafovealen Region bekommen die Midgetzellen Informationen nicht nur von einem einzigen Zapfen, wie in der Nähe der Fovea, sondern von mehreren Rot-Grün-Zapfen (Dacey, 1993b). Sie sind somit wie die Parasolzellen nicht farboponent und haben auch entsprechend ähnliche physiologische Funktionen. Andererseits wurde berichtet, dass die Eigenschaften von peripheren Rot-Grün-Zellen denen von zentralen Rot-Grün-Zellen sehr ähnlich sind. Der Verlust der Farbempfindlichkeit im peripheren Gesichtsfeld muss also einen kortikalen Ursprung haben, d.h. durch die weitere Verarbeitung im Gehirn zustande kommen (Martin et al., 2001).

Synonyme für Midgetzellen sind P1-, B-Zellen (Leventhal et al., 1981), beta-Zellen (Boycott and Wässle, 1974), P β -Zellen (Perry and Cowey, 1981), Typ-III- und X-Zellen.

1.4.2 Parasolzellen

Die Parasolzellen (Schirmzellen) bilden eine sehr heterogene Gruppe von Ganglienzellen mit vielen Untergruppen. Sie besitzen ein breitflächiges Dendritenfeld, das sich nah im Zentrum der inneren plexiformen Schicht verzweigt (Dogiel, 1989; Rodieck, 1973; Leventhal et al., 1981; Boycott and Wässle, 1991; Dacey and Petersen, 1992). Sie bilden unterschiedlich große konzentrische, elliptische oder asymmetrische bzw. lobuläre Dendritenbäume aus zwei oder mehreren dicken primären Dendriten (Thanos et al., 1991; Kolb et al., 1992; Ghosh et al., 1996). Parasolzellen mit asymmetrischen Dendritenbäumen findet man hauptsächlich in der peripheren Retina. Sowohl die Zellkörper als auch die Dendritenbäume der Parasolzellen und der Midgetzellen werden mit zunehmender zentraler Entfernung größer (Perry et al., 1984; Rodieck et al., 1985; Thanos et al., 1991; Kolb et al., 1992; Dacey and Petersen, 1992; Ghosh et al., 1996).

In den vorliegenden Studien werden die kleinen und großen Parasolzellen nicht einheitlich gehandhabt: Die kleinsten zentralen Parasolzellen, nämlich die bei Kolb erwähnten P2-Ganglienzellen, wurden wegen ihrer Dendritenbaumgröße als Midgetzellen betrachtet. Die P2-Zellen lassen sich in der zentralen Retina infolge des Dendritenbaumdurchmessers von 10 bis 100 μm nur schwer von P1-Zellen (Midgetzellen) unterscheiden. Wegen ihrer kleinen Dendritenbäume wurden sie von den meisten Forscher zu den Midgetzellen gezählt (Rodieck et al., 1985; Kolb et al., 1992;

Dacey and Petersen, 1992). Dagegen wurden sie bei Polyak als kleine zentrale Parasolzellen betrachtet. Der Name „Parasolzelle“ wurde ebenfalls von Polyak geprägt: weswegen diese Ganglienzellen infolge der horizontalen Verzweigungsmuster wie ein „chinesischer Schirm“ genannt wurden (Polyak, 1941). Die P2-Ganglienzellen kommen in zwei Formen vor: P2a-Zellen verzweigen sich in Schicht 2 der IPL (OFF-Center-Zellen) und P2b-Zellen verzweigen sich breitflächig in Schicht 3 und 4 der IPL (ON-Center-Zellen). Wegen ihrer unterschiedlichen Verzweigungstiefe in den Schichten der IPL und der physiologischen und physikalischen Informationsverarbeitung unterteilt man auch die menschlichen Parasolzellen – je nach ihrem Antwortverhalten auf Beleuchtung – in ON- und OFF-Center-Zellen (Watanabe and Rodieck, 1989; Dacey and Petersen, 1992; Kolb et al., 1992; Dacey and Lee, 1994).

Die fovealen und die peripheren M-Zellen wurden als die klassischen Parasolzellen betrachtet. Im Vergleich zu den benachbarten P1- und P2-Zellen besitzen sie größere Zellkörper und Dendritenbäume mit gröberen Varikositäten und dornigen Anhängseln (Spines). Unter die M-Zellen fallen wahrscheinlich auch die größeren Parasolzellen oder Polyaks Riesenzellen („giant-cells“) (Silveira and Perry, 1991; Thanos et al., 1991; Kolb et al., 1992). Diese besitzen vier- oder fünfeckige Zellkörper und zwei bis mehrere dicke primäre Dendriten, die einen sehr dicht verzweigten großen Dendritenbaum bilden, der sich gleichmäßig in einer Ebene ausdehnt, entweder in Sublamina a oder in Sublamina b der IPL. Die M-Zellen besitzen grob gestaute dicke Axone und zeigen – im Gegensatz zu den kleinen Parasolzellen – besonders in der Peripherie weniger Überlappungen ihrer Dendritenbäume (Dacey and Petersen, 1992). Aufgrund ihrer Morphologie, Größe und Dendritenbaumverzweigung wurden sie als Subpopulation der Parasolzellen betrachtet (Watanabe and Rodieck, 1989; Kolb et al., 1992).

Menschliche Parasolzellen und die kleinen bistratifizierten Ganglienzellen (small bistratified ganglion cells) sind im Durchschnitt größer als die Parasolzellen und als die kleinen bistratifizierten Ganglienzellen der Affen. Dagegen sind Midgetzellen bei beiden Spezies gleich groß (Dacey and Petersen, 1992). Sowohl ON-Center-Midgetzellen als auch ON-Center-Parasolzellen besitzen größere Dendritenbäume als ihre OFF-Center-Gegenspieler (Dacey and Petersen, 1992; Ghosh et al., 1996).

Im nasalen Retina-Quadranten finden sich außer einer hohen Zelldichte auch die Parasolzellen mit den kleinsten Dendritenbäumen (Perry et al., 1984; Watanabe and

Rodieck, 1989; Dacey and Petersen, 1992; Rodieck and Watanabe, 1993; Ghosh et al., 1996). Zur Retinaperipherie hin nimmt die Anzahl der Parasolzellen insgesamt zu.

Im Retinazentrum projizieren etwa 40–140 Zapfen auf eine Parasolzelle (auf eine Midgetzelle dagegen nur 1 Zapfen). Die Parasolzellen erhalten im Schnitt zehn- bis 15-mal mehr Stäbcheneingänge als die Midgetzellen (Goodchild et al., 1996; Yamada et al., 1998), und ihr rezeptives Feld ist ca. dreimal größer als das der Midgetzellen am gleichen Retinaort (Croner and Kaplan, 1995). Parasolzellen sind farbumpfindlich und erhalten ihre Eingänge hauptsächlich über Amakrinen (Freed et al., 1988; Kolb and Nelson, 1993; Kolb and DeKorver, 1991; Jacoby et al., 1996). Die diffusen Bipolarzellen („diffuse bipolars“) projizieren zu den Parasolzellen, die entweder auf „Licht an“ („on“) oder auf „Licht aus“ („off“) antworten. Die Parasolzellen zeigen ein phasisches Antwortverhalten.

Dieses Parasolzellen-System ist Grundlage für einen Schwarz-Weiß- oder Helligkeitskanal unserer Wahrnehmung (Lee et al., 1988 und 1993; Lee, 2000).

Die Parasolzellen antworten bevorzugt auf bewegte und größere Objekte und sind sehr kontrastsensitiv (Dreher et al., 1976; Lee, 2004). Sie sind somit Ausgangsort für das System der Bewegungs-, Tiefen- und Kontrastwahrnehmung (Raumanalyse) (Merigan, 1989; Merigan and Katz, 1990).

Der große Dendritenbaum der magnozellulären Zellen bzw. Parasolzellen korreliert mit einem großen rezeptiven Feld und damit guter Bewegungskdetektion, aber schlechter Ortsauflösung (Schiller et al., 1990; Merigan et al., 1991). Ihr Axon ist ab der Papilla nervi optici stark myelinisiert und damit schnell leitend. In ihren Zielgebieten zeigen sie ein weit ausgedehntes axonales Endigungsfeld. Die Parasolzellen projizieren zu der magnozellulären Schicht des Nucleus geniculate laterale, zum Pulvinar und möglicherweise zum Colliculus superior.

Der Colliculus superior ist ein Hirngebiet im Mittelhirn, von dem aus sakkadische Augenbewegungen als Antwort auf Objekte ausgelöst werden, die sich im Sehfeld bewegen (Leventhal et al., 1981; Perry and Cowey, 1984; Perry, 1981, 1984a und 1984b; Shapley, 1986; Rodieck and Watanabe, 1993).

Die Parasolzellen werden auch als M-Zellen, Y-Zellen, A-Zellen, $P\alpha$ -Zellen, als Typ-II- und als „stratified-diffuse“-Zellen bezeichnet.

1.4.3 C-Zellen

Die koniozellulären Ganglienzellen sind ebenfalls eine sehr heterogene Gruppe von Ganglienzellen. Dazu gehören die W-Ganglienzellen und die kleinen bistratifizierten Ganglienzellen („small bistratified ganglion cells“), deren Unterscheidung von Parasolzellen einige Schwierigkeiten bereitet.

Die **W-Ganglienzellen** treten in zwei Unterklassen auf: „sluggish-sustained“ und „sluggish-transient“. Die Bezeichnung weist darauf hin, dass diese Neuronen auf einen Lichtreiz nicht mit einer prägnanten Spikesalve („brisk“), sondern mit einer weniger deutlichen und langsameren Veränderung ihrer Spontanaktivität antworten. Die W-Zellen entsprechen dem morphologischen Wide-field-Zelltyp. Sie besitzen weit verzweigte und lockere Dendritenbäume und sind gleichmäßig über die ganze Retina verteilt. Außerdem zeichnen sie sich durch einen kleinen Zellkörper und ein dünnes Axon aus. Sie leiten die Erregung langsam weiter und ihre Axone projizieren bevorzugt in visuelle Reflexzentren (Area praetectalis, Colliculus superior), in den Hypothalamus (Tractus retino-hypothalamicus) und damit auch zum Corpus geniculatum laterale (Casagrande, 1994; Hendry and Yoshioka, 1994). Die retinalen Eingänge des Colliculus superior bestehen hauptsächlich aus Fasern der W-Zellen (Perry and Cowey, 1984; Rodieck and Watanabe, 1993).

1.4.4 Bistratifizierte Ganglienzellen

Kleine bistratifizierte Ganglienzellen werden auch „Blau“-Ganglienzellen genannt. Sie haben eine anatomisch einzigartige Struktur mit Dendritenbäumen in verschiedenen Schichten der inneren plexiformen Schicht und wurden anatomisch als „small bistratified cells“ beschrieben (Rodieck, 1991; Rodieck and Watanabe, 1993; Dacey, 1993a; Dacey and Lee, 1994; Ghosh et al., 1996).

Sie besitzen einen größeren inneren Dendritenbaum, der sich in gleicher Ebene verzweigt, wo sich auch die Enden der Blau-Zapfen-Bipolare befinden (Kouyama and Marshak, 1992; Dacey, 1993b). Dort bilden die Blau-Zapfen-Bipolare und die kleinen bistratifizierten Ganglienzellen synaptische Verbindungen für die Weiterleitung erregender Blau(S)-Zapfen-Signale in die Netzhaut und zeigen dabei ein kräftiges Antwortmuster (Zrenner and Gouras, 1981; Calkins et al., 1998).

Der kleinere äußere Dendritenbaum der kleinen bistratifizierten Ganglienzellen steht in synaptischer Verbindung mit einem hyperpolarisierten Bipolar-Zellentyp, der M- und L-Zapfen-Signale weiterleitet (Dacey and Lee, 1994; Calkins et al., 1998).

Die bistratifizierte „Blue-on“-Ganglienzelle bekommt somit erregende Eingangssignale von den Blau-Zapfen-Bipolarzellen („S-cone bipolar“) und inhibitorische Eingangssignale wahrscheinlich von den diffusen Bipolarzellen („diffuse bipolars“). Durch Aufzeichnungen (von Retinae der Altweltaffen der Gattung Macaque) *in vitro* wurde bestätigt, dass die kleinen bistratifizierten Ganglienzellen sehr sensibel für die Modulation der „short wavelength-sensitive“ (SWS- oder „Blue“-) Zapfen ist (Dacey and Lee, 1994). Damit wurde selektiv die Blau-Gelb-Ganglienzellfunktion überprüft. Eine „Blue-OFF-Zelle“ wurde bereits beschrieben. Es handelt sich um eine „inner-stratified“ Ganglienzelle mit einem locker verzweigten großen Dendritenbaum (De Monasterio and Gouras, 1975; Valberg and Tigwell, 1986; Dacey et al., 2001). Die „Blue-ON-Zellen“ werden also von blauem Licht erregt und von gelbem Licht gehemmt. Sie bilden einen Pol des Blau-Gelb-Kanals. Die Gegenpolarerregung durch gelbes Licht und die Hemmung durch blaues Licht ist physiologisch nachgewiesen, anatomisch aber noch nicht identifiziert worden (Lee, 2000). Die „Yellow-ON-Zelle“ wurde anatomisch bisher noch nicht identifiziert.

Die kleinen bistratifizierten Ganglienzellen geben eine schwache Antwort auf Schwarz-Weiß-Modulationen, keine Antwort auf Rot-Grün und eine starke Antwort auf Blau-Gelb-Modulation (Dacey and Lee, 1994). Die bistratifizierten Ganglienzellen projizieren mit ihren Axonen zur koniozellulären Schicht oder K-Schicht des CGL (Irwin et al., 1993; Calkins et al., 1997 und 1998) neben den bereits erwähnten Projektionszentren der koniozellulären Zellen, hauptsächlich auch zur parvozellulären Schicht des CGL (Rodieck, 1991; Dacey, 1993b). Die Axone der koniozellulären Gruppe des CGL projizieren in den Schichten 2 und 3 – und enden in den cytochromeoxidase-reichen Blobs des primären visuellen Kortex (Carroll and Wong-Reily, 1984; Livingstone and Hubel, 1984; Casagrande, 1994; Hendry and Yoshioka, 1994).

Alle Klassen – X-, Y-, W-sustained- und W-transient-Zellen und die bistratifizierten Ganglienzellen – gibt es in einer OFF- und einer ON-Variante. Außer den dargestellten Ganglienzellen wurden u. a. von Dacey und Kolb noch weitere Ganglienzelltypen morphologisch beschrieben (Kolb et al., 1992; Dacey and Petersen, 1992; Peterson and Dacey, 1998).

2 Material und Methode

2.1 Materialien

Postmortale menschliche Netzhäute, die während dieser Studie zur Verfügung gestellt wurden:

A: Retina v. 20.01.2002; Nr. 65036	K: Retina v. 12.06.2001; Nr.1085/1086
B: Retina v. 08.01.2002; Nr.1151	L: Retina v. 08.01.2002; Nr. 1150
C: Retina v. 17.12.2001	M: Retina v. 08.01.2002; Nr.1152
D: Retina v. 20.01.2002; Nr. 65035	N: Retina v. 30.07.2001
E: Retina v. 29.01.2002; Nr. 1163/1164	O: Retina v. 19.12.2001
F: Retina v. 29.01.2002; Nr. 1163/1164	P/Q: Retina v. 09.11.2001
G: Retina v. 20.01.2002; Nr. 65035	R/S: Retina
H: Retina v. 09.08.2001	T/U: Retina v. 03.07.2001; Nr.1089/1090
I: Retina v. 17.01.2002	V/W: Retina v. 28.08.2001
J: Retina v. 12.06.2001; Nr.1085/1086	X: Retina v. 09.08.2001

In der morphometrischen Auswertung fanden die Retinae E, F, N, O, P, Q, R, S, T, U, V, W und X gar keine bzw. wenig Berücksichtigung, weil von diesen Retinae nur eine sehr geringe Anzahl von Ganglienzellen aufgenommen werden konnte.

Die Augen entstammten Organspendern, die an verschiedenen Krankheiten (z. B. Subarachnoidalblutung, Karzinomen, Sepsis u.a.) gestorben waren. Alle Daten sind anonym erhoben, um dem Personendatenschutzgesetz gerecht zu werden. Rückschlüsse auf die Spender sind deshalb nicht möglich. Das Alter lag zwischen 39 und 72 Jahren. Die meisten Retinae konnten erst 1 bis 2 Tage post mortem in 4%igem PFA fixiert werden. Einige Retinae waren vor der Fixation strukturell aufgelockert, dünner und zeigten unterschiedliche degenerative Veränderungen an der Retinaoberfläche. Welche Augenkrankheiten und weitere Systemerkrankungen diese Organspender gehabt hatten, ist aufgrund des Verlaufs der Studie nicht nachzuvollziehen.

2.1.1 Geräte

- Binokulares Lichtmikroskop Stemi 2000 c und Stemi SV6 mit Fotokamera Olympus OM101 mit 100 ASA Farbdiafilmen
- Photomikroskop Axiophot (Zeiss Service Mikroskop): Fluoreszenzmikroskop mit Epifluoreszenzeinrichtung mit Fluoreszenzfiltern 395–440 nm, 450–490 nm und 560–590 nm, HBO 50W Quecksilberhochdrucklampe und zwei integrierten Kameras (Axioacam HRC Zeiss Kamera color)
- Bildanalyse-System: Axiovision von Carl Zeiss und KS-300 von Carl Zeiss (Zeiss Oberkochen, Germany)
- feine Pinzetten und Scheren
- Skalpell (Nr.11)
- Petrischalen (Greiner): Durchmesser 35 mm

2.1.2 Chemikalien

- Fixativ: 4%iger Paraformaldehyd in 0.1 M PBS, pH 7.2
- PBS (phosphatgepufferte Saline) 1%, 2% und 3% in Aqua dest.: pH 7,4 (-NaCl; NaHPO₄; -KH₂PO₄: Merck)
- Einbettungsmittel: Mowiol (Hoechst, Frankfurt, Germany)
- 1.1'-dioctadecyl-3,3,3',3'-tetramethylindocarbocyanine perchlorate, D282, Molecular Probes, Eugene, Oregon (kurz DiI)

2.2 Methoden

2.2.1 Präparation der Netzhäute

Die Hornhaut wurde in der Hornhautbank entfernt und die restlichen Augenteile wurden dem Labor der Experimentellen Ophthalmologie zur Verfügung gestellt.

Die Präparation der Retinae erfolgte in einer Petrischale und wurde unter dem Lichtmikroskop mit 16facher Vergrößerung wie folgt durchgeführt:

Der vordere Teil des Auges mit limbalen Sklera, Iris und Linse wurde an der Ora serrata durch einen zirkumferentiellen Schnitt entfernt.

Die Retina wurde vom Glaskörper gelöst, indem man die Sklera mit einer Pinzette an der Sehnervenaustrittsstelle hochhob, so dass der Glaskörper sich aufgrund seines Schwergewichts von der Retina löste und in die Petrischale fiel. Man konnte diesen Vorgang beschleunigen, indem man vorsichtig mit einer Pinzette einen minimalen Zug am Glaskörper ausübte. Nach der Glaskörperentfernung wurde die Netzhaut mittels einer gebogenen Mikroschere durch einen Schnitt hinter dem Sehnervenkopf vollständig abgetrennt. Nach der Präparation der Netzhaut vom Glaskörper wurde die Netzhaut mit PBS gespült und radial in vier Quadranten aufgeschnitten. Anschließend wurde die Retina mit der Photorezeptorseite nach unten flach ausgebreitet und mit 4%igem Paraformaldehyd (4%iger PFA in 0.1 M PBS, pH 7,2) bei 4 °C für 24 h fixiert. Bei der Präparation der Retinae durch die genannten Methoden kam es zum Verlust von Retinateilen, besonders der peripheren und manchmal auch großer Quadrantenteile.

Einige Retinae wurden etwas abweichend von der oben genannten Präparationsmethode wie folgt präpariert: Die Sklera wurde nach Entfernung der Iris und Linse von außen her durch einen radialen Schnitt aufgeschnitten, so dass retinales Pigmentepithel auch erhalten blieb und für eine weitere Studie genutzt werden konnte (Tratsk and Thanos, 2003). Dann wurde die Retina vom Pigmentepithel gelöst und mittels der gebogenen Mikroschere am Sehnervenkopf von der Photorezeptorseite her abgetrennt. Der Glaskörper wurde dann von der Netzhaut im Ganzen herausgezupft (Mey, 1990). Kleine Glaskörperteile und deren Membran wurden bei der Fixation mitfixiert, diese erschwerten die Dil-Applikation. Die meisten Ganglienzellen wurden durch die mitfixierte hintere Glaskörpermembran überdeckt, wie später bei der Ganglienzellaufnahmen festgestellt wurde.

2.2.2 Retrograde Färbung retinaler Ganglienzellen

Für das Färben der Ganglienzellen wurde der fluoreszierende Farbstoff 1,1'-dioctadecyl-3,3,3',3'-tetramethylindocarbocyanine perchlorate, kurz: dye DiI, benutzt. DiI wandert in retrograder und anterograder Richtung entlang der doppelten Lipidschicht von Zellmembranen. (Honig and Hume, 1986; Godement et al., 1987; Janssen et al., 1997). Die mit der Ganglienzellschicht nach oben ausgebreiteten Retinae wurden mit dem lipophilen Carbocyanin-Fluoreszenz-Farbstoff DiI angefärbt.

Die feinen DiI-Kristalle wurden mit einem spitzen Skalpell oder einer feinen spitzen Pinzette in das Retinagewebe im Bereich des abgeschnittenen Sehnervenkopfes im Niveau der Netzhaut eingedrückt, etwa 7–8 mm peripher vom Papillenrand, in den nasalen, superioren/inferioren und 12 mm in den temporalen Retina-Quadranten. Es wurden ungefähr bis 200 mit DiI-Kristallen beladene Skalpellschläge pro Retina appliziert. Nach dem Anfärben der Retinae wurden diese in 1%igem PBS mit einem pH-Wert von 7,4 für 6 Wochen bis 12 Monate bei Raumtemperatur aufbewahrt. Während dieser Zeit konnte der Fluoreszenzfarbstoff die Axonmembran der Ganglienzellen durchdringen und entlang der axonalen Membran bis zum Zellkörper und den Dendriten der Zellen migrieren.

2.2.3 Fotografische Dokumentation

Zur qualitativen und quantitativen Bewertung der retrograd angefärbten retinalen Ganglienzellen wurden die Retina-Quadranten als Whole-mount-Präparat (flach mit der Photorezeptorseite nach unten) auf dem Objektträger ausgebreitet und dann in Mowiol eingebettet. Die Betrachtung und die Aufnahme der angefärbten retinalen Ganglienzellen erfolgte meistens mit 100facher und 200facher Vergrößerung und selten mit dem 5x- und 40x-Objektiv, mit dem Photomikroskop Axiophot (Zeiss Service Mikroskop), einem Fluoreszenzmikroskop mit der Wellenlänge von 560 bis 590 nm (Rhodamin-Filter). Einen Überblick über den Verlauf der Axone und über die Anzahl der Ganglienzellen im Retina-Quadranten bekam man mittels einer 50fachen und 100fachen Vergrößerung.

Bei den meisten Ganglienzellen wurde zuerst der Zellkörper mit dem Axonabgang betrachtet. Danach wurde tiefer auf die Dendriten fokussiert, bis man die meisten Dendritenzweige scharf eingestellt hatte. Gleichzeitig wurden die Aufnahmen von den Ganglienzellen gemacht.

Die aufgenommenen Ganglienzellenbilder wurden in einem Archiv (Axiovision) mit der passenden Skalierung gespeichert.

Nach der Ganglienzellaufnahme wurden die Retinae B, D, J, K, L, M, N, P und Q, nachdem das Mowiol mit PBS mehrmals von den Retinae ausgespült wurde, erneut in PBS für ein Jahr bei Raumtemperatur aufbewahrt. Einige Ganglienzellen wurden erneut aufgenommen. Die Retinae R, T, U, V, W und X wurden für ein Jahr bei Raumtemperatur aufbewahrt; es erfolgte dann die Aufnahme der Ganglienzellen.

Die Ganglienzellen der Retinae E, F, N, O, Q, R, S, T, U, V, W und X stellen einen minimalen Anteil der Ganglienzellen dar, die in dieser Studie Berücksichtigung fanden. Die Ganglienzellen hatten sich bei diesen Retinae entweder nicht gut angefärbt oder so gut, dass es zu deren Bedeckung durch die darüber liegende Membran gekommen war.

2.2.4 Sortierung der Ganglienzellenbilder

Die Ganglienzellen in den temporalen, nasalen und in den zusammengefassten superioren und inferioren Retina-Quadranten wurden als zentrale Midgetzellen, periphere Midgetzellen, zentrale Parasolzellen, periphere Parasolzellen und als Wide-field-Zellen gruppiert aufgenommen. Als zentrale Ganglienzellen wurden im nasalen und im superioren/inferioren Retina-Quadranten diejenigen Ganglienzellen definiert, die sich bis zu einer Entfernung von etwa 8 mm (periphere DiI-Applikation) vom Papillenrand befanden, und im temporalen Quadranten diejenigen, die sich bis etwa 12 mm (periphere DiI-Applikation) vom Papillenrand befanden. Die Ganglienzellen, die bis ca. 3 mm vom Papillenrand zirkulär gefunden wurden, konnten meist aufgrund der ausgeprägten Netzhautdicke, einer zentralen Zellansammlung und wegen der zahlreichen, dichten und intensiv angefärbten Axone nicht aufgenommen werden (Conradi and Sjöstrand, 1990; Curcio and Allen, 1990; Wässle et al., 1990). Dadurch kam es zu einer ausgeprägten Bedeckung der zentralen GZ, wie dies auch bereits in anderen Studien festgestellt wurde.

Die Ganglienzellen wurden entsprechend der Anzahl ihrer primären Dendriten in Midget- und Parasolzellen klassifiziert. Bei den Midgetzellen geht der Dendritenbaum von einem einzigen primären Dendriten aus. Zur Klassifizierung als Parasolzellen musste der Dendritenbaum von mindestens zwei gut verzweigten primären Dendriten ausgehen. Diese Klassifikation wurde durchgeführt ohne Rücksicht auf Größe, Form, Länge, Ausrichtung und Verzweigungsmuster der primären Dendriten und der Dendritenbäume sowie unabhängig von der Lokalisation der Ganglienzellen. Dagegen hat man in allen Retina-Quadranten die wenigen Wide-field-Zellen, die eindeutig zu unterscheiden waren, gemeinsam morphometrisch ausgewertet.

Des Weiteren wurden auch einige Bilder von Horizontalzellen, von Amakrine-Zellen und von nicht näher klassifizierbaren Zellen gemacht.

Da jede Retina für sich quadrantenweise aufgenommen wurde, konnten die Ganglienzellen innerhalb derselben Retina untereinander, bei manchen Retinae auch mit den Ganglienzellen der Retina des anderen Auges desselben Spenders und schließlich die Ganglienzellen verschiedener Spender miteinander verglichen werden.

2.2.5 Exzentrizität

Die Entfernung der Ganglienzellen zum Papillenrand konnte nicht genau ermittelt werden, weil einige Retinae Faltungen zeigten und manche nicht vollständig präpariert werden konnten, weil der Papillenrand unterschiedlich groß war oder weil einige Retinae Degenerationserscheinungen aufwiesen. Da auch die Retinae der Spender unterschiedlich groß waren, wurde auf die genaue Lokalisation der Ganglienzellen nicht geachtet. Die Ganglienzellen-Lokalisation, das heißt ihre Entfernung zum Papillenrand, konnte nur abgeschätzt werden.

In den bisher durchgeführten Studien (vgl. u. a. Leventhal et al., 1981; Dacey, 1993b; Dacey and Petersen, 1992; Ghosh et al., 1996) wurden als zentrale Ganglienzellen meist jene betrachtet, die sich um und im Bereich der Makula befanden.

In meiner Studie habe ich die Papillenränder als Bezugspunkt genommen. Entsprechend wurden als zentrale Ganglienzellen solche definiert, die sich in einem Bereich vom Sehnervenrand bis kurz unterhalb der peripheren DiI-Applikation befanden. Die Ganglienzellen außerhalb dieser Grenzlinie wurden als periphere Ganglienzellen definiert. Da mir bei der Exzentrizitätsmessung ein Fehler unterlief, musste ich auf diese Maßnahmen zurückgreifen.

2.2.6 Verzweigungsebenen der Ganglienzellen innerhalb der IPL

Cajál (1892) hatte die IPL in fünf gleich dicke Schichten unterteilt: Schicht 1 beginnt unterhalb der Amakrine-Zellen und Schicht 5 endet an der Ganglienzellschicht. Famiglietti und Kolb (1976) verwendeten für ihre Beschreibung der Verzweigungsebenen von Ganglienzellen das Bisublaminationsschema. Dabei entspricht die Sublamina a (den Schichten 1 und 2 der IPL, die wiederum den OFF-Layer bilden).

Die Sublamina b entspricht den Schichten 3, 4 und 5 der IPL, die den ON-Layer bilden (Kolb et al., 1992).

In dieser Studie wurden die Verzweigungsebenen der Ganglienzellen innerhalb der IPL, ohne nähere Bestimmung einer Unterschichtung, ähnlich wie bei Peterson und Dacey (1998) definiert. So wurde die Axonschicht der Ganglienzellen als Ausgangspunkt zur Bestimmung der einzelnen Dendritenschichten gewählt. Die meisten Ganglienzellen haben Dendriten, die unterschiedlich tief in die Unterschichten der IPL reichen. Bei Zellen, deren primäre Dendriten zu großen Teilen in unterschiedlich tiefe Unterschichten der IPL reichen, wurde jeder Dendritenbaumteil getrennt aufgenommen. Der oberflächliche Dendritenbaum, von Whole-mount-Retinae ausgehend, verzweigt sich in Sublamina b (Unterschicht); der nachfolgende Dendritenbaum verzweigt sich in Sublamina a (Unterschicht).

Es gibt also Ganglienzellen, deren Zellkörper und Dendritenbäume in Sublamina b liegen. Bei anderen können die Dendriten sich bis tief in Sublamina a verzweigen. Die meisten Ganglienzellen haben ihren Zellkörper in Sublamina b und können sich in beide Sublaminae verzweigen.

2.2.7 Morphometrische Analyse der Ganglienzellen

Es wurden von den retrograd angefärbten RGZ nur diejenigen morphometrisch berücksichtigt, die unter anderem jene Einschlusskriterien erfüllten, die Thanos et al. (1991) und andere Ganglienzellforscher u.a. Dacey and Petersen (1992), Dacey (1993b), Ghosh et al. (1996) aufgestellt hatten. Die so definierten Ganglienzellen zeigen einen komplett angefärbten Zellkörper in der Ganglienzellschicht, ein Axon, das in Richtung Sehnervenkopf verläuft, und gleichmäßig angefärbte Dendritenäste (Thanos et al., 1991; Dacey and Petersen, 1992; Dacey, 1993b; Ghosh et al., 1996).

Unter Berücksichtigung dieser Einschlusskriterien wurden die gespeicherten Ganglienzellbilder ins JPEG-Format konvertiert, so dass die mit dem KS-300-Bildbearbeitungsprogramm von Carl Zeiss (Oberkochen, Germany) morphometrisch bearbeitet werden konnten.

Die Messung des Dendritenbaums erfolgte, indem die äußersten Dendritenenden geradlinig miteinander verbunden wurden (Rodieck et al., 1985; Thanos et al., 1991; Rodieck and Watanaba, 1993; Ghosh et al., 1996). Die morphometrischen Parameter wurden in Form einer Ellipse gemessen, die eine gemittelte Größe eines Polygons darstellt (Rodieck and Watanaba, 1993).

Zur Bestimmung der Zellkörperparameter wurde der Zellkörperumriss nachgezeichnet. Es wurde hier ebenfalls eine Ellipse gemessen, die der gemittelten Größe eines Polygons entspricht. Anhand dieser Messungen konnten Umfang, Fläche, kleiner und großer Durchmesser des Zellkörpers und des Dendritenbaums gleichzeitig und nach dem gleichen Verfahren quantitativ ermittelt werden. Die Anzahl der Verzweigungsstellen der Dendriten sowie die Anzahl der primären Dendriten am Zellkörper wurden notiert.

Die Klassifikation der Ganglienzellen erfolgte meist entsprechend ihrer Morphologie, indem die Ganglienzellen mit jenen aus der Literatur verglichen wurden. Die vielfältige Morphologie der Ganglienzellen war dabei eine Herausforderung. Eine morphometrische Klassifikation in zwei Hauptklassen ist meiner Ansicht nach nicht ausreichend. Diese habe ich nur vorgenommen, weil ich keine andere Lösung fand. Deshalb wurden die Ganglienzellen morphologisch in weitere Untergruppen klassifiziert.

2.2.8 Statistische Auswertung

Die quantitativen Daten der Zellkörperparameter (Umfang, Fläche, kleiner und großer Durchmesser) und der Dendritenbaumparameter (Umfang, Fläche, kleiner und großer Durchmesser sowie Verzweigungspunkte) wurden ermittelt.

Mit Hilfe der Statistikprogramme MS-Excel und SPSS 11.5 für Windows wurden die erhaltenen Daten aufbereitet und anschließend ausgewertet, Median, Standardabweichungen und Mittelwerte berechnet. Die quantitativen Daten aller Parameter und deren Mittelwerte wurden gemeinsam mit der Standardabweichung, Minimum und Maximum, mit Ausreißern und Extremwerten graphisch veranschaulicht.

2.2.9 Graphische Darstellung der quantitativen Daten

Die quantitativen Daten wurden durch verschiedene Diagramme und graphische Darstellungen veranschaulicht. Um einen noch besseren Überblick und Vergleich der morphometrischen Daten zu ermöglichen, wurden dieselben Parameter in unterschiedlichen Diagrammen dargestellt, in Blockdiagrammen, Boxplots und überlagerten Streudiagrammen.

Das Boxplot-Diagramm erlaubt einen schnellen Überblick über die gemessenen Werte. Dabei bedeutet der Kasten, dass sich 50 % der Werte in diesem Bereich befinden. Die horizontale Linie im Kasten zeigt den Median an. Vom oberen Ende des Kastens wird die Strecke bis zum maximalen Wert gezeichnet, vom unteren Ende des Kastens die Strecke bis zum minimalen Wert. Ausreißer werden durch einen kleinen Kreis und Extremwerte durch ein Sternchen oberhalb und unterhalb der Minima und Maxima dargestellt.

2.3 Ziele der Arbeit

- Genauere Beschreibung der Ganglienzellen anhand morphometrischer Merkmale.
- Charakteristische Merkmale von Ganglienzellen finden, um diese besser unterscheiden und damit besser klassifizieren zu können.
- Versuch der Klassifikation der Ganglienzellen aufgrund der primären Dendriten, Zellkörper und Verzweigungsmuster.
- Gemeinsamkeiten bzw. Ähnlichkeiten zwischen den RGZ herauszufinden.
- Rückschlüsse aus der Morphologie der fixierten Ganglienzellen über Degenerationserscheinungen und Interaktionen ziehen.

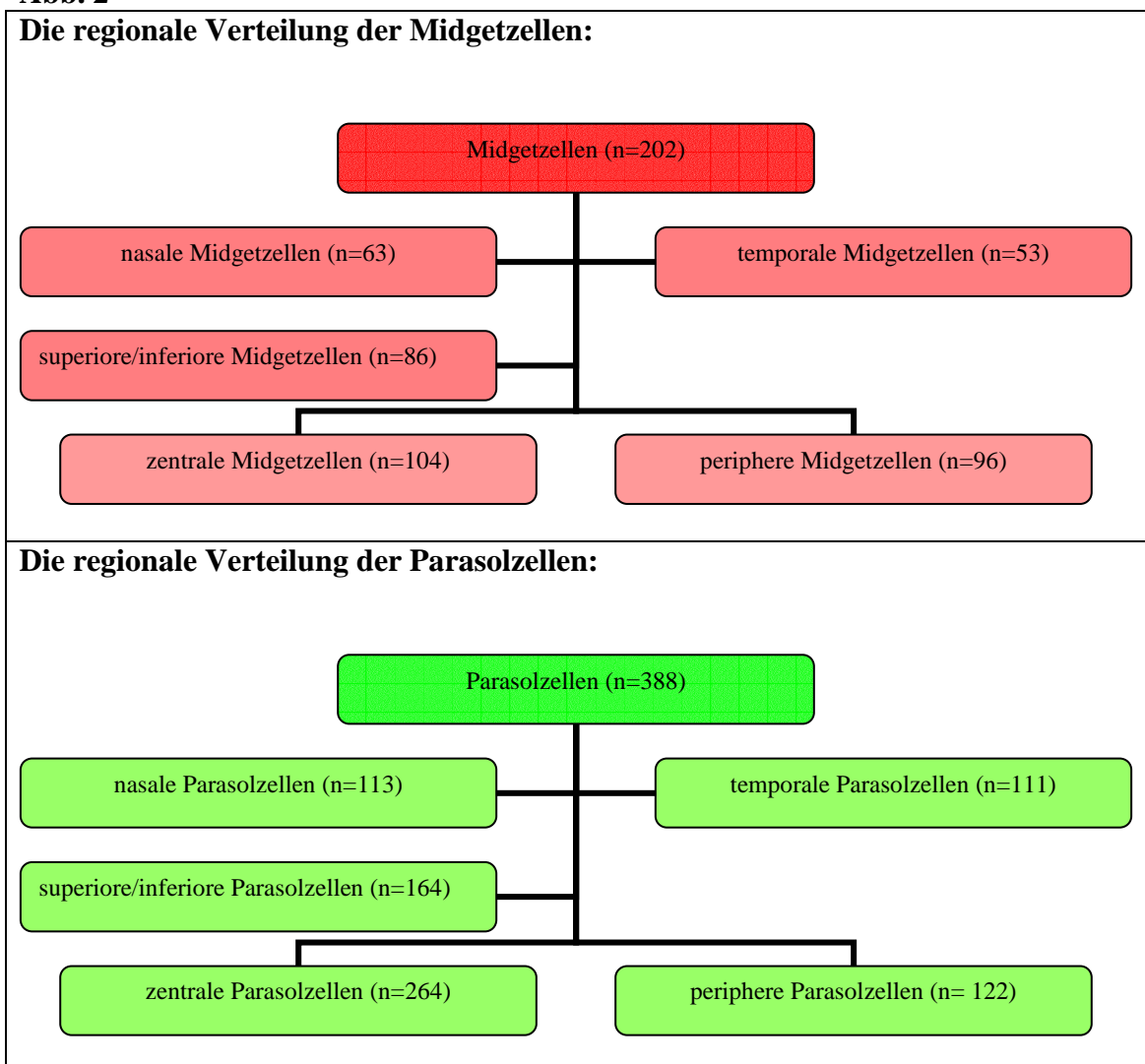
3 Ergebnisse

Es wurden ca. über 2500 Aufnahmen gemacht, wobei die Aufnahmen vom Zellkörper und vom dazugehörigen Dendritenbaum meist getrennt erfolgten. Einige Aufnahmen enthalten eine unterschiedliche Anzahl von Ganglienzellen.

Morphometrische Parameter wurden in dieser Studie von 202 Midgetzellen, 388 Parasolzellen und ca. von 47 Wide-field-Zellen erhoben. Zur morphologischen Beschreibung wurden mehr Zellen berücksichtigt.

Die regionale Verteilung von Midget- und Parasolzellen veranschaulicht Abbildung 2.

Abb. 2



In Übereinstimmung mit Angaben der vorliegenden Literaturquellen (vgl. u. a. Leventhal et al., 1981) sind im Allgemeinen die meisten zentralen Ganglienzellen, ob Parasol-, Midget- oder Wide-field-Zellen, kleiner als die peripher lokalisierten.

Zentral konnten mehr Zellkörper mit dieser Methode angefärbt werden als peripher. Daraus kann auf die Zelldichte geschlossen werden. Die dichte zentrale Ganglienzellansammlung geht bei allen retinalen Ganglienzellen häufig mit kleineren, dichteren Dendritenbäumen einher.

Mit der DiI-Färbung konnte nur ein minimaler Anteil der Ganglienzellen für die Auswertung angefärbt werden. Zudem enthielten die Retinae eine ganz unterschiedliche Zahl von Ganglienzellen, die ausgewertet werden konnten. Diese Unterschiede waren höchstwahrscheinlich unabhängig von der Menge des applizierten DiI. Denn im Vergleich zu anderen Studien war hier bei allen Retinae sehr viel DiI appliziert worden. Gründe für die Unterschiede könnten prämortal-unbekannte und unklare Degenerationen infolge von verschiedenen lokalen und systemischen Erkrankungen sowie deren Behandlungsfolgen (z. B. bei Chemotherapie) sein, außerdem postmortal aufgetretene Degenerationserscheinungen.

Ganglienzellen mit nur unvollständigen bzw. „unterbrochenen“ Dendritenästen und solche mit Dendritenbäumen ohne Zellkörper wurden von der morphometrischen Datenerhebung ausgeschlossen.

Auch einige Ganglienzellen, die gar keinen Dendritenbaum hatten, wurden morphometrisch nicht berücksichtigt, ebenso die vielen zentralen Zellkörper mit einem „kurzen stumpfen Dendriten“.

Schließlich war es aufgrund der Netzhautdicke bei vielen zentralen GZ schwierig, die Verzweigung ihres Dendritenbaums fluoreszenzmikroskopisch aufzunehmen.

Da nun viele zentrale RGZ nicht berücksichtigt werden konnten, muss man annehmen, dass man vorwiegend die Ganglienzellen ausgewertet hat, die mehr peripher liegen. In dieser Studie kamen kaum foveale Ganglienzellen zur morphometrischen Auswertung.

In vielen Fällen war es schwierig, die Ganglienzellen eindeutig als Midget- oder Parasolzellen zu identifizieren. Dieses Problem wird auch in der vorliegenden Literatur berichtet. Die Zuordnung von Ganglienzellen zu den Midget- bzw. zu den Parasolzellen erfolgte bisher aufgrund ihrer Größe, ihrer zentralen Projektion und der Morphologie primärer Dendriten, von denen die Dendritenbäume ausgehen, und aufgrund ihres Verzweigungsmusters. Weitere Kriterien für die Klassifikation waren ihre Funktion, ihr elektrophysiologisches Antwortverhalten auf bestimmte Signale und ihre rezeptiven Felder.

3.1 Allgemeine Beschreibung der Morphologie der Ganglienzellbestandteile

3.1.1 Morphologie der Axone

Der Verlauf der Axone kann auf den weiter unten aufgeführten Ganglienzellabbildungen betrachtet werden. Eine Beschreibung des kompletten Verlaufs der Axone bis zum Sehnervenkopf war nicht möglich. Bei zu gut angefärbten Retinae überlappten sich die Axone vieler Zellen so weit, dass ihr weiterer Verlauf nicht mehr differenziert werden konnte; der Verlauf vieler Axone war zudem unterbrochen.

Die Axone um die Makula weisen einen besonders typischen, bogenförmigen Verlauf auf, bis sie im makulopapillären Bündel enden. Bei den meisten Ganglienzellen konnte das Axon kurz nach seinem Abgang vom Zellkörper bzw. vom Dendritenbaum beschrieben werden. Das Axon kann einen geradlinigen, welligen und – direkt nach seinem Abgang oder erst nach einer kurzen Strecke – einen rechtwinkligen oder bogenförmigen Verlauf nehmen. Des Weiteren zeigen die Axone unterschiedliche Grade von Konvexität und Konkavität zum Dendritenbaum bzw. zum Zellkörper. Einige Axone umlaufen den Zellkörper kreis- bis halbkreisförmig, andere bilden in ihrem Verlauf Schleifen um die eigene Achse. Manche verlaufen s-förmig, andere sind gleich mehrfach rechtwinklig abgeknickt. Die Axone mancher Ganglienzellen verlaufen auch nicht direkt in Richtung Sehnervenkopf, sondern sogar in entgegengesetzte Richtung und ziehen erst dann in Form einer Schleife in Richtung Sehnervenkopf (Thanos et al., 1991).

Das Axon einer Ganglienzelle kann einen kleinen Dendriten haben. Geht das Axon vom Hauptdendriten ab, spricht man von einem axontragenden Dendriten. Bei den meisten Ganglienzellen geht jedoch das Axon von einer Stelle des Zellkörpers ab, die dem Dendritenbaum gegenüberliegt. Dies trifft für die Midgetzellen zu, insbesondere für Midgetzellen im Makulabereich.

Entlang mancher Axone erscheinen seitlich feine Abgänge. Darüber wurde auch in Studien berichtet (Gallego and Cruz, 1965; Honrubia and Elliott, 1968 und 1970; Peterson and Dacey, 1998). Diese kleinen Abgänge verlaufen oberflächlich, aber auch vertikal in tiefere Netzhautschichten. Die feinen Abgänge entlang der Axone zeigen ebenfalls feine, aber unregelmäßige Schwellungen. Sie sind aber glatter als die Axone. Die Varikositäten der Axone gleichen in ihrem Aussehen häufig denjenigen der

Dendriten derselben Ganglienzelle. Solche Varikositäten entlang der Axone und Dendriten können unterschiedlich groß sein.

Axone der Ganglienzellen zeigen, unabhängig von den Ganglienzellklassen, unterschiedliche Querschnitte. Es kommen sowohl kleine und große Midgetzellen als auch kleine und große Parasolzellen mit jeweils unterschiedlichem Querschnitt der Axone vor. Es ist bekannt, dass Parasolzellen dickere Axone als Midgetzellen und als Wide-field-Zellen haben. Weiterhin wurde auch über eine Zunahme des Axonkalibers korrelierend mit zunehmender zentraler Entfernung und mit zunehmender Zellgröße berichtet.

In dieser Studie konnten keine eindeutigen Angaben über die Querschnitte der Axone gemacht werden. Denn durch die unterschiedlich großen Varikositäten wurden die eigentlichen Querschnitte sowohl von Axonen als auch von Dendritenzweigen maskiert.

3.1.2 Morphologie der Varikositäten bzw. Schwellungen

Als gemeinsames Merkmal aller retinalen Ganglienzellen können die unregelmäßigen und unterschiedlich großen Varikositäten bzw. Schwellungen entlang der Dendriten und der Axone betrachtet werden. Diese entsprechen postmortale Veränderungen und wurden bereits durch andere Autoren beschrieben (Leventhal et al., 1981; Rodieck et al., 1985; Thanos et al., 1991; Kolb et al., 1992; Rodieck and Watanabe, 1993). Watanabe und Rodieck (1989) stellten an Ganglienzellen aus frisch präparierten Affen-Retinae keine Schwellungen fest, solange diese keinen Schädigungen ausgesetzt waren. Die Annahme, dass die Varikositäten an den Orten zustande kommen, an denen sich eine Ansammlung von neurotransmitterhaltigen, synaptischen Vesikeln findet, liefert eine der möglichen Erklärungen. Hierfür spricht, dass ähnlich erscheinende Schwellungen entlang von Dendriten und Axonen anderer neuronaler Ganglienzellen beschrieben wurden (Nowakowski, 1979; Bartlett, 1984).

Rodieck und Watanabe (1993) erwähnten, dass die Schwellungen zuerst am distalen Dendriten auftreten und dass die distalen Dendriten mit einer kleinen Schwellung abrupt enden. Besonders große Schwellungen wurden an den Verzweigungspunkten am distalen Dendriten mancher Ganglienzellen beobachtet. An den distalen Dendriten waren die Schwellungen mit abnehmendem Dendritenquerschnitt meist kleiner als die Varikositäten am dickeren proximaleren Dendriten.

Die Varikositäten an den Axonen ähnelten häufig zunächst denen der proximalen Dendriten. An manchen Dendritenästen waren einige Varikositäten durchsichtiger bzw. klarer und spindelförmig bis rund.

Die Varikositäten können zur Charakterisierung mancher Ganglienzellen innerhalb einer Retina und zwischen den Retinae unterschiedlicher Individuen herangezogen werden. Manche RGZ hatten sehr feine, kleine Varikositäten an den Dendriten und am Axon, andere zeigten sehr geschwollene Varikositäten. Anhand solcher Varikositäten konnten einige Ganglienzellen der Retinae verschiedener Individuen unterschieden werden.

Mit einigen Ausnahmen waren die Varikositäten der Ganglienzellen, die einen großen, wie aufgetrieben erscheinenden Zellkörper aufwiesen, ebenfalls runder und stärker aufgetrieben.

Manche Ganglienzellen hatten Dendriten, die feine Varikositäten trugen. Diese verliehen den Dendriten und Axonen ein glattes Aussehen. Andere Retinae hatten Ganglienzellen mit vorwiegend spindelförmigen bis runden Varikositäten an den Dendriten und am Axon.

Die Retinae, die postmortal viel später fixiert wurden, hatten sehr unregelmäßige und stärkere Schwellungen an den Dendriten und an den Axonen. Dies weist wahrscheinlich auf eine fortschreitende Degeneration mit beginnender Auflösung der Dendriten und der Axone hin.

3.2 Morphologie der Zellkörper

Die Zellkörper der retinalen Ganglienzellen weisen sehr unterschiedliche Formen auf. Sie können rund, oval (zum Axon oder zum primären Dendriten hin spitz) bis länglich, spindel- und sanduhrförmig, eckig bzw. kantig, sichel-, kolben- oder birnenförmig, vieleckig und unterschiedlich groß sein. Diese Variabilität der Zellkörpermorphologie kann teilweise den Abbildungen der Ganglienzellen entnommen werden. Die dreidimensionale Zellkörpermorphologie trägt zusätzlich zu dieser Mannigfaltigkeit bei. Deshalb hängt die Zellkörperform von der Anzahl der primären Dendriten und von den Ebenen der IPL ab. Die Zellkörperparameter (Durchmesser, Fläche und Umfang) variieren ebenfalls mit diesen Ebenen, so dass die Zellkörperparameter bei manchen Ganglienzellen in der Dendritenbaumebene und bei anderen Ganglienzellen in der Zellkörperebene größer waren. Ovale und spindelförmige Zellkörper kamen am häufigsten vor. Die zentralen Zellkörper, besonders die im Bereich der Makula, lagen sehr eng beieinander. In der Peripherie wurden Zellkörperkontakte zwischen unterschiedlichen Zelltypen beobachtet.

Es kommen sowohl zentral als auch peripher Ganglienzellen mit unterschiedlichen Zellkörpergrößen und Zellkörperformen nebeneinander vor. Einige Zellkörper erschienen wie aufgetrieben, andere wie geschrumpft bzw. zusammengefallen. Bei den meisten RGZ war es zu einer guten hyperdensen Anfärbung des Nukleus gekommen. Vorliegende Studien berichteten von einer steten Zunahme der Zellkörpergröße mit zunehmender zentraler Entfernung.

In dieser Studie konnte jedoch die stete Zunahme der Zellkörpergröße morphometrisch nicht bestätigt werden. Eine Ausnahme hiervon bildeten die sehr kleinen fovealen Zellkörper. Die vielfältige Zellkörpermorphologie und ähnliche Beobachtungen anderer Forscher (Bunt et al., 1975; Thanos et al., 1991) legen den Schluss nahe, dass jede vorstellbare Zellkörperform in unterschiedlichen Zellkörpergrößen vorkommen kann. Meines Erachtens ist die Variabilität der Zellkörpermorphologie auch ein Indiz dafür, dass es „in vivo“ zu ständigen Veränderungen der Zellkörperform infolge einer Interaktion kommen kann.

3.2.1 Graphische Darstellung der morphometrischen Zellkörperparameter

Nachdem eine ausführliche Beschreibung der Zellkörper vorgenommen wurde, sollen nun Fläche, Umfang, Durchmesser des Zellkörpers aller Midget- und aller Parasolzellen sowie deren Verteilung in den unterschiedlichen Regionen der Netzhaut graphisch veranschaulicht werden (vgl. **Diagramme 1 bis 9**).

Im Allgemeinen weisen – so ein Ergebnis dieser Studie – die gemessenen Mittelwerte und Standardabweichungen der Fläche, des Umfangs und des Durchmessers von Zellkörpern der Midgetzellen und der Parasolzellen keine signifikanten Unterschiede auf. Sowohl die kleinen als auch die großen Zellkörperdurchmesser von Midget- und Parasolzellen in zentralen, peripheren, superioren/inferioren, nasalen und temporalen Retinaregionen sowie ihre gesamte morphometrische Erfassung zeigen keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der Mittelwerte und Standardabweichungen.

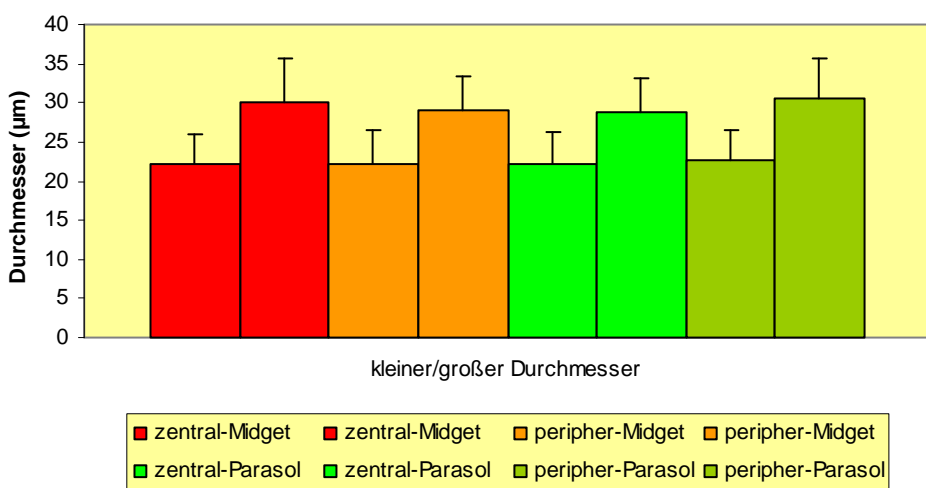
Für Midgetzellen ($n = 202$) ergibt sich für den kleinen Zellkörperdurchmesser ein Durchschnittswert von $22,1 \pm 3,7 \mu\text{m}$ (Range 13,8 bis $34,5 \mu\text{m}$). Für den großen Zellkörperdurchmesser wurde ein Durchschnittswert von $29,6 \pm 5,0 \mu\text{m}$ (Range 18,5 bis $51,6 \mu\text{m}$) errechnet (vgl. Diagramme 1 bis 3).

Für Parasolzellen ($n = 388$) hat man für den kleinen Zellkörperdurchmesser Durchschnittswerte von $22,5 \pm 3,8 \mu\text{m}$ (Range 14,0 bis $54,7 \mu\text{m}$) und für den großen Zellkörperdurchmesser Durchschnittswerte von $29,9 \pm 4,8 \mu\text{m}$ (Range 19,9 bis $71,0 \mu\text{m}$) ermittelt.

Des Weiteren wurde für den Zellkörperumfang aller morphometrisch erfassten Midgetzellen ($n = 202$) ein Durchschnittswert von $86,2 \pm 13,7 \mu\text{m}$ (Range 54,4 bis $138,8 \mu\text{m}$) und für Parasolzellen ($n = 388$) ein Durchschnittswert von $87,5 \pm 13,4 \mu\text{m}$ (Range 58,2 bis $212,0 \mu\text{m}$) bestimmt. Wie man aus den Diagrammen 4 bis 6 entnehmen kann, ergeben sich keine bedeutenden Unterschiede der Durchschnittswerte hinsichtlich der Lokalisation beider Ganglienzellklassen (vgl. Diagramme 4 bis 6).

Im Vergleich zum Zellkörperdurchmesser und zum Zellkörperumfang ergeben sich für die Zellkörperfläche der Midgetzellen ($n = 202$) Durchschnittswerte von $471,9 \pm 153,4 \mu\text{m}^2$ (Range 177,3 bis $1075,2 \mu\text{m}^2$) und für Parasolzellen ($n = 388$) Durchschnittswerte von $484,4 \pm 173,3 \mu\text{m}^2$ (Range 209,4 bis $2701,8 \mu\text{m}^2$). Hiermit ist ein minimaler Unterschied der Durchschnittswerte hinsichtlich ihrer regionalen Lokalisation ersichtlich (vgl. Diagramme 7 bis 9).

Zellkörper



Zellkörper	zentral Midget		peripher Midget		zentral Parasol		peripher Parasol	
	kleiner	großer	kleiner	großer	kleiner	großer	kleiner	großer
Mittelw. ± Stabw.	22,1 ± 4,0	30,1 ± 5,6	22,1 ± 3,3	29,9 ± 4,3	22,1 ± 4,2	29,0 ± 4,3	22,8 ± 3,8	30,5 ± 5,1
Anzahl	n = 104		n = 96		n = 122		n = 264	

Diagramm 1: Der gemittelte kleine und große Zellkörperdurchmesser sowohl der zentralen und peripheren Midgetzellen sowie der zentralen und peripheren Parasolzellen.

Zellkörper in Retinaquadranten

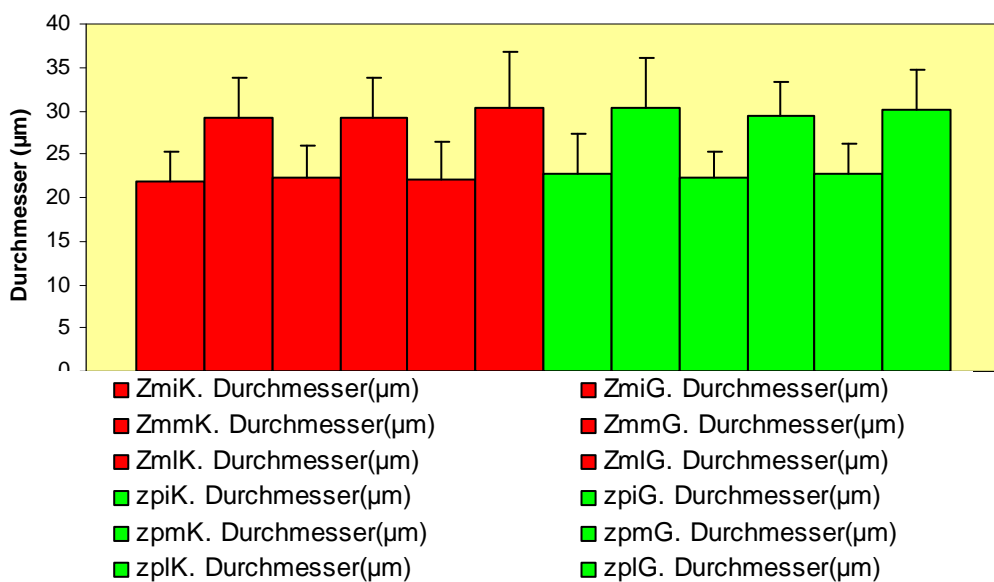
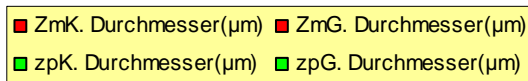
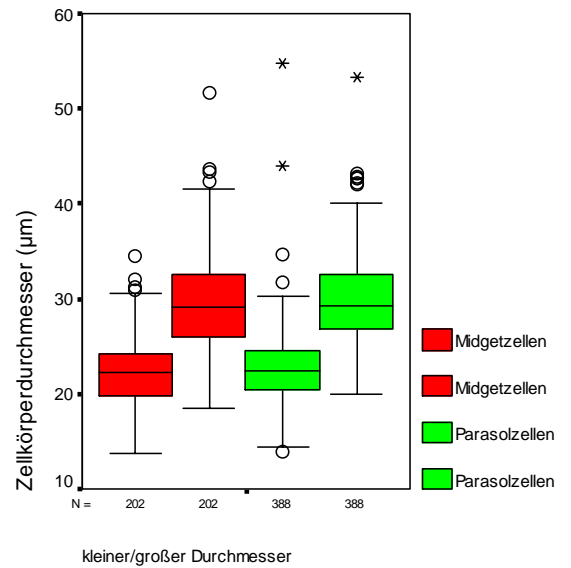
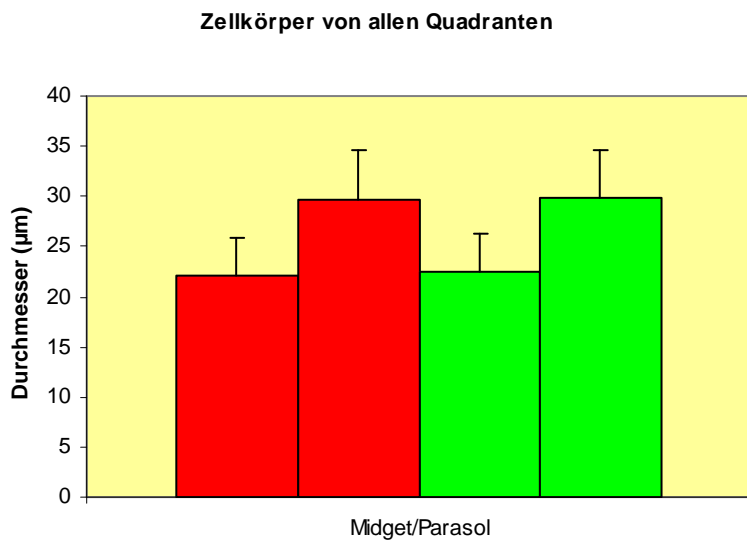
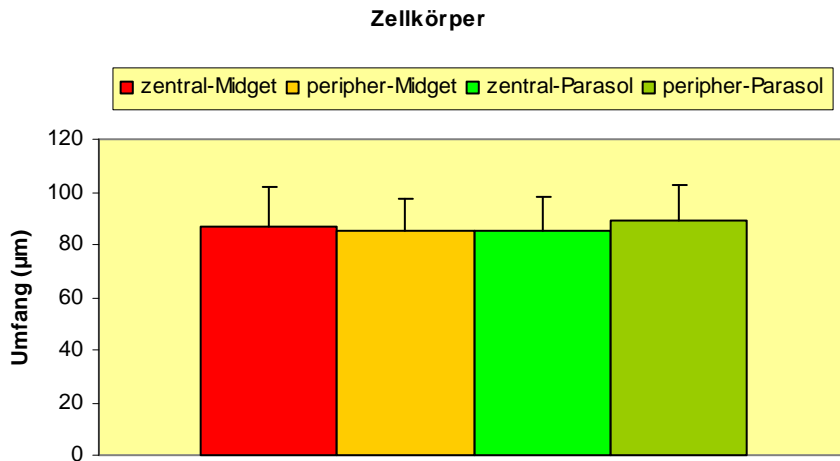


Diagramm 2: Gemittelte kleine und große Zellkörperdurchmesser der Midgetzellen und Parasolzellen in den superioren/inferioren, nasalen und temporalen Retina-Quadranten in Form eines Blockdiagrammes.



Zellkörper	Midget	Midget	Parasol	Parasol
Durchmesser (µm)	kleiner	großer	kleiner	großer
Mittelw. ± Stabw.	22,1 ± 3,7	29,6 ± 5,0	22,5 ± 3,8	29,9 ± 4,8
Anzahl	n = 202	n = 202	n = 388	n = 388

Diagramm 3: Der kleine und große Zellkörperdurchmesser von allen morphometrisch berücksichtigten Midgetzellen und Parasolzellen in allen Retinaregionen.



Zellkörperumfang (µm)	zentral Midget	peripher Midget	zentral Parasol	peripher Parasol
Mittelw. ± Stabw.	86,7 ± 15,5	85,4 ± 11,7	85,1 ± 13,4	88,7 ± 13,8
Anzahl	n = 104	n = 96	n = 122	n = 264

Diagramm 4: Gemittelter Zellkörperumfang der zentralen und peripheren Midgetzellen sowie der zentralen und peripheren Parasolzellen.

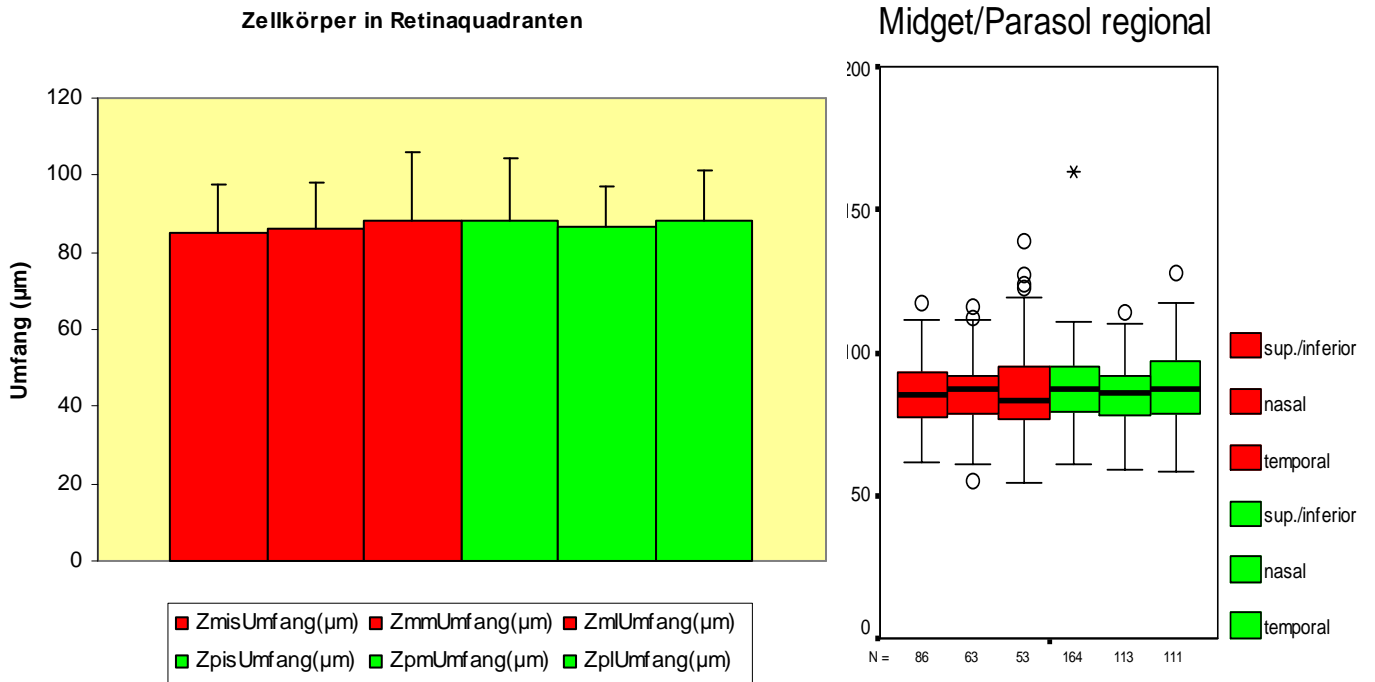
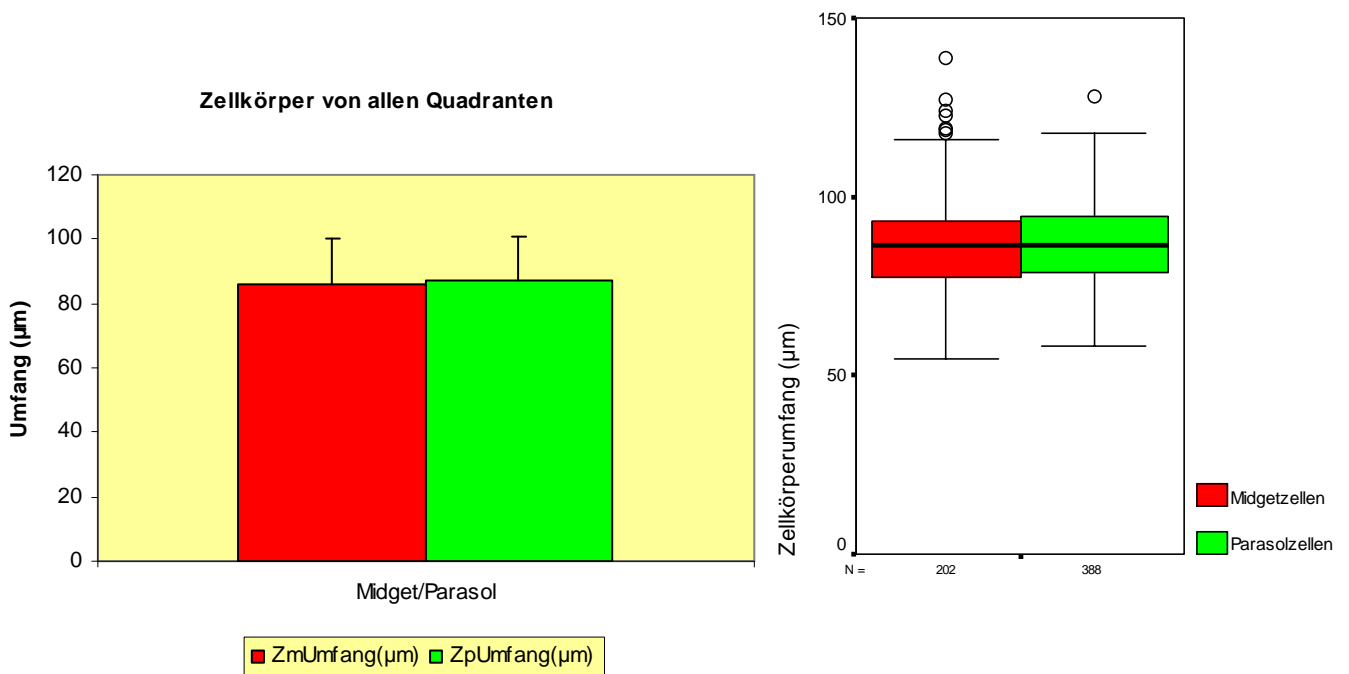


Diagramm 5: Zellkörperumfang der Midget- und Parasolzellen in den superioren/inferioren, medialen und lateralen Retina-Quadranten.



Zellkörperumfang (μm)	Midget	Parasol
Mittelw. \pm Stabw.	86,3 \pm 13,7	87,5 \pm 13,4
Anzahl	n = 202	n = 388

Diagramm 6: Zellkörperumfang von allen morphometrisch berücksichtigten Midget- und Parasolzellen in allen Retina-Regionen.

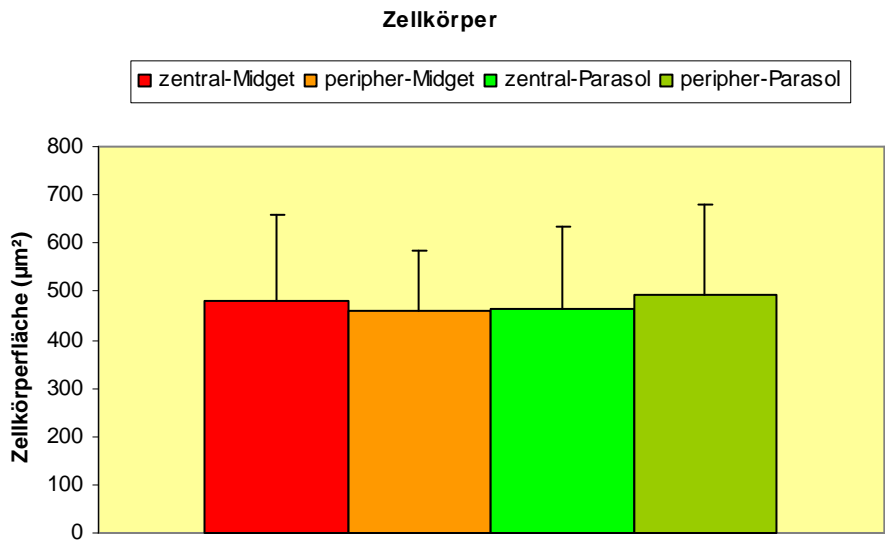


Diagramm 7: Gemittelte Zellkörperfläche der zentralen und peripheren Midgetzellen sowie der zentralen und peripheren Parasolzellen.

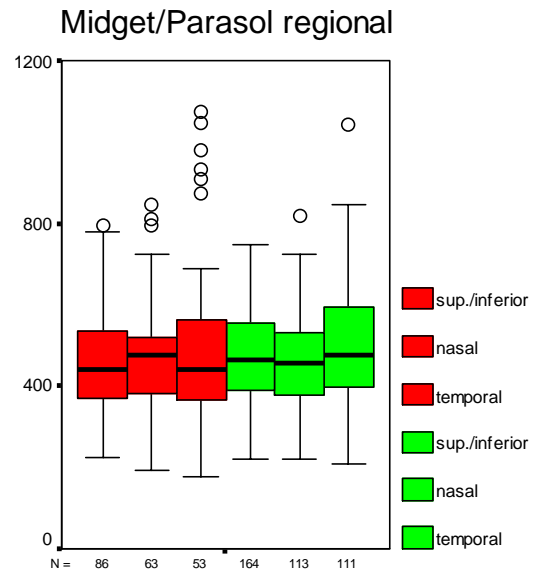
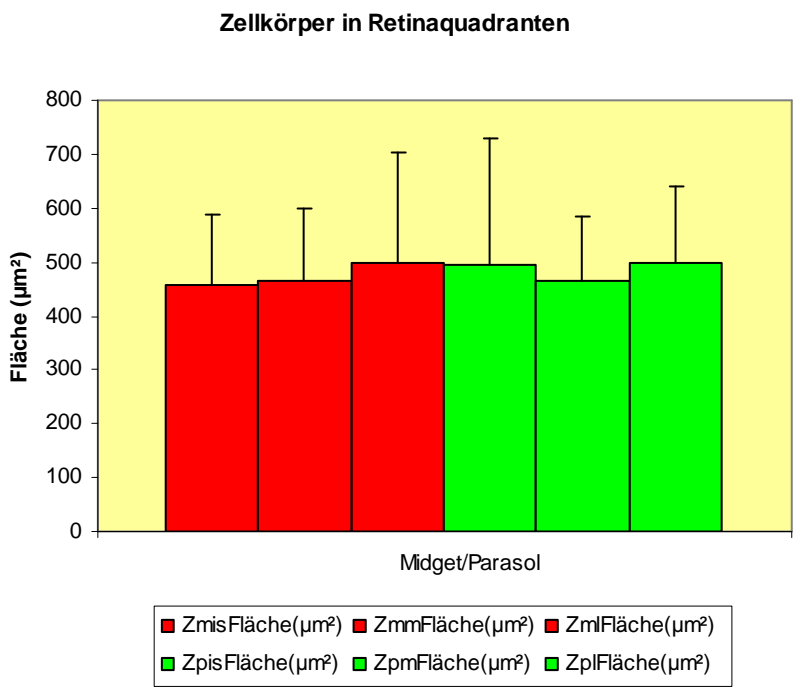
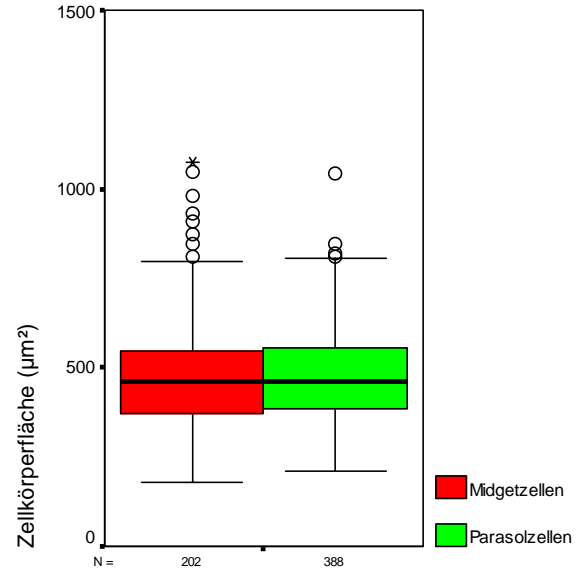
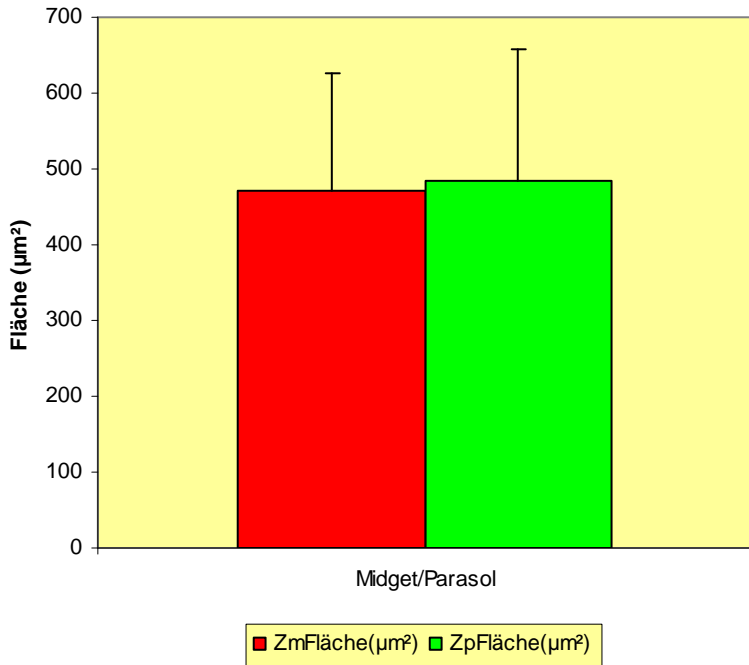


Diagramm 8: Zellkörperfläche der Midgetzellen und Parasolzellen in den supieren/inferioren, medialen (nasalen) und lateralen (temporalen) Retina-Quadranten.

Zellkörper von allen Quadranten



Zellkörperfläche (µm ²)	Midget	Parasol
Mittelw. ± Stabw.	471,9 ± 153,4	484,4 ± 173,4
Anzahl	n = 202	n = 388

Diagramm 9: Zellkörperfläche aller morphometrisch berücksichtigten Midget- und Parasolzellen

Zm	Zellkörper der Midgetzellen
Zmis	Zellkörper-Midgetzellen inferior oder superior
Zmm	Zellkörper-Midgetzellen medial
Zml	Zellkörper-Midgetzellen lateral
Zp	Zellkörper der Parasolzellen
Zpis	Zellkörper-Parasolzellen inferior oder superior
Zpm	Zellkörper-Parasolzellen medial (nasal)
Zpl	Zellkörper-Parasolzellen lateral (temporal)
ZmisK/ZmisG	K und G stehen für kleiner/großer Zellkörperdurchmesser

3.3 Morphologie der Dendritenbäume

Die Dendriten (griech. Dendron = Baum) bilden weit verzweigte Netze, wobei meistens der Querschnitt nach jeder Einzelverzweigung abnimmt. Die Dendriten der RGZ enden abrupt, was „in vivo“ eigentlich nicht der Fall sein kann. Denn die Dendriten enden, wie man durch elektronenmikroskopische Beobachtungen festgestellt hat, in Form von Synapsen an anderen Neuronen. Damit eine Informationsübertragung stattfinden kann, sind Zellkontakte im Sinne von Synapsen erforderlich.

Struktur und Ausmaß der dendritischen Verzweigungen spielen eine wichtige Rolle bei der Informationsübertragung neuronaler Zellen. Die unterschiedlich abrupt endenden Dendriten zeigen, dass man mit der DiI-Färbung allein die Bestandteile des Dendritenbaums einer Ganglienzelle nicht vollständig darstellen kann. Es gibt Ganglienzellen mit einem einzigen primären Dendriten, die sich kaum verzweigen, während andere sich dicht verzweigen. Zu diesen Ganglienzellen wurden auch Zellen gezählt, die außer den Hauptdendriten kleine feine Nebendendriten am Zellkörper aufweisen. Der primäre Dendrit und seine weitere Verlaufsform und deren Verzweigungen bestimmen das Aussehen dieser Ganglienzellen. Eine eingehende Beschreibung erfolgt weiter unten bei den Midgetzellen.

Ganglienzellen mit zwei bis mehreren primären Dendriten am Zellkörper wurden unter den Parasolzellen ausführlich morphologisch beschrieben. Diese GZ zeigen eine ausgeprägte Variabilität ihrer Verzweigungsmuster. Verlauf und Verzweigungsform der primären Dendriten kennzeichnen die Morphologie dieser Ganglienzellen. Meistens ist einer der primären Dendriten stärker ausgebildet und somit dichter verzweigt als die anderen primären Dendriten. Ganglienzellen mit gleichmäßiger bzw. symmetrischer Anordnung der primären Dendriten weisen konzentrische Dendritenbäume auf. Ganglienzellen mit mehr als drei primären Dendriten werden hier als „multidendrit GZ“ klassifiziert. Die primären Dendriten der multidendrit GZ sind meist radiär um den Zellkörper angeordnet, manche gleichmäßig, andere deutlich zu einer Seite des Zellkörpers gelegen. Ganglienzellen, deren Dendritenbäume sich in unterschiedliche Ebenen verzweigen, wurden meist unter den Parasolzellen und einige unter den Midgetzellen beschrieben. Besonders die primären Dendritenformen und deren Verzweigungsmuster sind dafür geeignet, Ähnlichkeiten zwischen den Zellen zu finden. Die Verzweigungsart ist häufig v- bzw. y-förmig, evtl. mit kombinierter Krümmung und Verknickung der Dendritenzweige.

3.3.1 Graphische Darstellung der morphometrischen Dendritenbaumparameter

Die morphometrischen Parameter der Dendritenbäume – wie Fläche, Umfang, kleiner/großer Durchmesser, Verzweigungen – aller Midget- und aller Parasolzellen und deren Verteilung in den unterschiedlichen Regionen der Netzhaut wurden graphisch veranschaulicht (vgl. **Diagramm 10 bis 26**). Diese Darstellung erfolgt nach dem gleichen Verfahren wie unter 3.2.1 die der Zellkörperparameter.

Der kleine und große Dendritenbaumdurchmesser ist bei den zentralen Midget- und auch bei den zentralen Parasolzellen kleiner als der von peripher gelegenen Midget- und Parasolzellen.

Die zentralen Midgetzellen weisen für den kleinen Dendritenbaumdurchmesser Durchschnittswerte von $89,0 \pm 37,9 \mu\text{m}$ auf und für den großen Dendritenbaumdurchmesser Durchschnittswerte von $148,4 \pm 59,8 \mu\text{m}$. Im Vergleich hierzu haben die peripheren Midgetzellen gemittelte Werte für den kleinen Dendritenbaumdurchmesser von $135,9 \pm 41,6 \mu\text{m}$ und für den großen Dendritenbaumdurchmesser von $210,7 \pm 61,0 \mu\text{m}$. Die gemittelten Werte aller morphometrisch berücksichtigten Midgetzellen ($n = 202$) betragen für den kleinen Dendritenbaumdurchmesser $111,6 \pm 46,0 \mu\text{m}$ (Range 12,3 bis $263 \mu\text{m}$) und für den großen Dendritenbaumdurchmesser $178,8 \pm 68,2 \mu\text{m}$ (Range 30,2 bis $404,2 \mu\text{m}$).

Für zentrale Parasolzellen errechnen sich für den kleinen Dendritenbaumdurchmesser Durchschnittswerte von $106,9 \pm 33,7 \mu\text{m}$ und für den großen Dendritenbaumdurchmesser von $170,5 \pm 52,7 \mu\text{m}$. Des Weiteren wurden für peripher gelegene Parasolzellen gemittelte Werte für den kleinen Dendritenbaumdurchmesser zu $176,1 \pm 57,5 \mu\text{m}$ und für den großen Dendritenbaumdurchmesser zu $278,0 \pm 80,9 \mu\text{m}$ bestimmt.

Die Durchschnittswerte aller morphometrisch berücksichtigten Parasolzellen ($n = 388$) betragen für den kleinen Dendritenbaumdurchmesser $156,1 \pm 59,7 \mu\text{m}$ (Range 32,5 bis $428,7 \mu\text{m}$) und für den großen Dendritenbaumdurchmesser $242,5 \pm 85,5 \mu\text{m}$ (Range 55,9 bis $770,4 \mu\text{m}$) (vgl. Diagramm 10 und 12).

Sowohl die nasal liegenden Midget- als auch die nasal liegenden Parasolzellen sind etwas kleiner als die andernorts lokalisierten Midget- und Parasolzellen (vgl. Diagramm 11, 14 und 17). Die Parasolzellen sind in allen Retinaregionen im Allgemeinen größer als die Midgetzellen (vgl. Diagramm 11). Der gemittelte Dendritenbaumumfang und die gemittelte Dendritenbaumfläche für die regional liegenden Midgetzellen und

Parasolzellen kann man aus den Diagrammen 13, 14, 16, 17 und den dazugehörigen Tabellen entnehmen. Es zeigen sich deutliche Unterschiede der Durchschnittswerte hinsichtlich der Lokalisation beider Ganglienzellklassen.

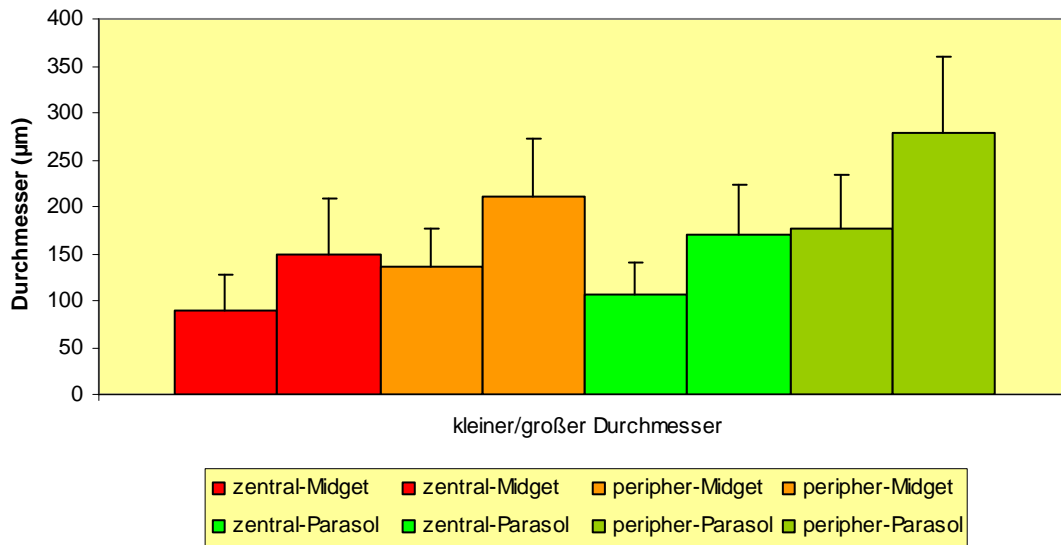
Die morphologische Vielfalt des Dendritenbaums zeigt sich nicht nur hinsichtlich der Form, sondern auch der Größe. Daher findet sich eine sehr große Standardabweichung. Für alle morphometrisch erfassten Midgetzellen ($n = 202$) wurde ein Dendritenbaumumfang mit einem Durchschnittswert von $494,3 \pm 188,3 \mu\text{m}$ (Range 72,8 bis $1177,9 \mu\text{m}$) und eine Dendritenbaumfläche mit gemittelten Werten von $15268,0 \pm 11478,0 \mu\text{m}^2$ (Range 252,0 bis $71526,5 \mu\text{m}^2$) errechnet.

Im Vergleich dazu wurden für alle Parasolzellen ($n = 388$) höhere Durchschnittswerte sowohl für den Dendritenbaumumfang, nämlich $677,7 \pm 236,0 \mu\text{m}$ (Range 156,0 bis $2039,7 \mu\text{m}$), als auch für die Dendritenbaumfläche ermittelt, nämlich $29190,6 \pm 21948,7 \mu\text{m}^2$ (Range 1238,2 bis $224618,0 \mu\text{m}^2$).

Den überlagerten Streudiagrammen 19, 20 und 21 kann man entnehmen, dass im Allgemeinen alle Ganglienzellklassen mit zunehmender Entfernung vom Sehnervenkopf eine allmähliche Größenzunahme ihres Dendritenbaumdurchmessers, Dendritenbaumumfangs und somit ihrer Dendritenbaumfläche zeigen. Hier sieht man auch, dass die Midgetzellen die kleineren Ganglienzellen darstellen (vgl. Diagramme 19, 20, 21).

Die Verzweigung des Dendritenbaums nimmt zunächst mit zunehmender zentraler Entfernung ebenfalls zu, besonders bei den Parasolzellen. Im Gegensatz dazu zeigen die Wide-field-Zellen die geringste Verzweigungshäufigkeit überhaupt, unabhängig von der Dendritenbaumgröße und deren Entfernung vom Sehnervenkopf (vgl. Diagramm 22, 23, 24). Die Verzweigungshäufigkeit nimmt mit zunehmendem Dendritenbaumdurchmesser, Dendritenbaumumfang und Dendritenbaumfläche bei den Midgetzellen, besonders aber bei den Parasolzellen zu, steigt aber bei überdurchschnittlicher Größe der Midgetzellen und auch bei Parasolzellen nicht mehr stetig an (vgl. Diagramm 23, 24). Das Diagramm 25 zeigt die gemittelten Werte für die Verzweigungshäufigkeit aller morphometrisch betrachteten Midgetzellen ($n = 202$) und Parasolzellen ($n = 388$). Diese belaufen sich auf $16,8 \pm 9,3$ (Range 2 bis 66) für die Midgetzellen und für die Parasolzellen ergeben sich für die Verzweigungshäufigkeit Durchschnittswerte von $25,6 \pm 12,5$ (Range 5 bis 66).

Dendrit



Dendrit	zentral Midget		peripher Midget		zentral Parasol		peripher Parasol	
Durchmesser(µm)	kleiner	großer	kleiner	großer	kleiner	großer	kleiner	großer
Mittelw. ± Stabw.	89,0±37,9	148,4±59,8	135,9±41,6	210,7±61,0	106,9±33,7	170,5±52,7	176,1±57,5	278,0±80,9
Anzahl	n = 104		n = 96		n = 122		n = 264	

Diagramm 10: Gemittelter kleiner und großer Dendritenbaumdurchmesser zentraler sowie peripherer Midget- und Parasolzellen.

Dendrit in Retinaquadranten

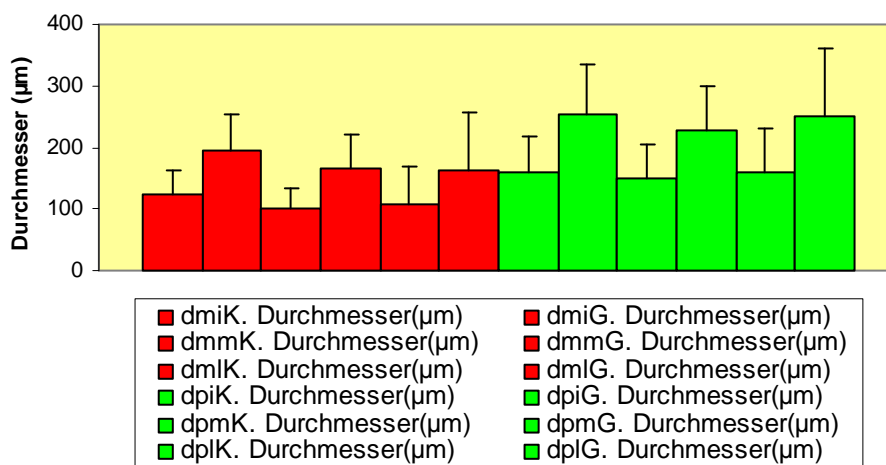
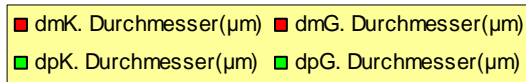
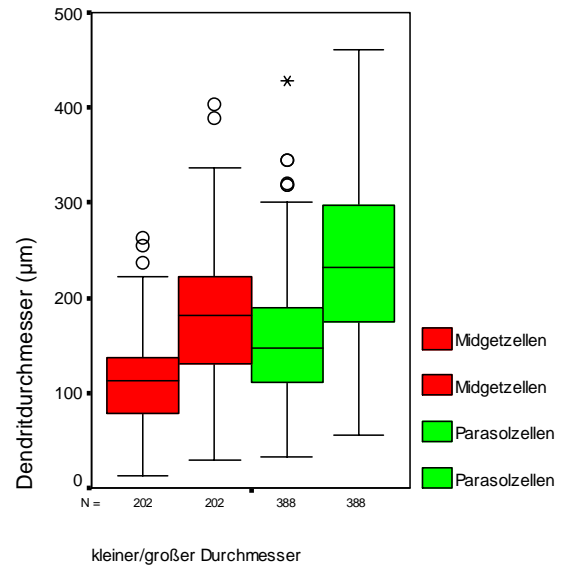
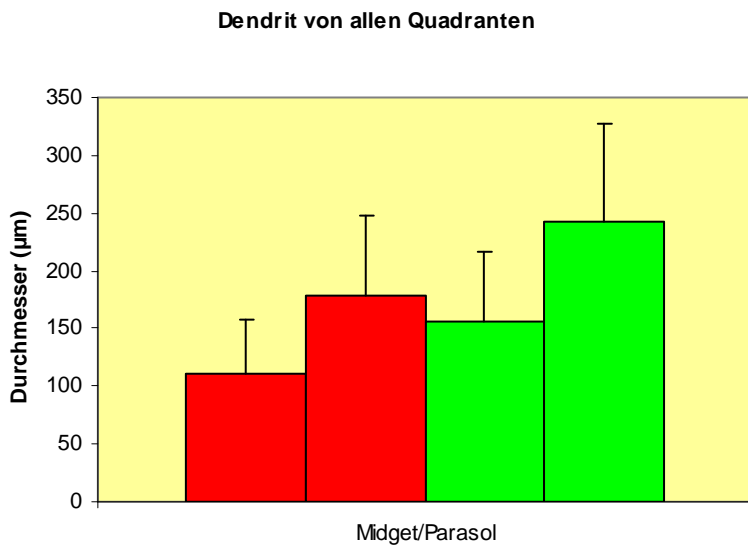
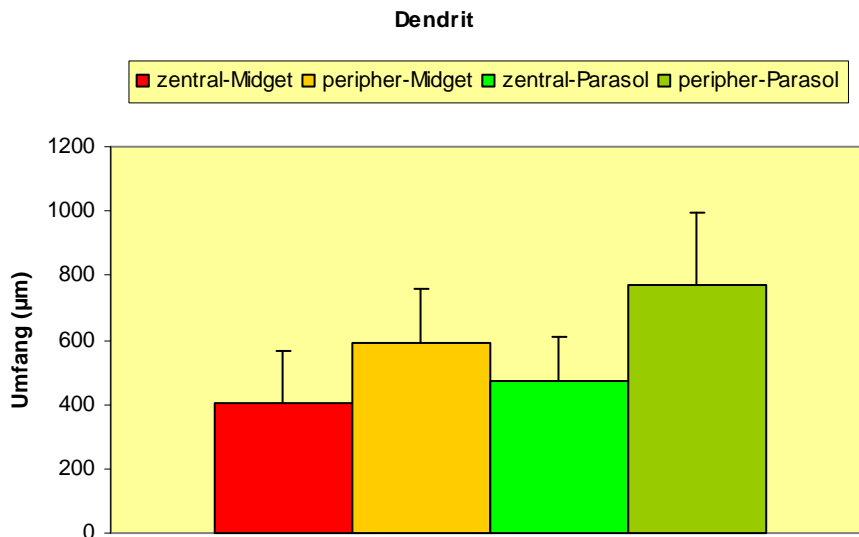


Diagramm 11: Kleiner und großer Dendritenbaumdurchmesser von superioren/inferioren, nasalen und temporalen Midget- und Parasolzellen.



Dendrit	Midget	Midget	Parasol	Parasol
Durchmesser	kleiner	großer	kleiner	großer
Mittelw. ± Stabw. (µm)	111,6 ± 46,0	178,8 ± 68,2	156,1 ± 59,7	242,5 ± 85,5
Anzahl	n = 202	n = 202	n = 388	n = 388

Diagramm 12: Kleiner und großer Dendritenbaumdurchmesser von allen morphometrisch ausgewählten Midget- und Parasolzellen, dargestellt in einem Blockdiagramm und Boxplots.



Dendritumfang	zentral Midget	peripher Midget	zentral Parasol	peripher Parasol
Mittelw. ± Stabw. (µm)	405,3 ± 161,3	588,8 ± 167,1	474,4 ± 137,1	772,4 ± 221,2
Anzahl	n = 104	n = 96	n = 122	n = 264

Diagramm 13: Gemittelter Dendritenbaumumfang zentraler sowie peripherer Midget- und Parasolzellen.

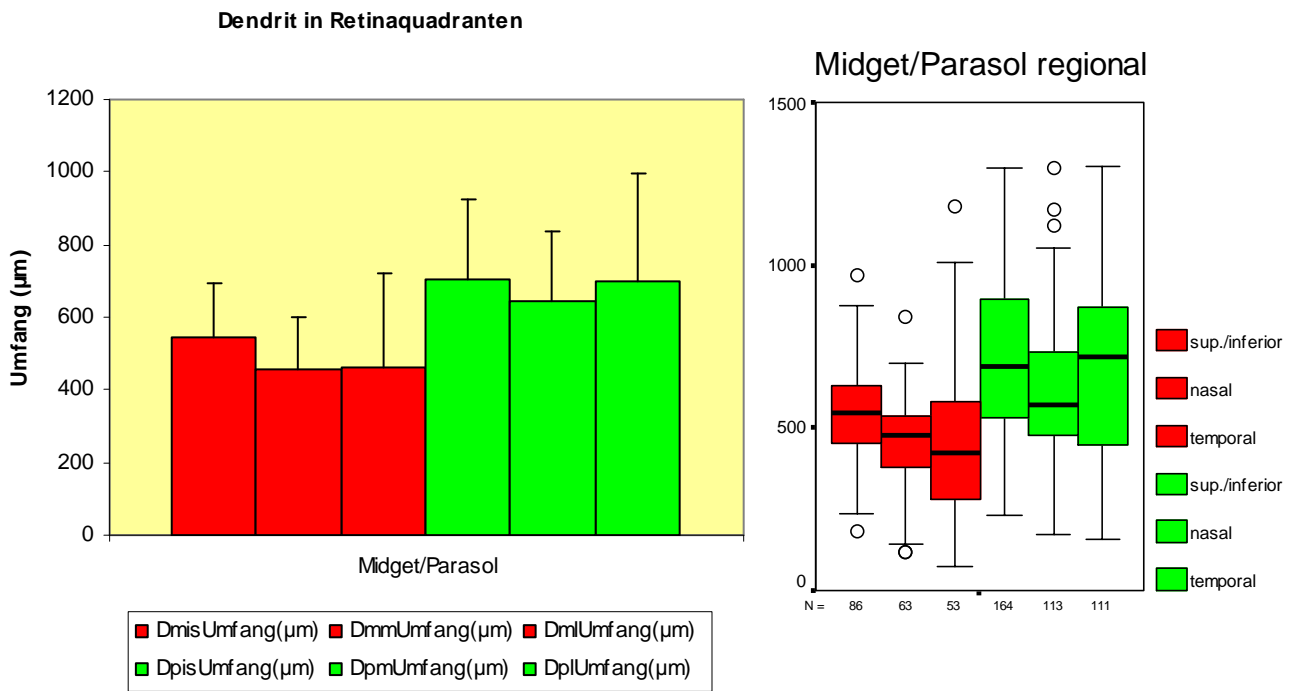
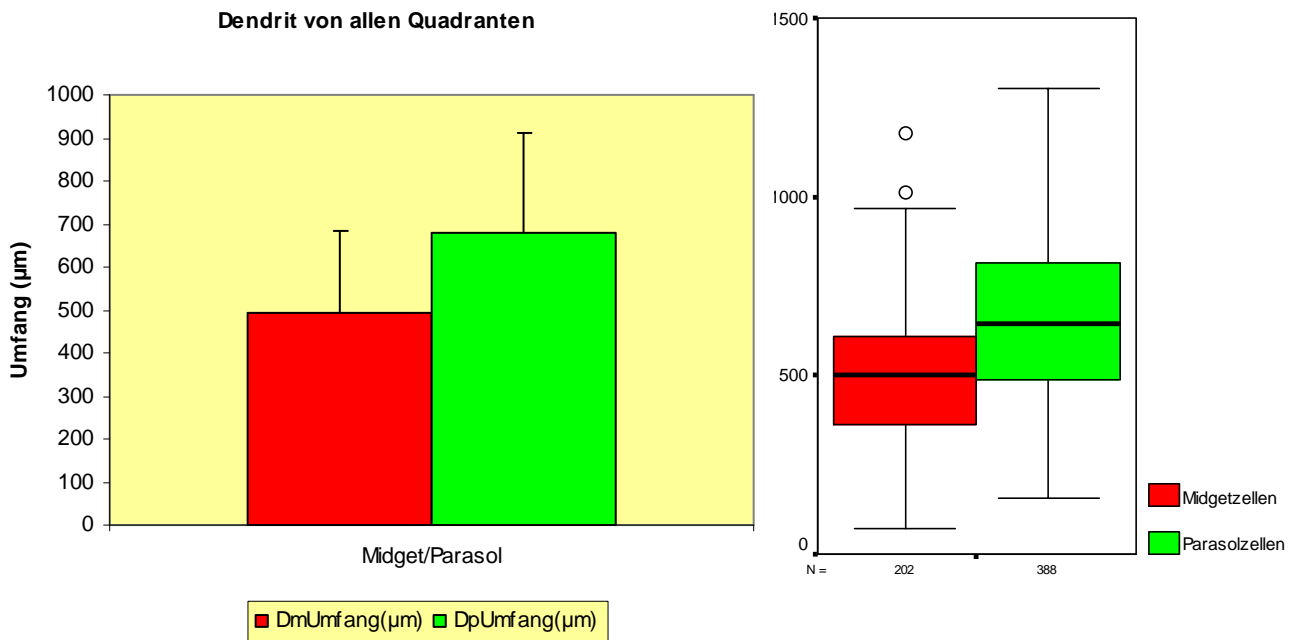
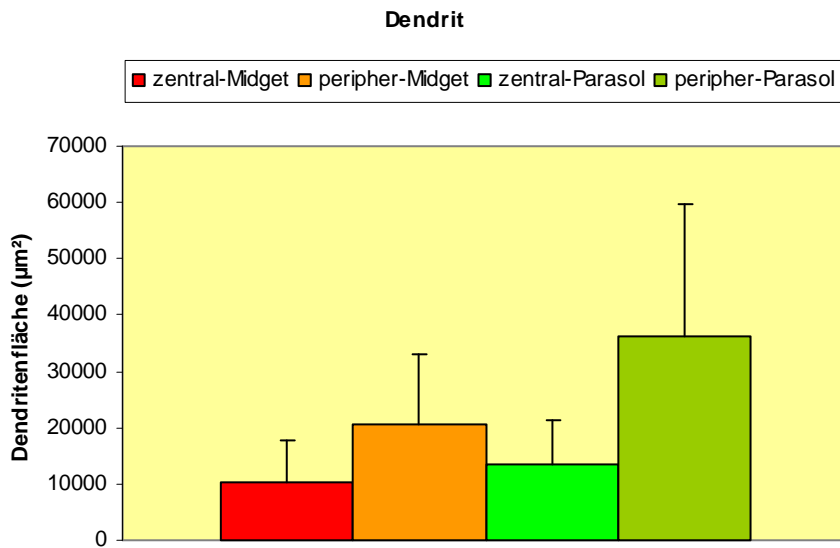


Diagramm 14: Dendritenbaumumfang der Midget- und Parasolzellen in superioren/inferioren, medialen (nasalen) und lateralen (temporalen) Retina-Quadranten.



Dendritumfang	Midget	Parasol
Mittelw. ± Stabw. (µm)	494,3 ± 188,3	677,7 ± 236,0
Anzahl	n = 202	n = 388

Diagramm 15: Dendritenbaumumfang aller morphometrisch berücksichtigten Midget- und Parasolzellen.



Dendritfläche	zentral Midget	peripher Midget	zentral Parasol	peripher Parasol
Mittelw. ± Stabw. (µm²)	10187,5 ± 7423,6	20664,3 ± 12458,7	13544,2 ± 7732,6	36387,0 ± 23228,0
Anzahl	n = 104	n = 96	n = 122	n = 264

Diagramm 16: Gemittelte Dendritenbaumfläche zentraler sowie peripherer Midget- und Parasolzellen.

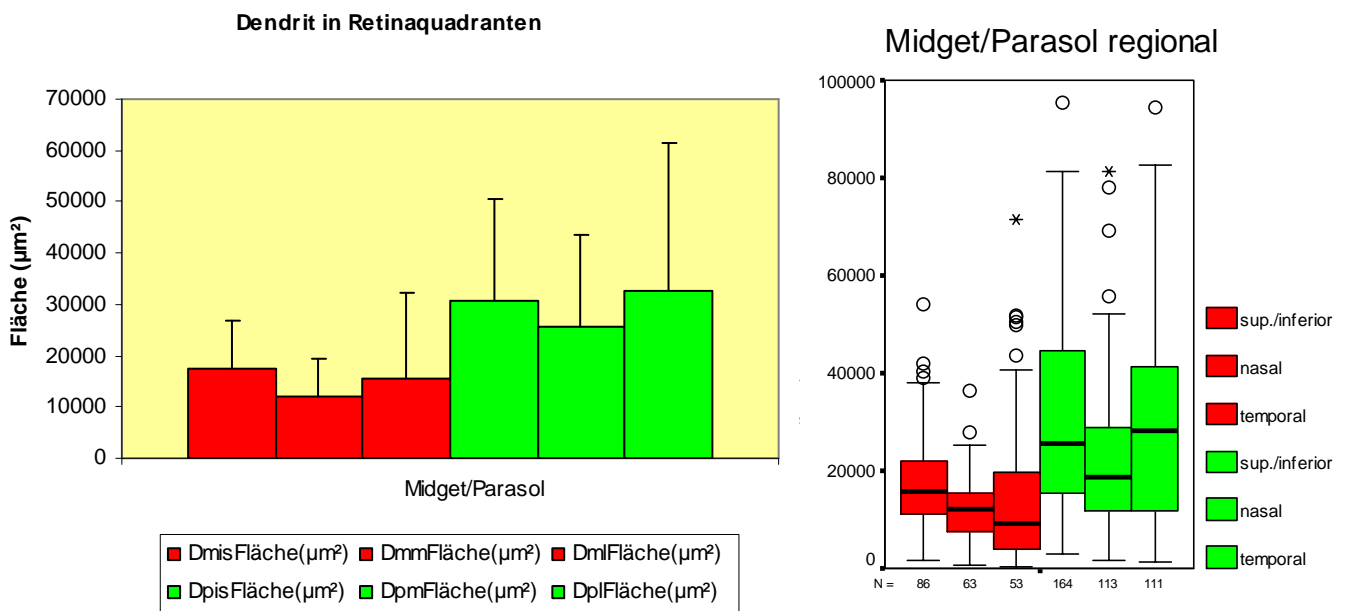
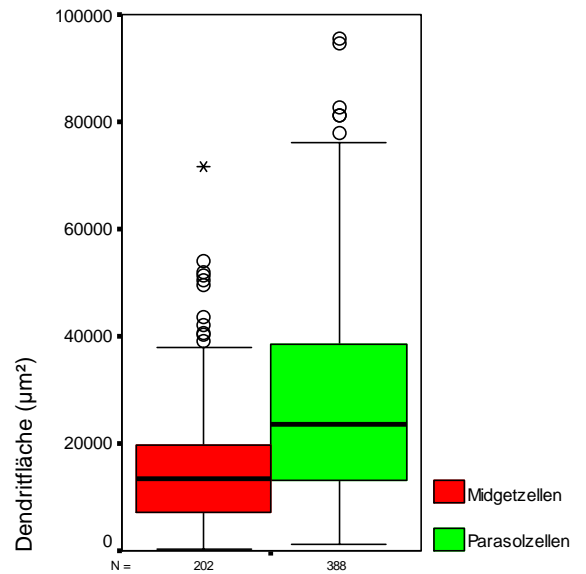
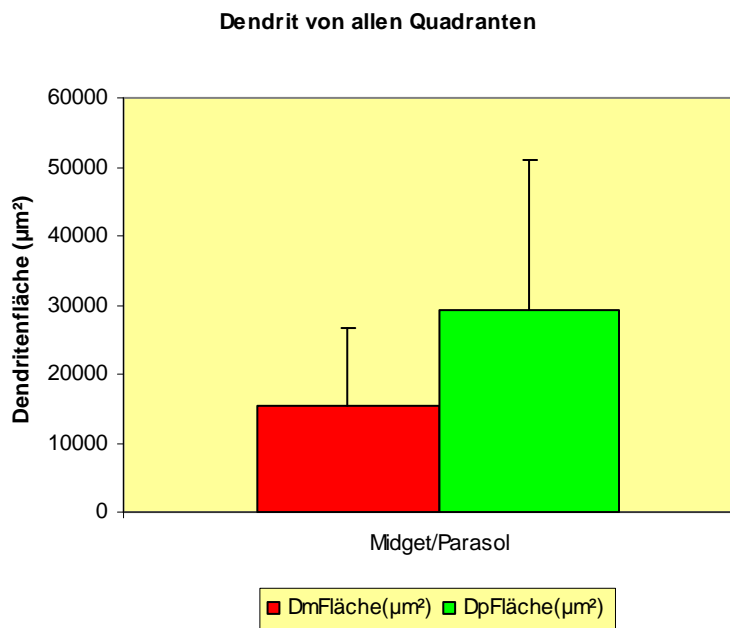


Diagramm 17: Dendritenbaumfläche von Midget- und Parasolzellen in den superioren/inferioren, nasalen und temporalen Retina-Quadranten.



Dendritfläche	Midget	Parasol
Mittelw. ± Stabw. (µm²)	15268,0 ± 11478,0	29190,6 ± 21948,7
Anzahl	n = 202	n = 388

Diagramm 18: Dendritenbaumfläche aller Midget- und aller Parasolzellen, die in dieser Studie morphometrisch bearbeitet wurden.

- Dm Dendritenbaum-Midgetzellen
- DmK/dmG K und G für kleinen und größeren Dendritenbaumdurchmesser
- Dmis Dendritenbaum-Midgetzellen inferior oder superior
- Dmm Dendritenbaum-Midgetzellen medial (nasal)
- Dml Dendritenbaum-Midgetzellen lateral (temporal)
- Dp Dendritenbaum-Parasolzellen
- DpK/dmG K und G für kleinen und größeren Dendritenbaumdurchmesser
- Dpis Dendritenbaum Parasolzellen inferior oder superior
- Dpm Dendritenbaum-Parasolzellen medial (nasal)
- Dpl Dendritenbaum-Parasolzellen lateral (temporal)

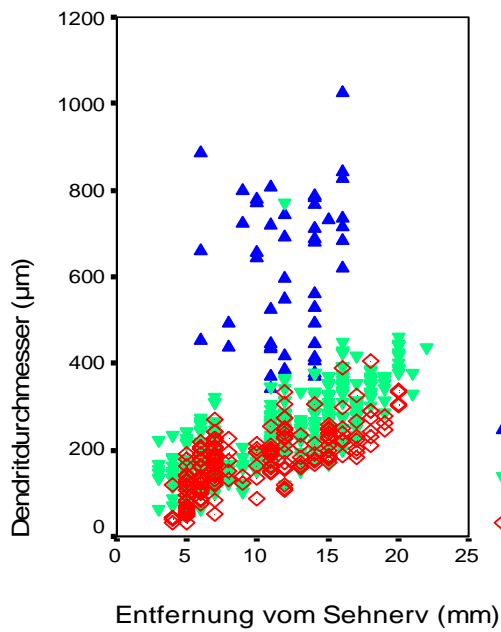


Diagramm 19:

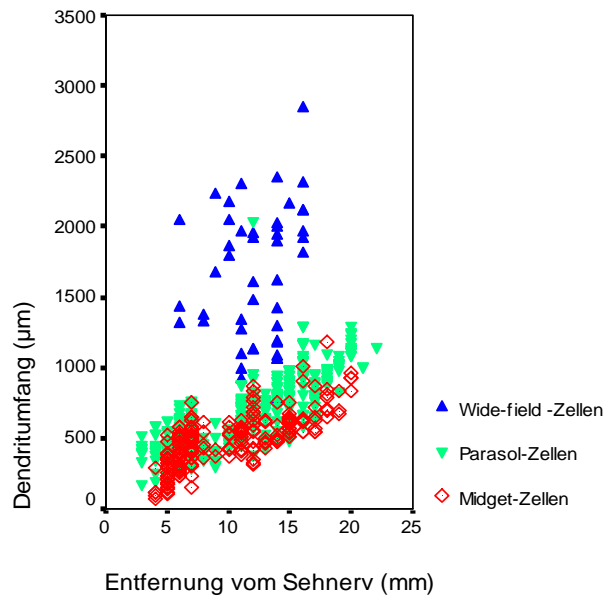


Diagramm 20:

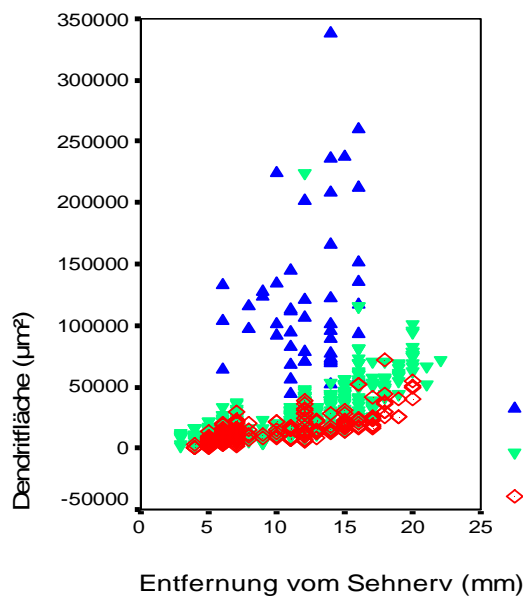


Diagramm 21:

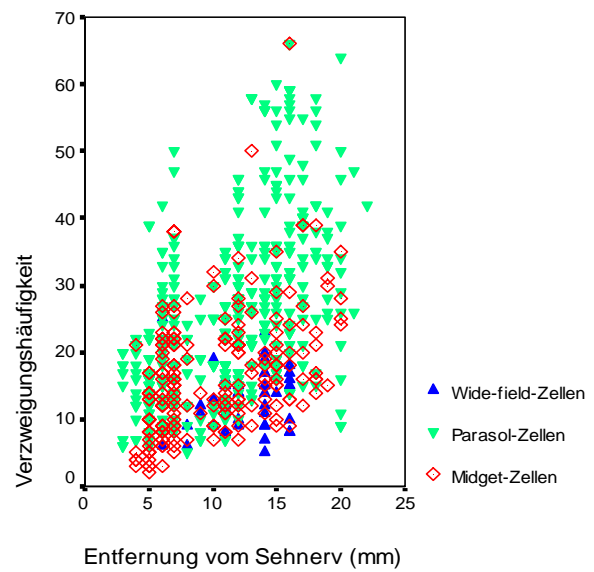


Diagramm 22:

Durch die überlagerten Streudiagramme (19, 20, 21 und 22) werden Dendritbaumdurchmesser, Dendritbaumumfang, Dendritbaumfläche und Dendritbaumverzweigung aller morphometrisch ausgewählten Midgetzellen, Parasolzellen und Wide-field-Zellen, in Abhängigkeit von der Entfernung zum Sehnervenkopf, veranschaulicht.

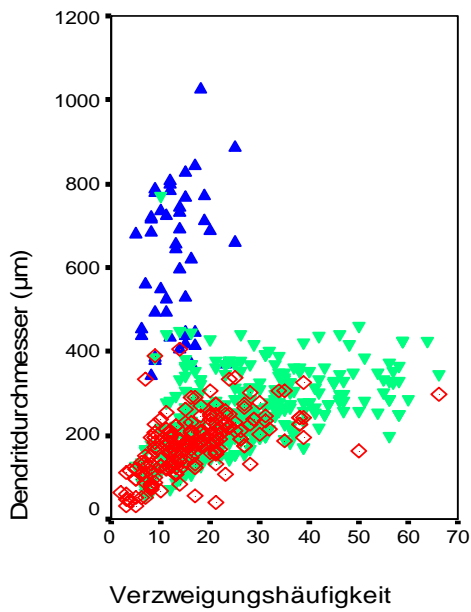


Diagramm 23:

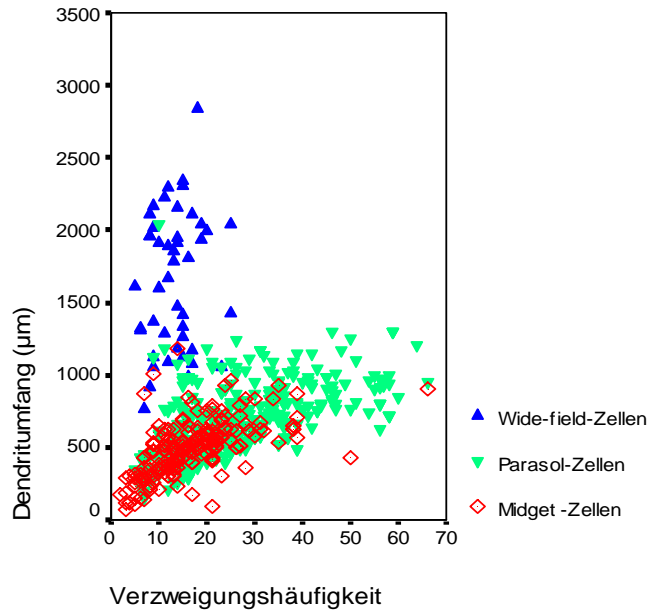


Diagramm 24:

Die überlagerten Streudiagramme (23 und 24) veranschaulichen das Verhältnis des Dendritenbaumdurchmessers und des Dendritenbaumumfanges aller morphometrisch berücksichtigten Midgetzellen, Parasolzellen und Wide-field-Zellen zu deren Verzweigungshäufigkeit.

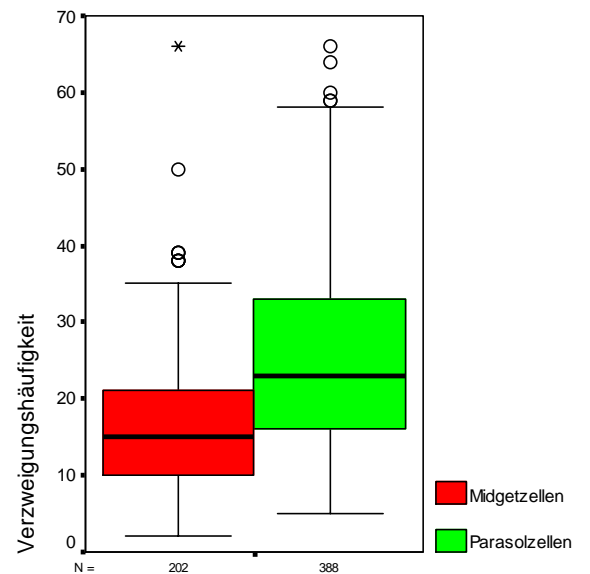
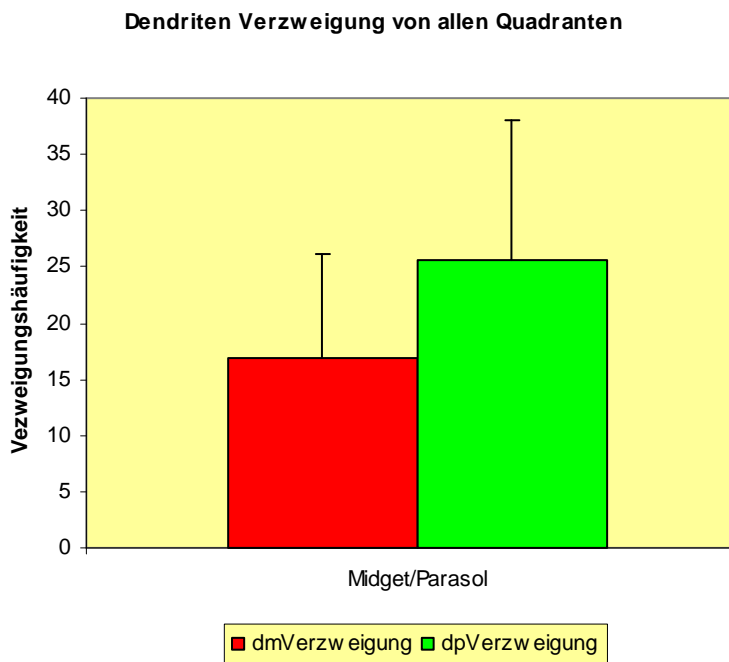


Diagramm 25: Verzweigungshäufigkeit aller Midget- und Parasolzellen.

dm Dendritenbaum-Midgetzellen

dp Dendritenbaum-Parasolzellen

3.4 Morphologische Klassifikationen der Midgetzellen

Unter der Gruppe der Midgetzellen wurden GZ mit nur einem einzigen primären Dendriten klassifiziert und solche mit einigen zusätzlichen, kleinen vereinzelt Dendriten, die ebenfalls direkt vom Zellkörper abgehen. Diese Klassifikation der Midgetzellen wurde auch unter Berücksichtigung bisheriger Erkenntnisse über die Klassifikation und morphologische Beschreibung durch andere Forscher vorgenommen. Der primäre Dendrit, von dem der Dendritenbaum bei den Midgetzellen ausgeht, zeigt eine große Formenvielfalt im Hinblick auf Ausrichtung, Verlauf und Verzweigungsmuster. Die Orientierung und Morphologie des Dendritenbaums sind von diesen Merkmalen des primären Dendriten abhängig. Die Midgetzellen weisen unterschiedlich dicht verzweigte und unterschiedlich große elliptische, konzentrische und asymmetrische Dendritenbäume auf. Die Variation der Morphologie der Dendritenbäume wurde bereits durch andere Forscher als erblich festgelegte Eigenschaft der menschlichen Midgetzellen betrachtet (Dacey, 1993b).

Der Zellkörper der Midgetzellen liegt meist außerhalb der Fläche der Dendritenbäume. Der primäre Dendrit der Midgetzellen, besonders der zentralen Midgetzellen, liegt häufig gegenüber dem Axon. Auf der anderen Seite kommen Midgetzellen innerhalb derselben Retina und in verschiedenen Retinae vor, die sich in Zellkörperform und Dendritenbaum und somit im Verzweigungsmuster sehr ähneln.

Die Unterteilung der Midgetzellen erfolgte aufgrund des primären Dendriten in unterschiedliche Unterklassen. Ziel war es, die Midgetzellen besser unterscheiden und Ähnlichkeiten zwischen den Ganglienzellen herausfinden zu können. Dadurch sollte auch die allgemeine morphologische Beschreibung erleichtert werden. Die Morphologie der Dendritenbäume erscheint zwar auch in dieser Klassifikation noch sehr unterschiedlich, aber es ist nun möglich, GZ mit ähnlichen Merkmalen in einer Unterklasse aufzulisten.

Im Gegensatz zu bisher vorliegenden Studien, besonders zur Klassifikation von Dacey (1993b), gibt es in dieser Studie hinsichtlich der Klassifikation von Midgetzellen und somit auch von Parasolzellen zahlreiche Unterschiede. Die meisten als „inner midgetcell“ klassifizierten Ganglienzellen bei Dacey (1993b) wurden hier, wenn der Dendritenbaum aus mehreren primären Dendriten bestand, als Parasolzellen betrachtet.

3.4.1 Midgetzellen mit proximal unverzweigten primären Dendriten

Der primäre Dendrit dieser Midgetzellklasse kann „baumstammartig“ lang und gerade gestreckt vom Zellkörper abgehen und sich anschließend in eine Richtung gegenüber dem Axon verzweigen. Die Länge des proximalen primären Dendriten bis zur Verzweigungsstelle variiert von Midgetzelle zu Midgetzelle. Die v-förmige bzw. y-förmige Verzweigung erfolgt oft an beiden Seiten des primären bzw. sekundären Dendriten.

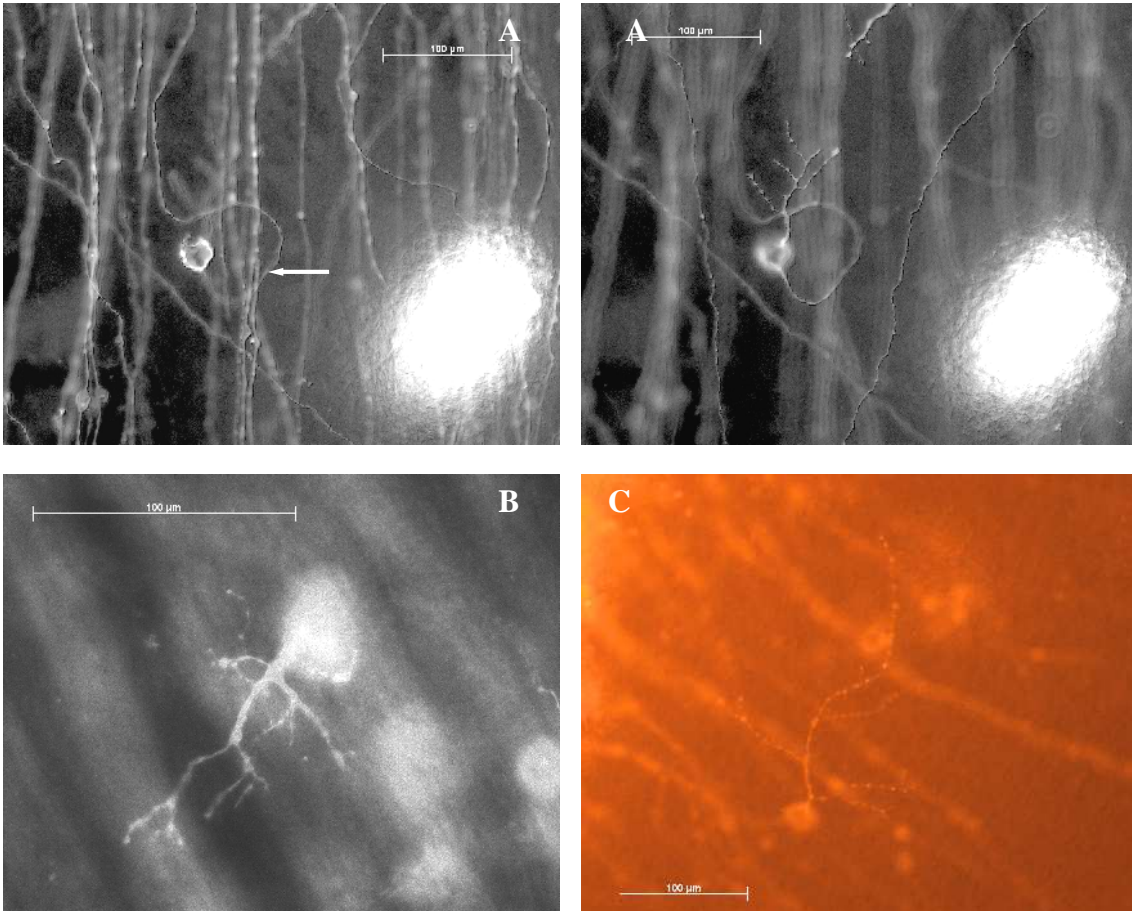
Die Midgetzellen der zentralen Retina haben einen primären Dendriten mit büschelförmigen Verzweigungsmustern. Meist liegt bei den Midgetzellen der büschelförmige Dendritenbaum gegenüber dem Axon. Es kommen aber auch solche Midgetzellen vor, bei denen die Verzweigung nur zu einer Seite des primären und der sekundären Dendriten erfolgt. Die Dendritenzweige gehen bei manchen, vertikal orientierten primären Dendriten von beiden Seiten bzw. von einer Seite des primären Dendriten horizontal gestreckt ab (**E, L**). Manche primäre Dendriten weisen einen unterschiedlich bogenförmigen Verlauf auf. Die Dendriten zweigen häufig von der konvexen Seite des primären Dendriten ab (**G, L, M1**).

Die primären Dendriten der Midgetzellen haben ein sehr unterschiedliches Querschnittskaliber. Meistens nimmt der Querschnitt des primären Dendriten und auch die sekundären Dendriten mit zunehmender Entfernung vom Zellkörper ab (**E**).

Die Zellkörper dieser Midgetzellklasse liegen sehr exzentrisch und damit außerhalb der Dendritenbaumfläche. Die Zellkörperform kann kreisrund, spindelförmig, vieleckig, oval, zum Axon oder zum Dendriten hin spitz sein. Die Verzweigungsdichte in dieser Midgetzellklasse ist unterschiedlich: Sie reicht von einigen seltenen bis zu sehr dichten Verzweigungsmustern (**A, C, E, G** u. a.). Viele Midgetzellen dieser Klasse bilden die so genannten büschelförmigen Dendritenbäume mit vertikaler und unterschiedlicher seitlicher Orientierung. Die Strecke des proximalen primären Dendriten vom Zellkörper bis zur ersten Verzweigungsstelle wurde bei Dacey (1993b) zur Unterscheidung in äußere und innere Midgetzellen herangezogen. Midgetzellen dieser Klasse weisen erste Verzweigungsstellen auf, die bis 60 µm vom Zellkörper entfernt liegen. Demnach gehören diese Midgetzellen zu den „outer-stratified“ Zellen. Tatsächlich verzweigen die meisten Midgetzellen mit einer entfernt liegenden Verzweigungsstelle vom Zellkörper auch tiefer in der IPL.

Aber es kommen auch solche mit entfernt liegender Verzweigungsstelle vor, die sehr oberflächlich, unterhalb der Ganglienzellkörper verzweigen.

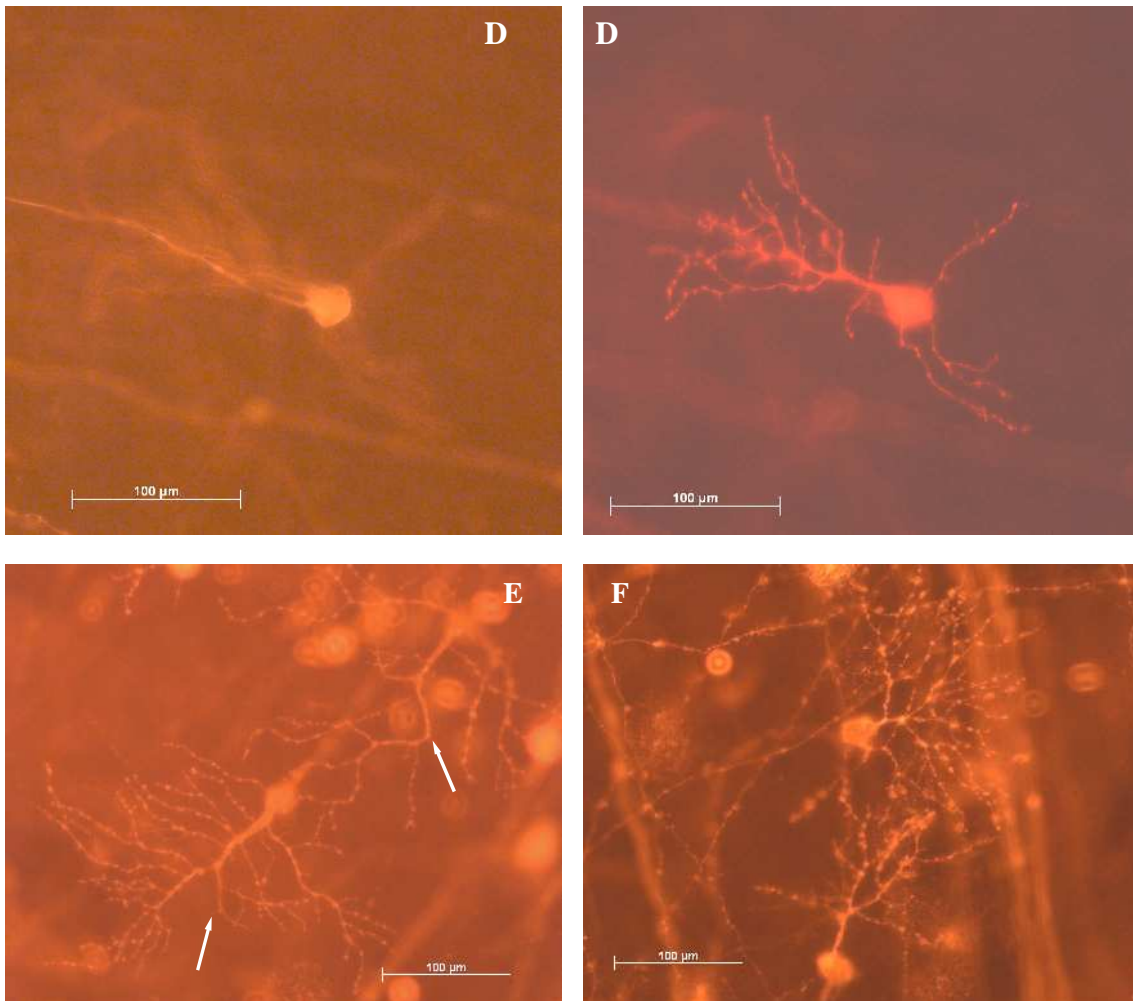
Die folgenden Abbildungen zeigen einige dieser „outer-stratified“ Midgetzellen mit ihren Merkmalen.



Die Ganglienzelle **A** zeigt einen besonderen Axonverlauf (weißer Pfeil). Dieser geht von der vom Sehnervenkopf abgewandten Seite des Zellkörpers ab und verläuft dann c-förmig um den Zellkörper und überkreuzt den primären Dendriten, der in Richtung Sehnervenkopf verzweigt, und verläuft dann in Richtung Sehnervenkopf weiter.

Diese beiden Midgetzellen **A** und **C** haben einen, zu beiden Seiten wenig verzweigten primären Dendriten mit ähnlichen Verzweigungsmustern. Der Zellkörper ist bei beiden GZ rund. Das Axon geht bei beiden GZ gegenüber dem Dendritenbaum vom Zellkörper ab.

Midgetzelle **B** ist aus dem zentralen inferioren oder superioren Retina-Quadranten. Sie hat einen vieleckigen Zellkörper, der unterhalb der Axone der Ganglienzellen liegt. Der proximal unverzweigte primäre Dendrit zeigt eine asymmetrische dichotome y-förmige Verzweigung diagonal gegenüber dem Axon.

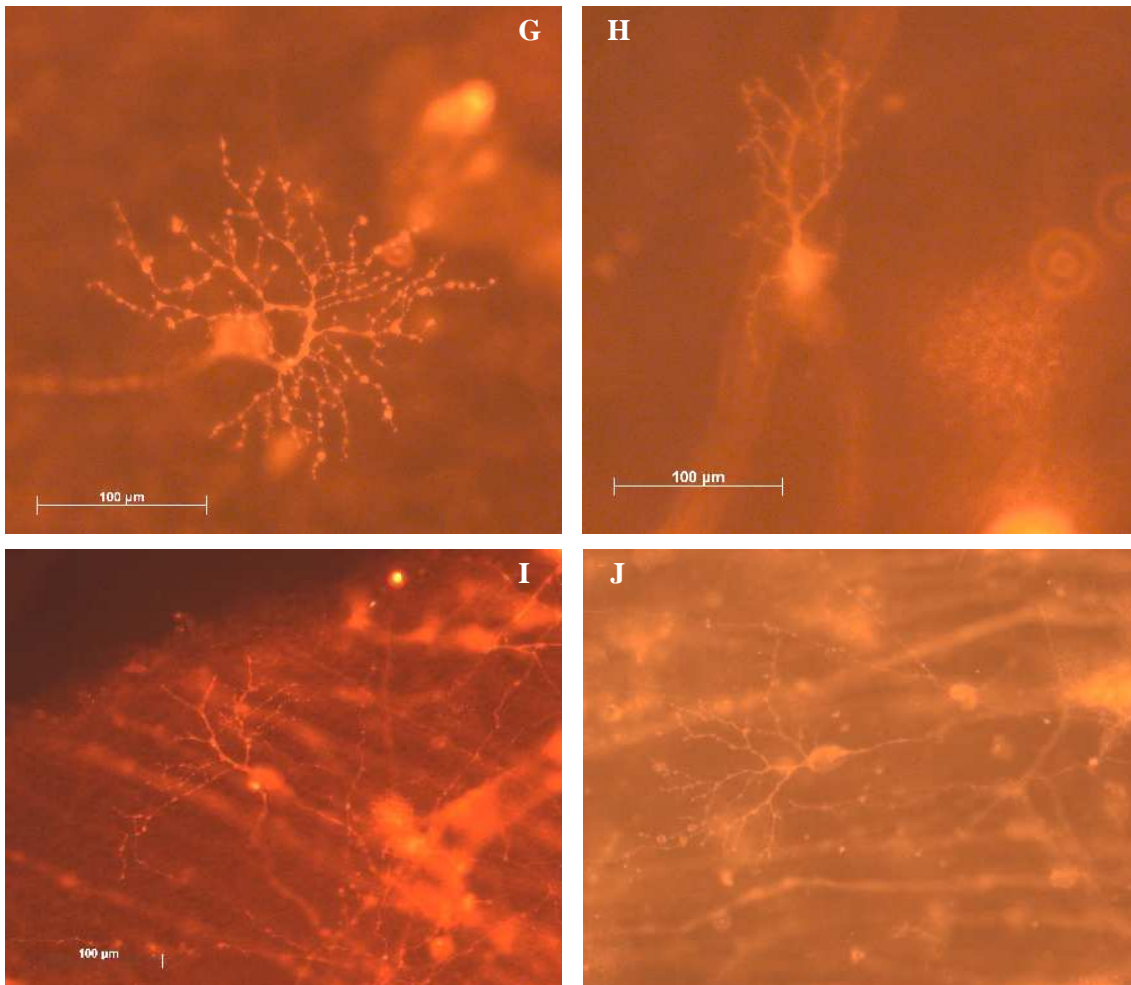


Die Midgetzelle **D** zeigt einen fünfeckigen, zum primären Dendriten hin spitzen Zellkörper. Das Axon geht, in Bezug auf den Dendritenbaum, seitlich vom Zellkörper ab. Diese Midgetzelle weist zusätzlich zu einem kräftigen primären Dendriten, von dem der Dendritenbaum ausgeht, drei weitere kleine primäre Dendriten auf. Man könnte diese GZ laut Definition auch zu den Parasolzellen zählen. Der Dendritenbaum verzweigt sich unterhalb des Axons und verläuft in Richtung Sehnervenkopf.

Das Axon und der primäre Dendrit der Midgetzelle auf Aufnahme **E** haben ein großes Kaliber und bilden eine gemeinsame gestreckte Achse. Die Verzweigung erfolgt zu beiden Seiten des primären Dendriten. Die geknickten bzw. hakenförmig aufgeworfenen Dendriten der GZ könnten auf „abgebrochene Bewegungen“ hinweisen (weiße Pfeile).

Diese benachbarten Midgetzellen **F** haben kaum Ähnlichkeit miteinander. Nur die Varikositäten ähneln sich. Die untere GZ hat einen ovalen, zum Axon hin spitzen Zellkörper und einen proximal unverzweigten primären Dendriten, der sich dann „baumähnlich“ in eine Richtung gegenüber dem Axon verzweigt.

Die obere Midgetzelle besitzt einen primären Dendriten, der kurz nach seinem Abgang aus dem fünfeckigen Zellkörper horizontal gegenüber dem rechtwinklig gebogenen Axon verzweigt. Eine Überlappung der Dendritenbäume der Zellen ist minimal.

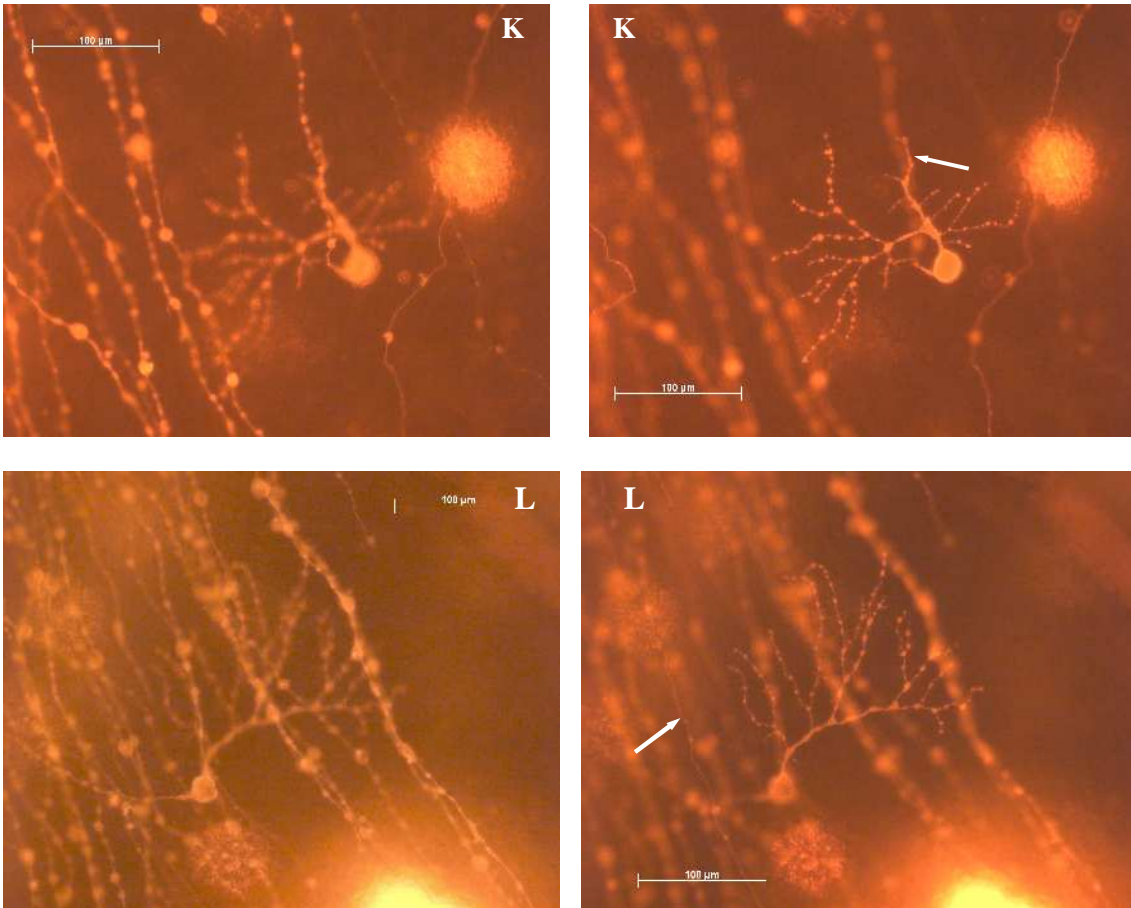


Midgetzelle **G** ist aus dem superioren/inferioren Retina-Quadranten. Das Axon geht leicht gebogen vom Zellkörper ab und steht dem seitlich abgehenden, c-förmig gebogenen primären Dendriten gegenüber. Die Verzweigung erfolgt nur von der konvexen Seite her. Die Midgetzelle zeigt eine dichte Verzweigung.

Die Midgetzelle **H** ist aus dem nasalen Retina-Quadranten. Das gering gebogene Axon und der Dendritenbaum stehen sich gegenüber. Der primäre Dendrit verzweigt sich büschelförmig dicht in vertikaler Richtung. Ein kleiner Dendrit zieht bogenförmig in Richtung Axon. In der Zellkörperebene ist der Zellkörper oval und größer als in der Dendritenbaumebene.

Diese zwei Midgetzellen **I** und **J** stammen aus derselben Retina. Die GZ **I** ist aus dem nasalen Retina-Quadranten. Die Ganglienzelle **J** stammt aus derselben Retina, wurde jedoch ein Jahr später aufgenommen. Die beiden GZ haben Ähnlichkeit sowohl im Verzweigungsmuster des Dendritenbaums als auch in der Zellkörperform und in der Größe. Ein Unterschied ist in der minimal unterschiedlichen sekundären Verzweigung des Dendritenbaums erkennbar.

Die spindelförmigen Zellkörper liegen nah im Bereich der Axonschicht der Ganglienzellen. Der primäre Dendrit und dessen Verzweigung liegen sehr oberflächlich in der inneren plexiformen Schicht.

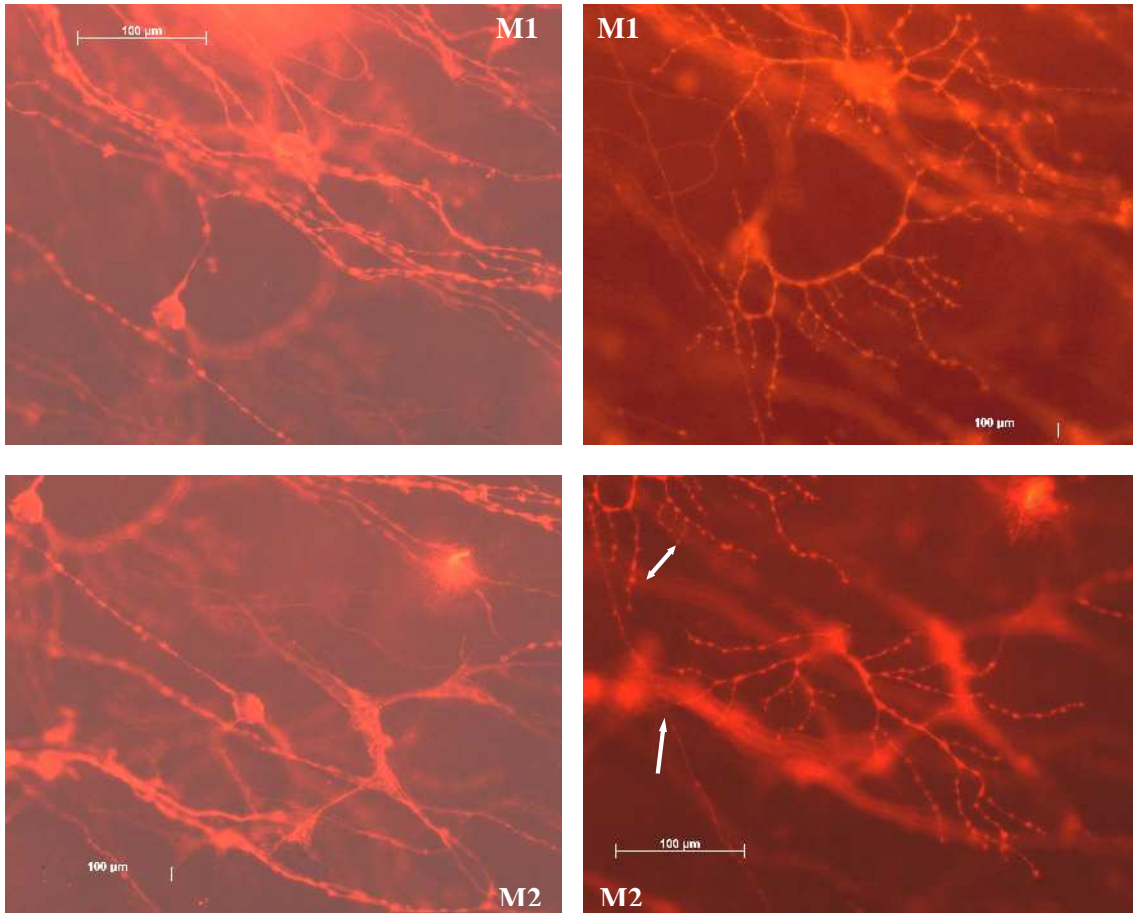


Diese Midgetzelle **K** zeigt einen primären Dendriten, der in Richtung Sehnervenkopf verzweigt. Das Axon wird durch einen seitlichen, gut verzweigten sekundären Dendriten unterkreuzt. Der primäre Dendrit weist an seinem distalen Ende kaum Verzweigungsstellen auf und endet abrupt (weißer Pfeil). Seitlich und oberhalb des primären Dendriten geht das Axon in einer Art Krümmung vom runden Zellkörper ab.

Auf Abbildung **K** und **L** sind besonders entlang der umgebenden Axone sehr unterschiedlich große Schwellungen zu erkennen. Solche unregelmäßige Schwellungen sind höchstwahrscheinlich postmortal auftretende Degenerationserscheinungen.

Die Midgetzelle **L** zeigt einen ovalen, zum primären Dendriten hin spitzen Zellkörper. Die Schwellungen sind sehr unregelmäßig und in ihrer Größe ungleichmäßig. Die Verzweigung erfolgt entlang des gebogenen primären Dendriten nur von der konvexen Seite her. Die gestreckten sekundären Dendriten sind gering verzweigt.

In der Dendritenbauebene sieht man ein Horizontalzellaxon quer ziehend (weißer Pfeil). Midgetzelle **L** ist aus dem superioren/inferioren Retina-Quadranten. Das Axon geht leicht gebogen ab und steht den primären Dendriten seitlich gegenüber.



Das Axon der Midgetzelle **M1** geht in rechtwinkligem Bogen von einem, zum Axon hin spitzen, ovalen Zellkörper ab und steht dem primären Dendriten etwas seitlich gegenüber. Der primäre Dendrit verzweigt proximal y-förmig. Einer der sekundären Dendriten verläuft horizontal bogenförmig, wobei der in entgegengesetzte Richtung ziehende sekundäre Dendrit eine schleifenartige Windung in Richtung Zellkörper macht. Die weitere Verzweigung an den sekundären Dendriten erfolgt nur von der konvexen Seite her.

Die etwas peripher liegende Parasolzelle **M2** zeigt einen spindelförmigen Zellkörper mit zwei primären Dendriten. Der stärker verzweigte primäre Dendrit ist vertikal orientiert und liegt gegenüber dem Axon. Der andere primäre Dendrit verzweigt horizontal und diagonal in Richtung Sehnervenkopf.

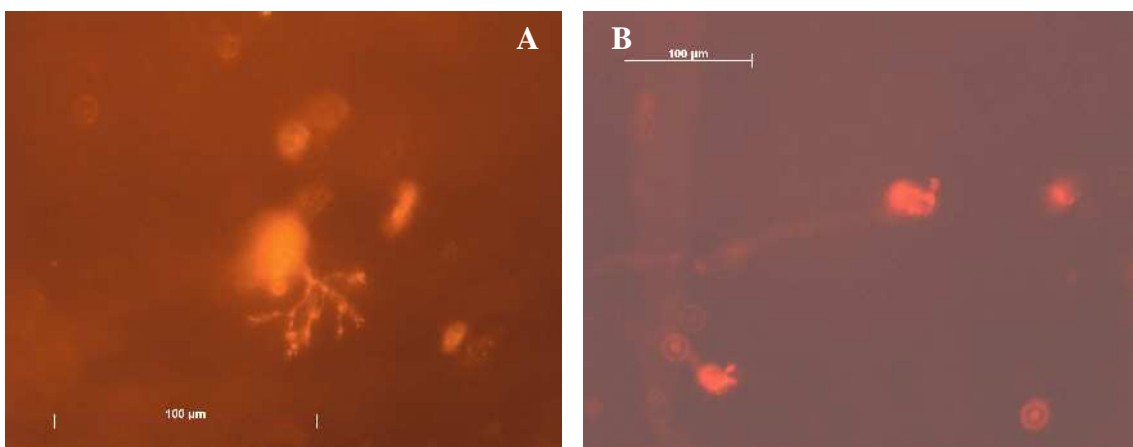
Die Dendritenzweige der Midgetzelle **M1** sind auf dem Bild **M2** zu sehen (weißer Doppelpfeil).

In der Dendritenbauebene sieht man ein Horizontalzellaxon quer ziehend (weißer Pfeil).

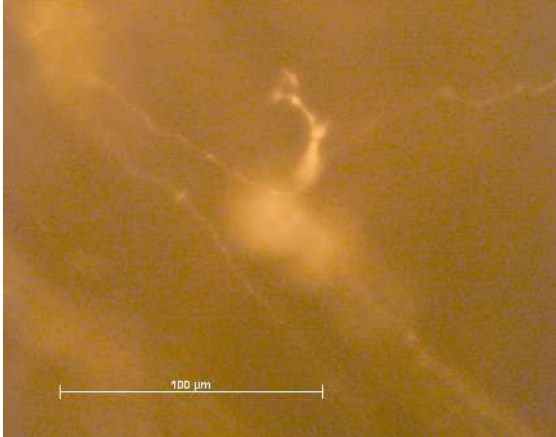
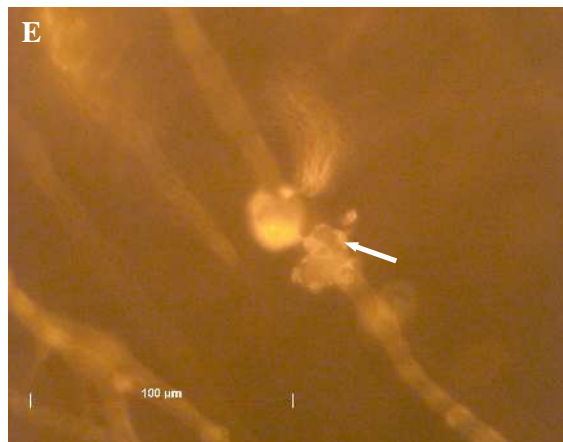
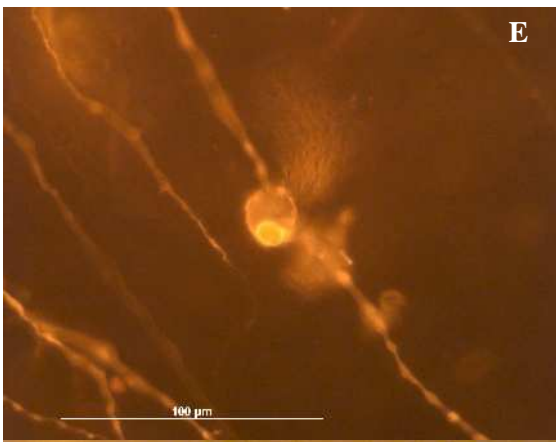
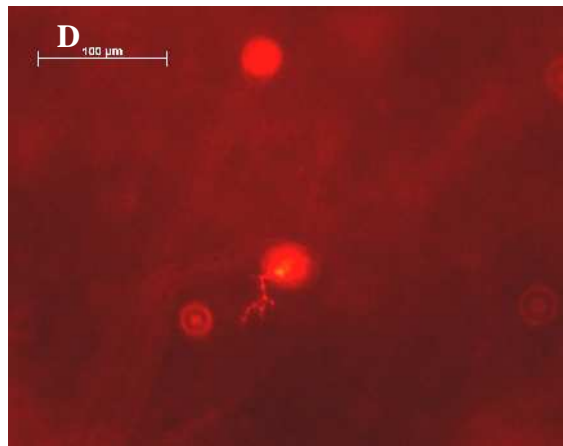
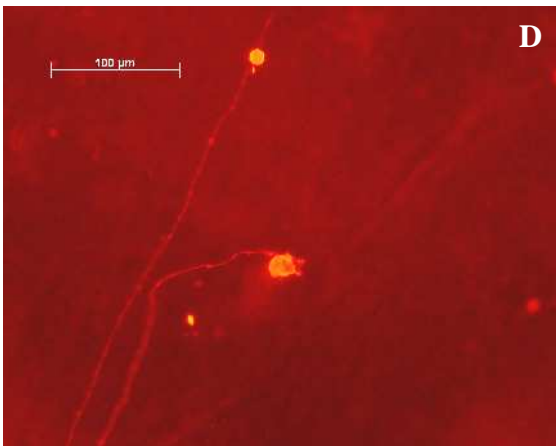
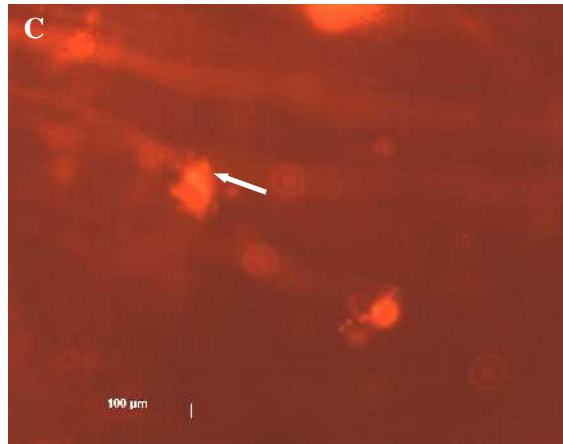
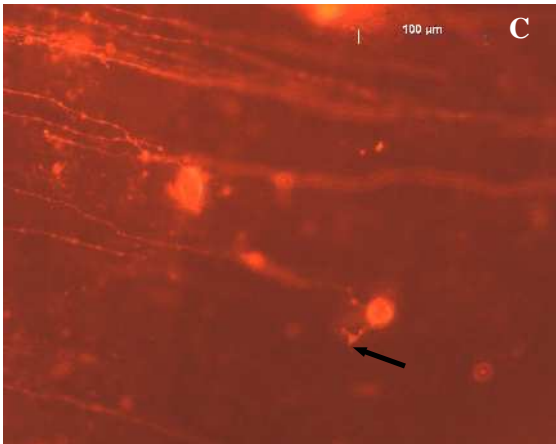
3.4.2 Sehr kleine zentrale Midgetzellen

Die makulären Midgetzellen zeigen meistens einen kurzen, gegenüber dem Axon abgehenden primären Dendriten, der sich kaum verzweigt. Diese Midgetzellen konnten im Makulabereich beobachtet werden (**A**, **B**, **C**). Manche makuläre GZ haben einen „primären Dendriten“, der aus einigen Schwellungen (**E**) besteht. Im temporalen Retina-Quadranten waren im Makulabereich die meisten Ganglienzellen zu sehen, die solche Schwellungen (weißer Pfeil **E**) an ihrem besonders kleinen Zellkörper hatten. Etwas temporal der Makula konnte man die Verzweigung der Midgetzellen deutlicher sehen (**A** und **D**). Die Midgetzelle **D** hat einen feinen kleinen Dendritenbaum mit vereinzelt Zweigen, die in Richtung des bogenförmig geneigten Axons und in Richtung Sehnervenkopf orientiert sind. Die Ganglienzellen im Makulabereich haben im Vergleich zu den Ganglienzellen anderer Quadranten, ziemlich kleine Dendritenbäume und Zellkörper (**B**, **C**). Im Gegensatz hierzu sind im Allgemeinen die Ganglienzellen des nasalen Retina-Quadranten kleiner (**A**) als die GZ des superioren, inferioren und temporalen Retina-Quadranten.

Die meisten zentralen Midgetzellen haben einen büschelförmigen Dendritenbaum. Bei diesen GZ waren die einzelnen Dendritenzweige nicht eindeutig erkennbar. Denn die zentrale Dicke der Netzhaut und die Intensität der DiI-Färbung erschwerten die Aufnahmen der Dendritenbäume (**A** und **E**). Die Unschärfe der Dendriten, der Axone und der Zellkörper machten eine morphologische und somit eine morphometrische Auswertung der makulären, meistens auch der zentralen Ganglienzellen unmöglich.



Die Midgetzellen **B** und **C** sind temporal der Makula aufgenommen. Sie haben eine gewisse Ähnlichkeit in Zellkörper- und Dendritenbaumgröße. Die Axone haben ein sehr feines Kaliber.



Die Ganglienzellen auf Bild C weisen mehrere kleine primäre Dendriten um den Zellkörper auf (weißer Pfeil). Die zentraler lokalisierte GZ ist eine Parasolzelle. Die periphere GZ (schwarzer Pfeil) verzweigt in unterschiedlichen Ebenen der IPL.

3.4.3 Midgetzellen mit proximal v-förmigen primären Dendriten

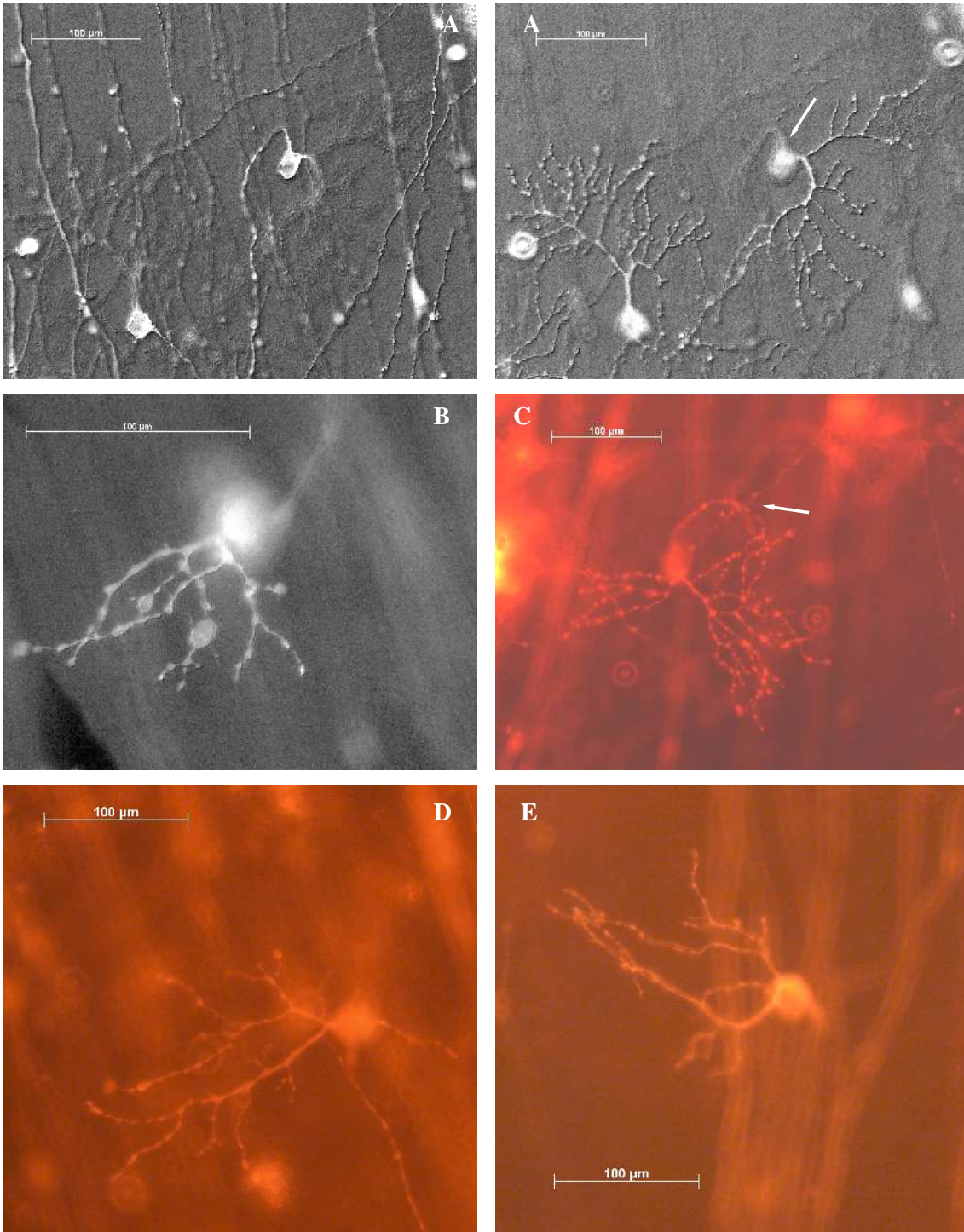
Die Midgetzellen dieser Klasse haben häufig einen primären Dendriten, der direkt v-förmig dem Zellkörper entspringt. Die Midgetzellen zeigen zwei kräftige, im Querschnitt unterschiedliche, sekundäre Dendriten, die zueinander verschieden große Winkel bilden und in gegenüberliegende Richtungen ziehen. Die sekundären Dendriten können auch parallel verlaufen. Die unterschiedlichen Querschnitte der sekundären Dendriten variieren sowohl innerhalb derselben Midgetzelle als auch zwischen verschiedenen Midgetzellen. Die Verzweigung kann direkt am Abgang der sekundären Dendriten oder nach einer unterschiedlich proximal unverzweigten Strecke an den sekundären Dendriten beginnen. Die Verzweigung kann axonah, seitlich, senkrecht und horizontal im Hinblick auf Axonabgang und Zellkörper beginnen und in Richtung Axon – und damit Richtung Sehnervenkopf – oder gegenüber dem Axon in vertikaler, horizontaler, diagonalen und seitlicher Richtung verlaufen. Vgl. hierzu die weiter unten aufgeführten Ganglienzellabbildungen (**A** bis **M**).

Die Verzweigung erfolgt meistens an der vom Zellkörper abweisenden Seiten der sekundären Dendriten, aber gelegentlich auch zu beiden Seiten der Dendriten. In dieser Midgetzellklasse zeigen sich morphologisch lockere bis dichte Dendritenbäume mit variablen Verzweigungsmustern (**J** und **K**). Die Midgetzellen dieser Klasse haben häufig elliptische und halbkreisförmige Dendritenbäume.

Bei dieser Midgetzellklasse gehen die meisten Axone gegenüber dem Dendritenbaum vom Zellkörper ab. Der Axonverlauf ist sehr variabel, z. B. kann er eine rechtwinklige Abknickung kurz nach seinem Abgang vom Zellkörper oder einen großen rechtwinkligen Bogen zeigen (**F** und **J**). Die Ganglienzellen **C**, **G** und **H** haben Axone, die in ihrem Verlauf große Schleifen bzw. Bögen zeigen (weiße Pfeile).

Viele Zellkörper dieser Midgetzellgruppe sind spindelförmig und rund. Sie können sowohl zum Axon, zum primären Dendriten als auch gleichzeitig zu beiden hin spitz sein. Zellkörper dieser Klasse liegen oft exzentrisch zum Dendritenbaum.

Midgetzellen dieser Gruppe sind nach Dacey wahrscheinlich den „outer-stratified“ Midgetzellen und nach Kolb et al. (1992) den P2-Zellen zuzuordnen. Die Midgetzellen der Aufnahmen **D**, **E**, **K**, **L**, **M** wurden derselben Retina entnommen.



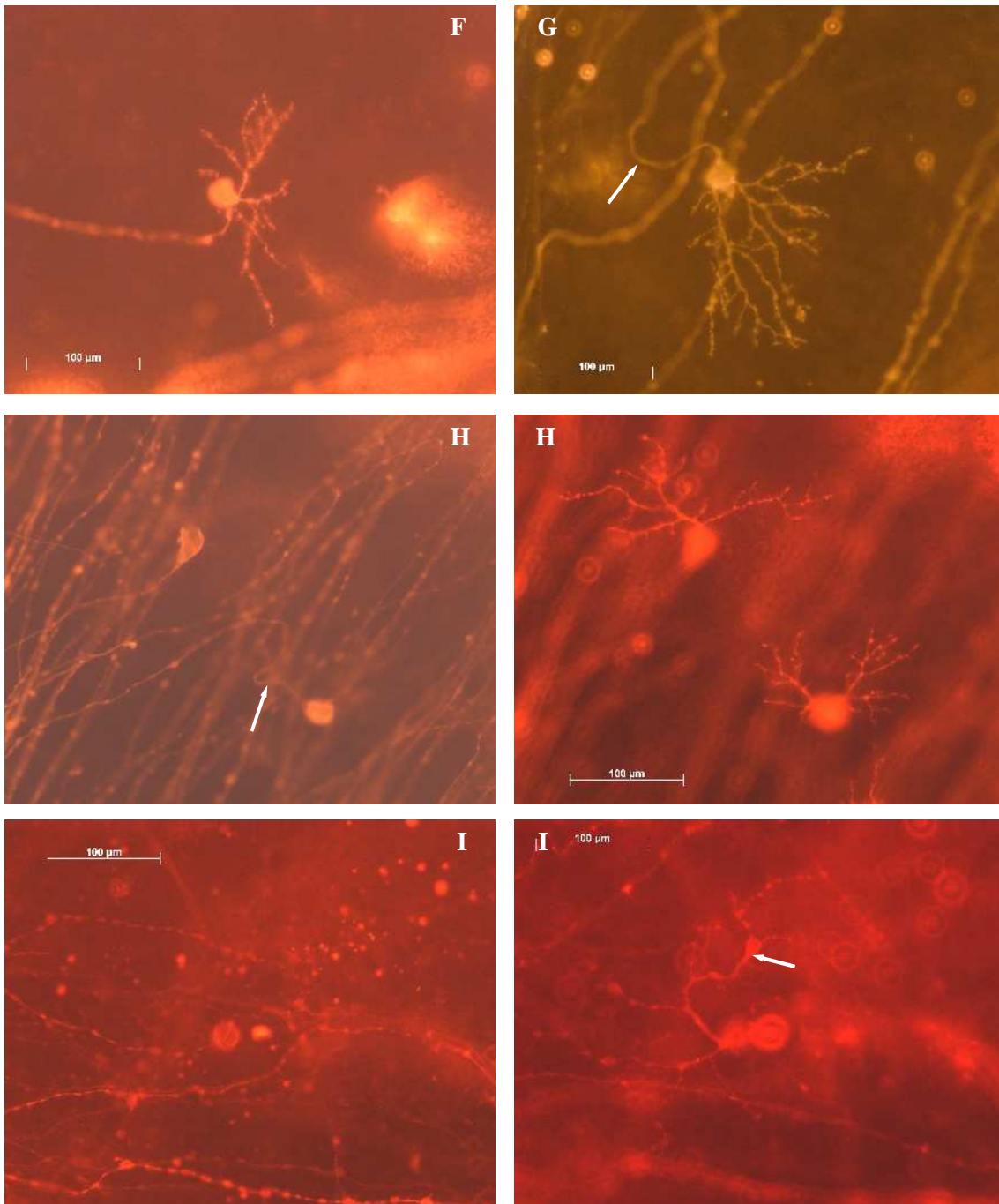
Die Midgetzelle **A** (weißer Pfeil) zeigt einen besonderen Axonverlauf. Im Hinblick auf den Dendritenbaum geht das Axon oberhalb des Zellkörpers ab. Das Axon zeigt eine enge, bogenförmige Windung, um in Richtung Sehnervenkopf weggang zu verlaufen.

Die Midgetzellen **B** und **C** haben auffällig große Auftreibungen an den Dendritenzweigen.

Das Axon der GZ **C** zeigt eine Schleife (weißer Pfeil) und einen kurvenförmigen Verlauf.

Die Aufnahmen **D** und **E** zeigen Midgetzellen aus der gleichen Retina, mit ähnlich großen Zellkörpern.

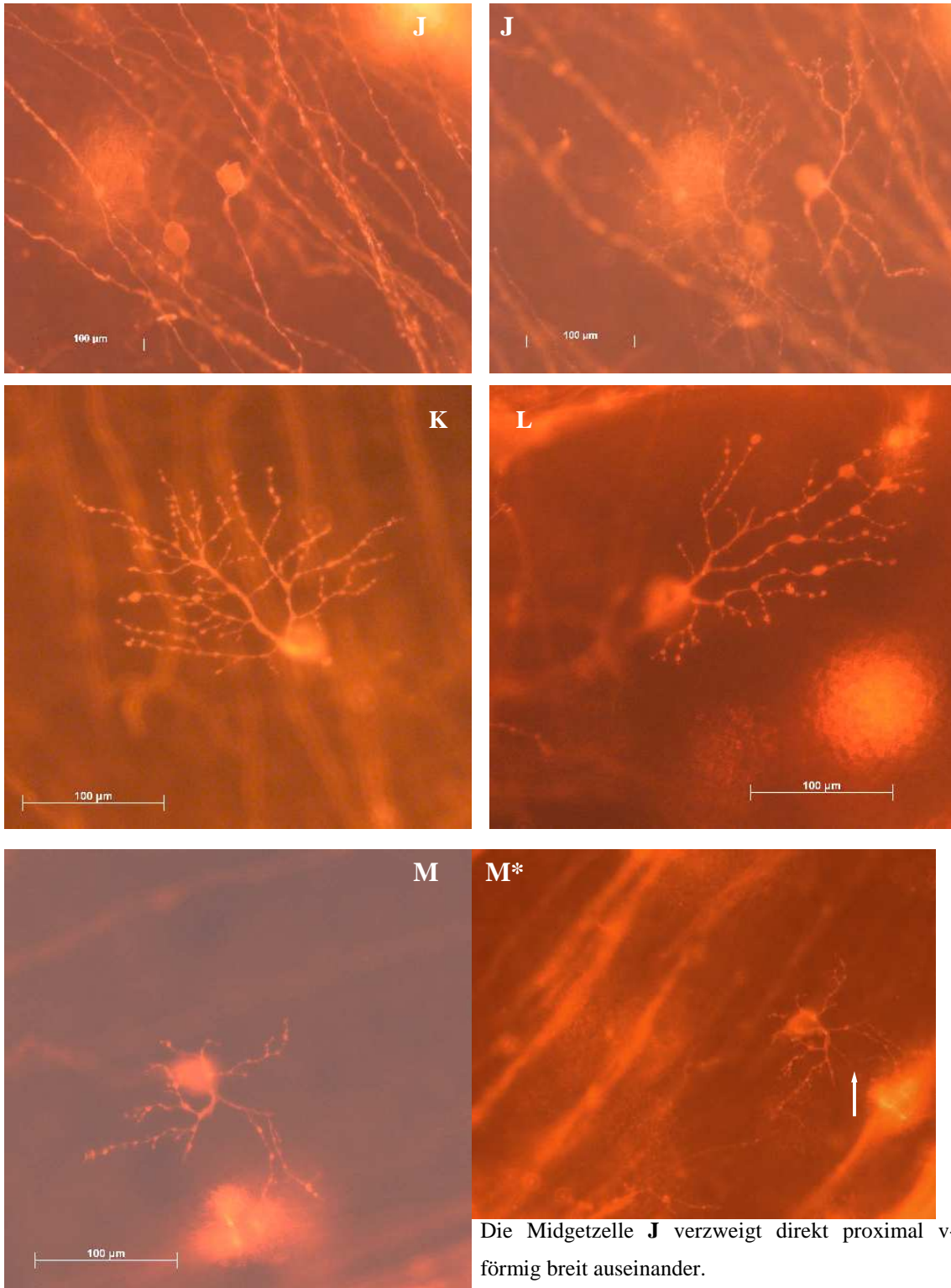
Die Aufnahmen **A** bis **M** zeigen den v-förmigen primären Dendritenabgang in verschiedener Größe und mit unterschiedlich weitem Winkel.



Die Midgetzellen **F** und **G** zeigen auffällige Axone.

Die Abbildung **H** zeigt eine Midgetzelle mit einem, zum Axon hin besonders länglichen, spitzen Zellkörper, von dem ein sich v-förmig ausbreitender Dendritenbaum ausgeht. Weiterhin sieht man eine Parasolzelle, die einen auffälligen Axonverlauf (weißer Pfeil) hat: Vom runden Zellkörper dieser Parasolzellen gehen zwei primäre Dendriten ab und verlaufen horizontal diagonal in dieselbe Richtung. Sie zeigen eine ähnliche Verzweigungsdichte und Verzweigungsmuster.

Die Midgetzelle **I** hat ein Axon, der den runden Zellkörper überkreuzt. Der primäre Dendrit verzweigt sich direkt v-förmig. Die sekundären Dendriten verästeln sich in Richtung Axonverlauf und horizontal. Einer der sekundären Dendriten zeigt einen s-förmigen Verlauf und besonders auffällige Schwellungen an seinem distalen Ende (weißer Pfeil).



Die Midgetzelle **J** verzweigt direkt proximal v-förmig breit auseinander.

Die Midgetzellen **K** und **L** zeigen auffällige Varikositäten an den Dendriten. Die Midgetzelle **K** hat einen Dendritenbaum, der in Richtung Sehnervenkopf orientiert ist.

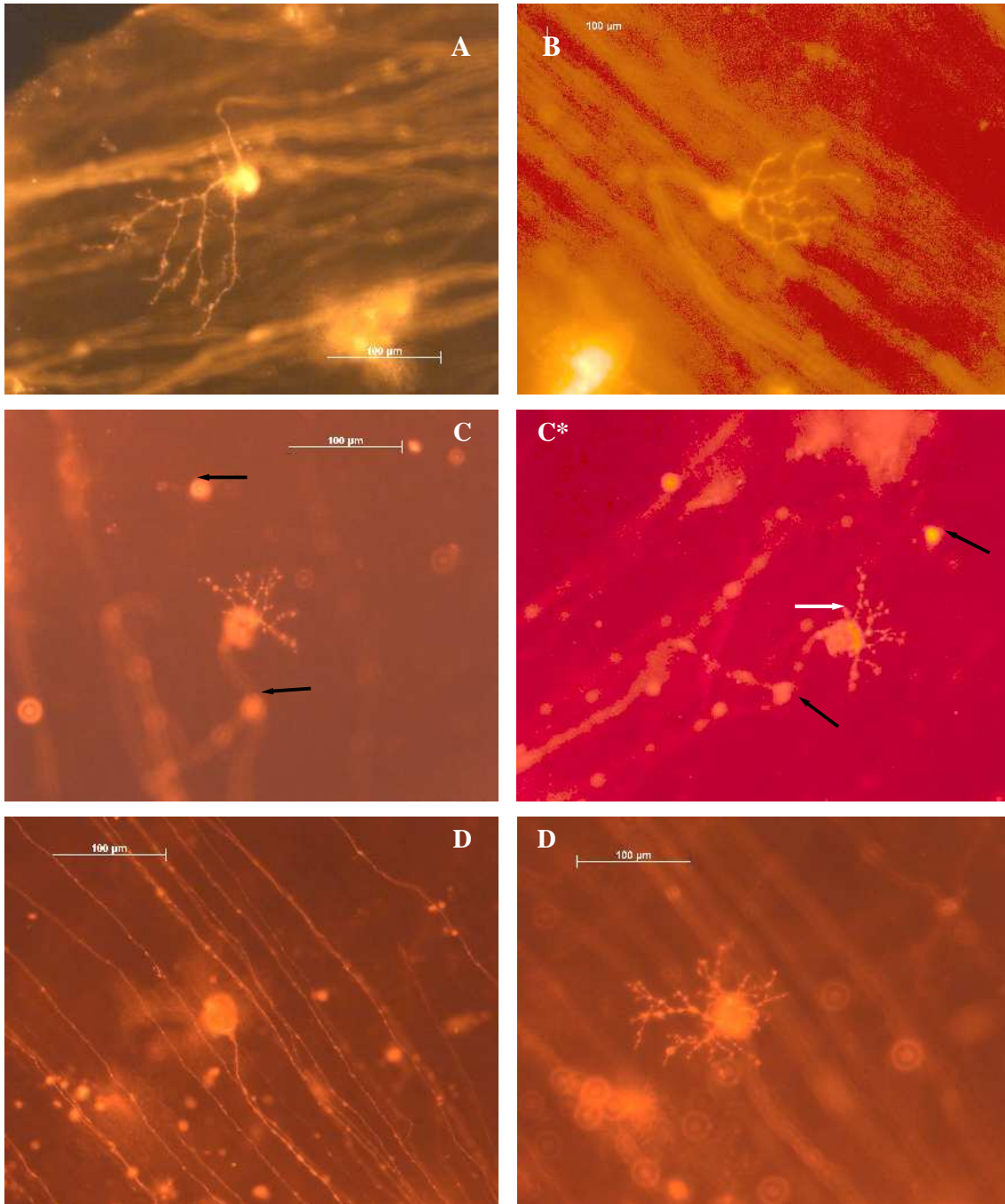
Midgetzelle **M/M*** hat einen primären Dendriten mit proximal v-förmigem Abgang. Daneben sind noch vereinzelt Dendriten zu erkennen, die direkt vom Zellkörper abgehen. Die gleiche Midgetzelle **M*** wurde ein Jahr später mit einer anderen Vergrößerung erneut aufgenommen. Es ist zu einer intensiven Darstellung weiterer Dendritenzweige (weißer Pfeil) und umgebender Strukturen gekommen.

3.4.4 Midgetzellen mit punktförmigem Abgang der primären Dendriten

Der Dendritenbaum geht bei dieser Midgetzellklasse (**A** bis **K**) in Form mehrerer primärer Dendriten aus einer punktförmigen Zellkörperstelle ab. Die Ausbreitung dieser primären Dendriten bestimmt die Morphologie der Dendritenbäume. Die Dendritenbäume zeigen in der Regel konzentrische, halbkreisförmige und elliptische Formen. Bei den halbkreisförmigen Dendritenbäumen liegt der Zellkörper meist grenzwertig am Dendritenbaum (**C**, **I** und **J**). Die halbkreisförmigen Dendritenbäume zeigen unterschiedlich lockere bis dichte Dendritenverzweigungen, oft mit gleichmäßiger Ausbreitung und Füllung der Fläche.

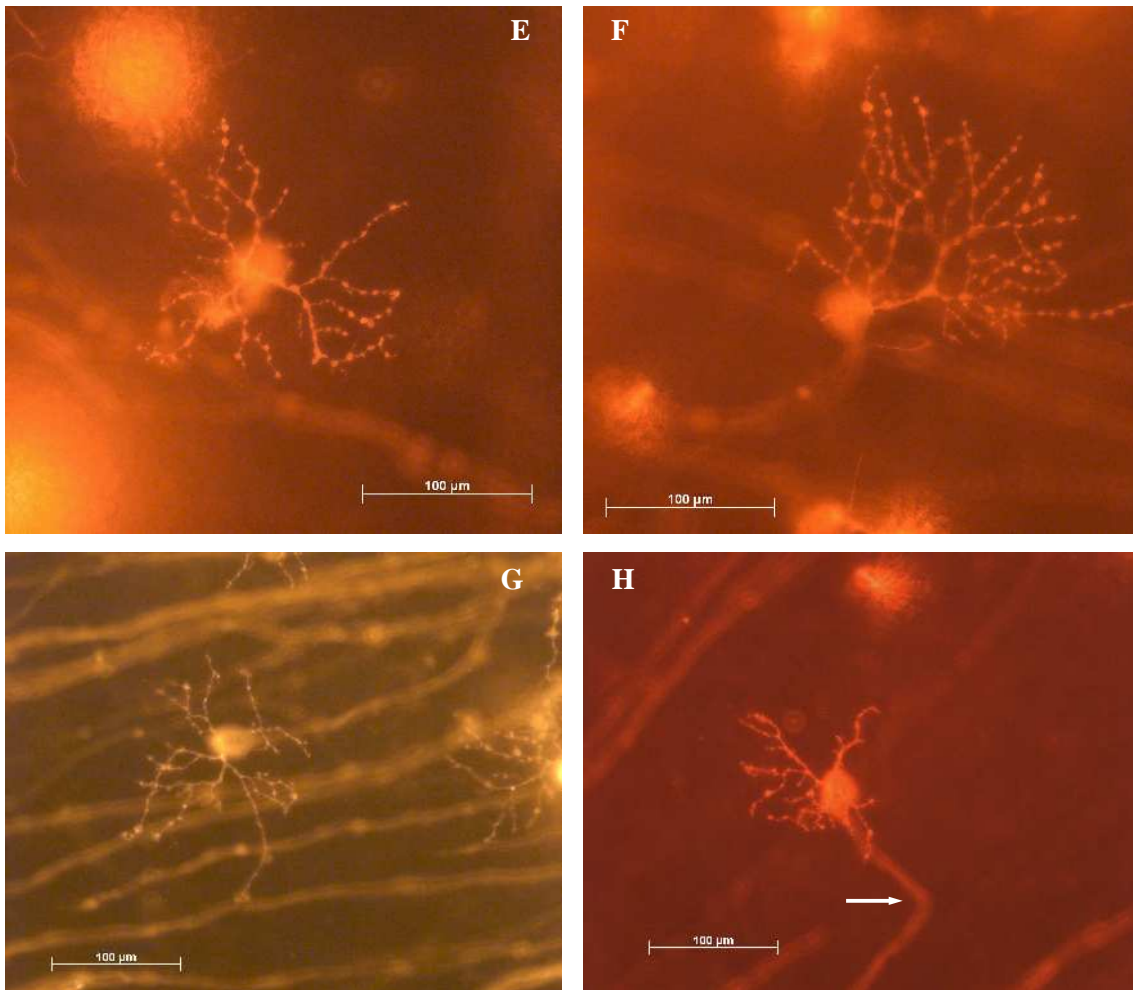
Bei den konzentrischen und elliptischen Formen der Dendritenbäume liegt der Zellkörper innerhalb der Dendritenbaumfläche mit unterschiedlich zentraler und peripherer Lokalisation (**D**, **E**, **G**, **H**, **I**, **K**). Die meisten Zellkörper haben eine ovale bzw. runde Form. Innerhalb der konzentrischen und ellipsenförmigen Dendritenbäume zeigen sich Areale mit dichter und solche ohne Verzweigung. Oft verzweigen die primären Dendriten dieser Midgetzellklasse gegenüber dem Axon am Zellkörper und in alle Richtungen um den Zellkörper. Die Dendritenbäume breiten sich dann vertikal, diagonal-vertikal, seitlich und horizontal aus sowie in Richtung Axon und damit Sehnervenkopf. Die Axone dieser Midgetzellklasse (**A** bis **K**) zeigen winkelförmige, rechtwinklige bzw. rechtwinklig-bogenförmige, s-förmige, gerade und wellige Verläufe. Die folgenden Ganglienzellabbildungen zeigen einige dieser besonderen Axonverläufe. Es ergab sich eine gewisse Schwierigkeit, einige dieser Midgetzellen eindeutig dieser Klasse zuzuordnen.

Nach Dacey (1993b) gehören die Midgetzellen dieser Klasse zu den „inner-stratified“ Midgetzellen; bei Kolb wurden sie als P2-Zellen beschrieben.



Die Midgetzellen **A** und **B** weisen eine gewisse Ähnlichkeit ihrer Dendritenbäume auf, haben aber eine unterschiedliche Orientierung der Dendritenbäume. Ihre Zellkörper sind rund. Das Axon nimmt bei **A** einen rechtwinklig-bogenförmigen Verlauf und zeigt bei **B** einen Knick um fast 180° im Verlauf.

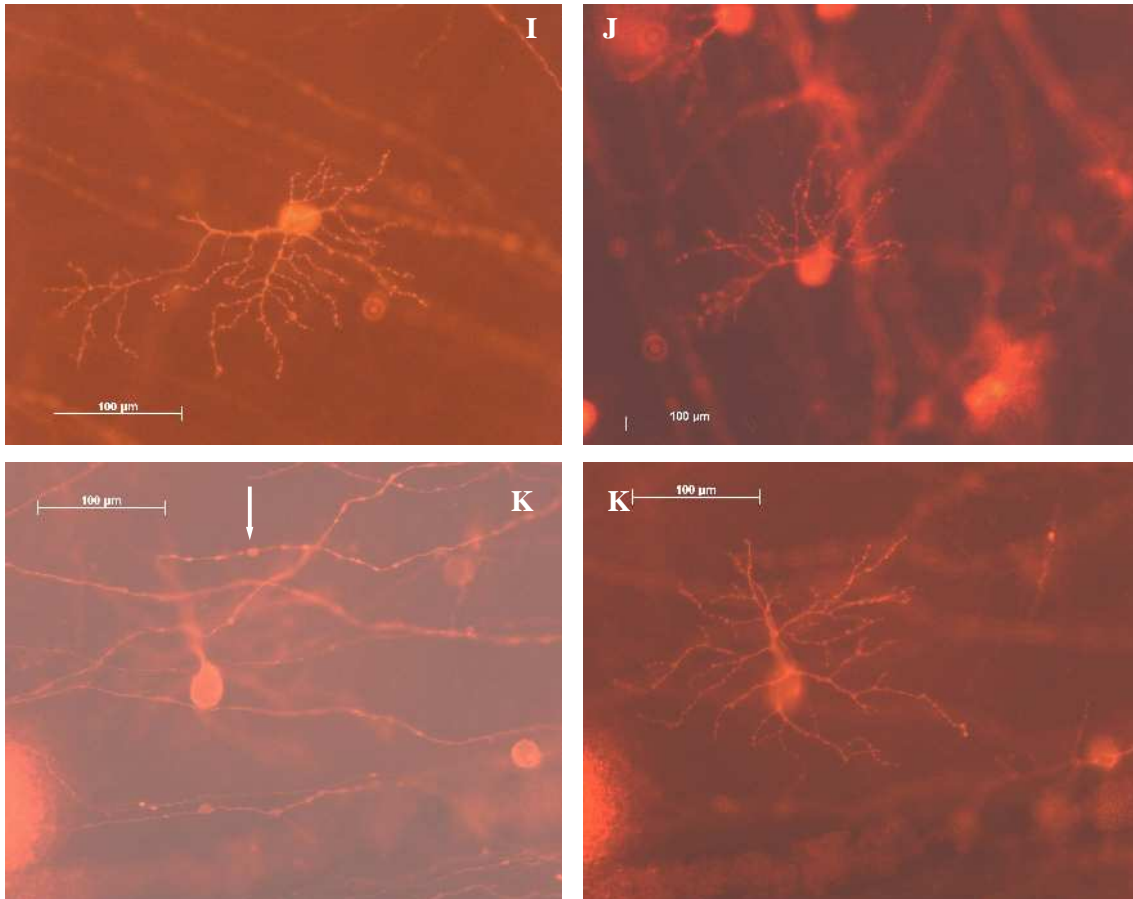
Die Aufnahme von Midgetzelle **C/C*** lässt einen s-förmigen Axonverlauf und einen ovalen Zellkörper erkennen, der eine Einsenkung hat. Dieselbe Midgetzelle **C*** wurde ein Jahr später erneut aufgenommen. Der Dendritenbaum dieser Midgetzelle **C*** zeigte nun minimale Veränderungen (weißer Pfeil). Es kam zur Darstellung weiterer retinaler Strukturen. Damit man die Bilder **C/C*** besser vergleichen kann, hat man zur besseren Orientierung, dies durch die schwarzen Pfeile gekennzeichnet.



Die Midgetzellen **D**, **E**, **G** und **H** haben konzentrische Dendritenbäume. Die Zellkörper liegen zentral innerhalb der Dendritenbäume. Die Dendritenbäume weisen einen punktförmigen Abgang vom Zellkörper auf. Innerhalb der Dendritenbäume kommen Areale mit dichter Verzweigung und solche ohne Dendritenzweige nebeneinander vor.

Die Ganglienzellen **G** und **H** sind nach Dacey (1993b) wahrscheinlich als „inner-stratified“ Midgetzellen zu klassifizieren. Die GZ **G** hat feine Dendritenzweige und einen zum Axon hin spitzen Zellkörper.

Das Axon der Ganglienzelle **H** bildet nach seinem Abgang vom Zellkörper in Richtung Sehnervenkopf eine rechtwinklige Abknickung (weißer Pfeil).



Die Midgetzellen **C** (s. Seite 58), **F** (s. Seite 59), **I**, **J** zeigen elliptische bis halbkreisförmige Dendritenbäume. Bei diesen kann der Zellkörper an den Dendritenbaum parazentral bis zentral liegen.

Die Midgetzellen **I** und **J** haben Dendritenbäume mit unterschiedlicher Orientierung.

Die Midgetzelle **K** zeigt einen Axon (weißer Pfeil), das eine horizontale Achse mit dem Zellkörper bildet. Dann zieht es mit einer kleinen Abknickung rechtwinklig in Richtung Sehnervenkopf. Der Dendritenbaum geht von der Seite des Zellkörpers ab, von der auch das Axon abgeht. Der Dendritenbaum verzweigt sich teilweise unter dem horizontal ziehenden Axonteil in alle Richtungen, so dass er einen konzentrischen Dendritenbaum bildet.

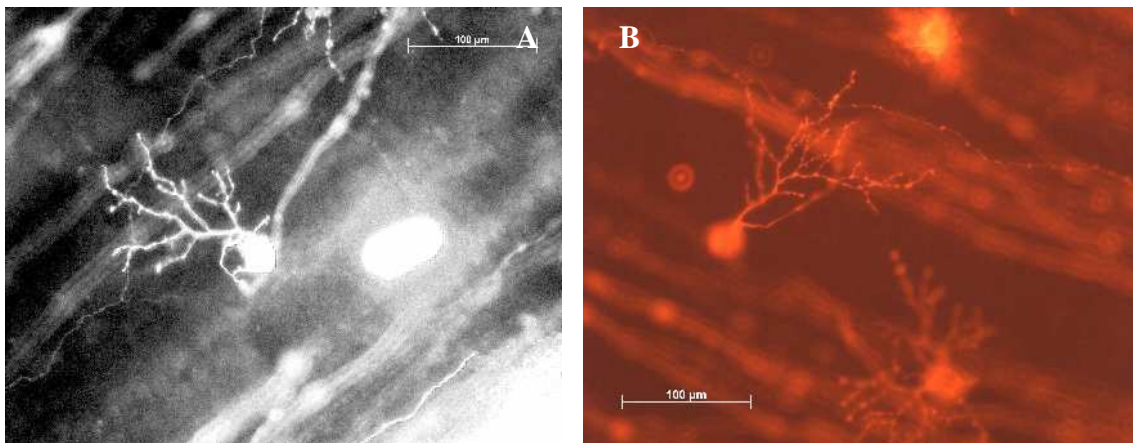
3.4.5 Midgetzellen mit Axonabgang vom primären Dendriten

Midgetzellen dieser Klasse haben häufig einen kurzen primären Dendriten, von dem das Axon abgeht. Das Axon und der primäre Dendrit können gleichzeitig auch von einer punktförmigen Stelle vom Zellkörper abgehen. Die Midgetzellen zeigen meist im Querschnitt unterschiedlich zarte bis kräftige primäre Dendriten (**A** bis **I**). Mit zunehmender Entfernung vom Zellkörper kommt es zu einer Abnahme des Querschnitts der primären Dendriten, die ein stärkeres Kaliber aufweisen.

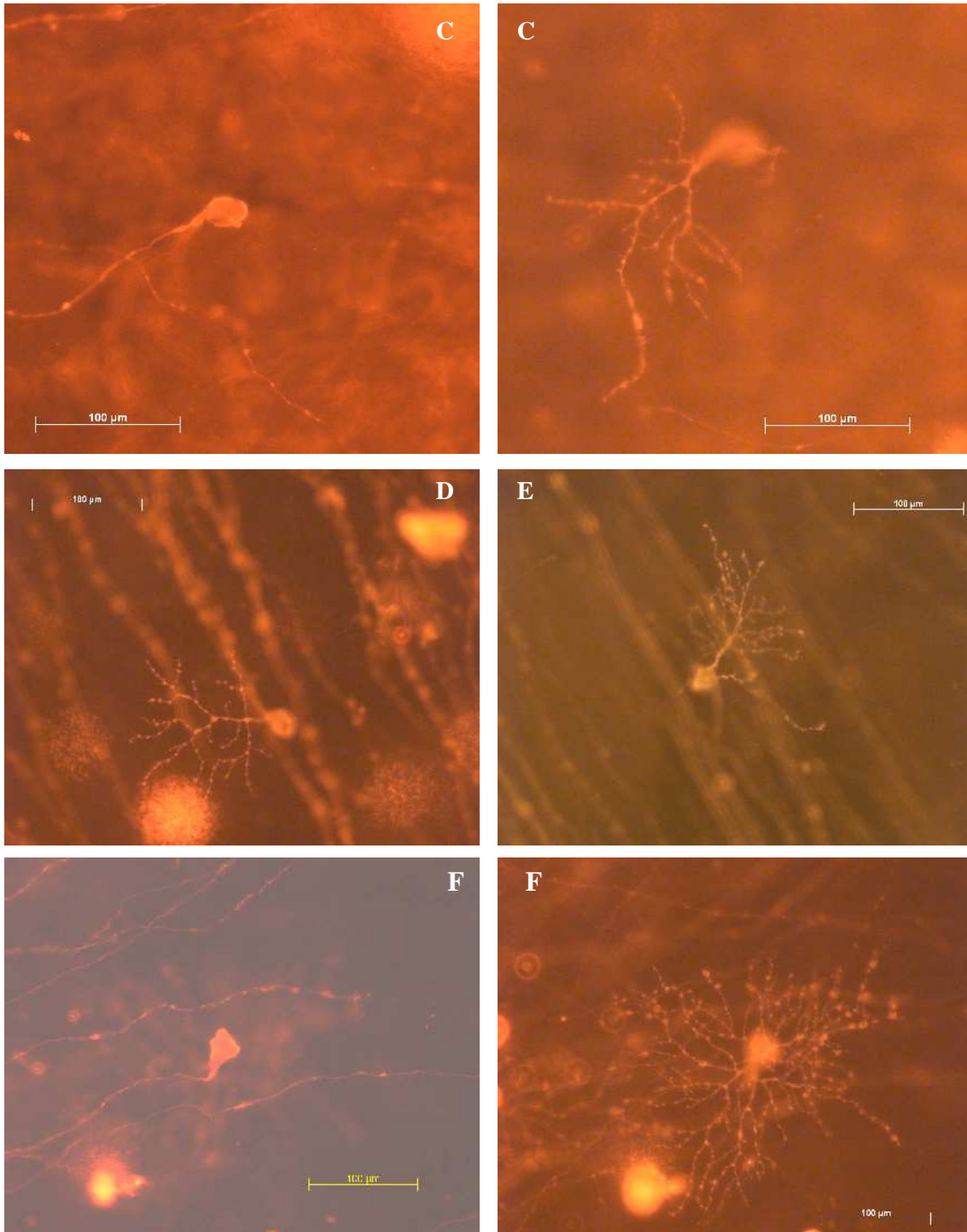
Die Dendritenbäume sind oft ellipsenförmig. Die Zellkörper liegen exzentrisch zum Dendritenbaum, können sich aber auch innerhalb der Dendritenbäume befinden (**F**).

Die Zellkörper haben ovale und runde Formen, die zum primären Dendriten hin spitz zulaufen. Die Dendritenbäume zeigen im Hinblick auf Axonverlauf und Zellkörper eine horizontale, vertikale, diagonale oder axonale Orientierung. Ihre Dendriten breiten sich gleichmäßig mit unterschiedlich dichter Verzweigung aus.

Die Morphologie der Zellkörper und der Dendritenbäume dieser Midgetzellklasse ist sehr variabel. Einige ähneln sich in der Orientierung der Dendritenbäume (**A** und **D**), der Verzweigungsmuster, der primären Dendriten und der Zellkörperform. Midgetzellen in dieser Klasse sind nach Dacey (1993b) sowohl als „inner-stratified“ als auch als „outer-stratified“ Midgetzellen zu betrachten. Bei Kolb et al. (1992) wurden sie unter den P2-Zellen und einige unter den M-Zellen beschrieben. Die weiter unten aufgeführten Ganglienzellabbildungen (**A** bis **I**) zeigen die oben genannten Merkmale dieser Midgetzellklasse.



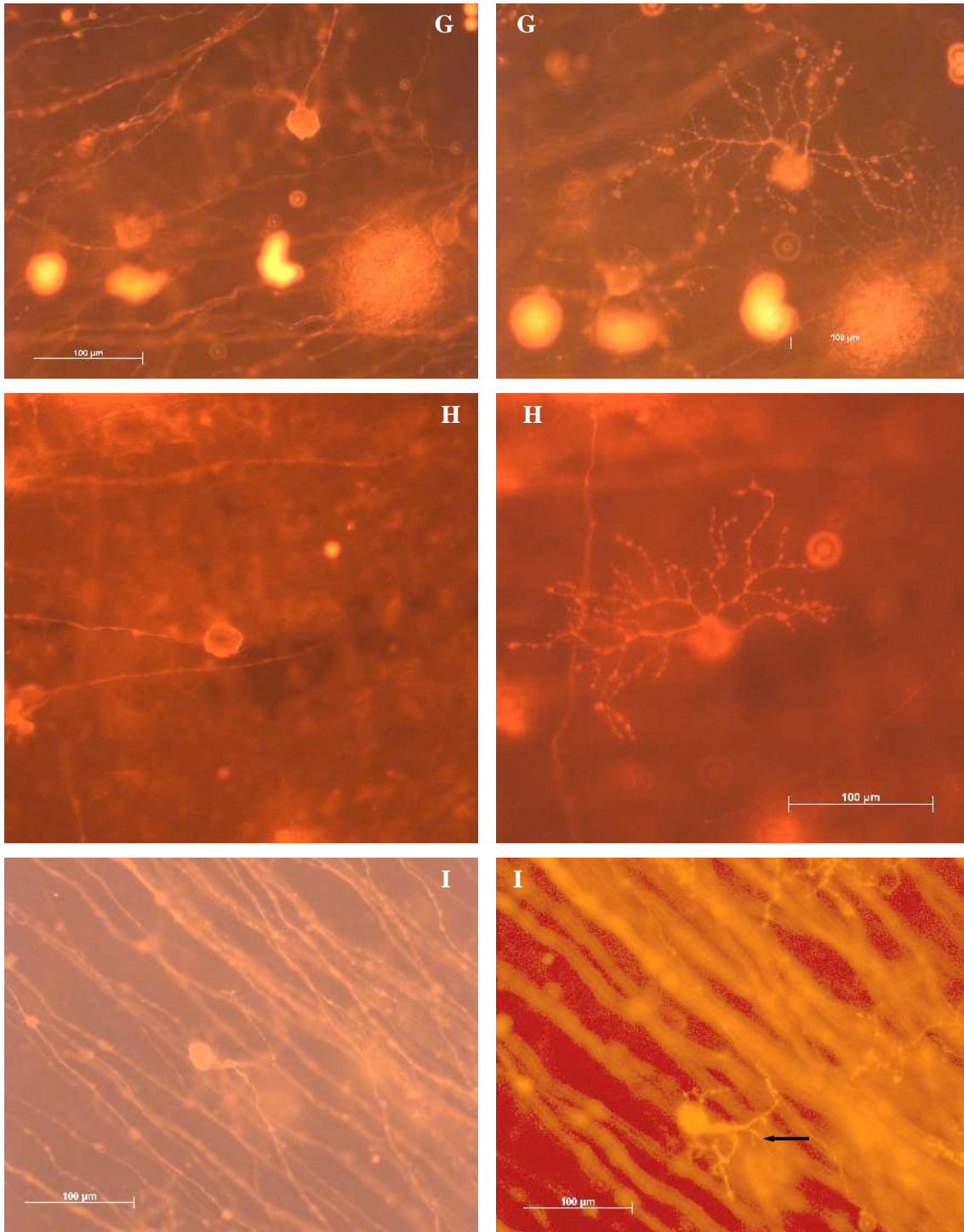
Das Axon der Midgetzelle **A** geht von der zum Sehnervenkopf abgewandten Dendritenseite ab und umläuft bogenförmig den Zellkörper und verläuft dann in Richtung Sehnervenkopf.



Die Midgetzellen **B** und **C** weisen eine gewisse Ähnlichkeit der Verzweigung und eine gleiche Orientierung ihrer Dendritenbäume auf. Die Midgetzelle **C** scheint aufgrund der größeren Varikositäten größere Dendritenzweige zu haben als die Midgetzelle **B**.

Im Hinblick auf den Axonverlauf zeigen die Midgetzellen **A** und **D** eine horizontale Orientierung ihrer Dendritenbäume.

Midgetzelle **F** hat einen sehr dicht verzweigten, konzentrischen Dendritenbaum. Der dreieckige, besonders zum Axon hin spitze Zellkörper liegt zentral innerhalb des Dendritenbaums. Solche GZ wurden bei Kolb et al. (1992) höchstwahrscheinlich als M-Zellen betrachtet.



Die Midgetzellen **F** und **G** stammen aus derselben Retina. Die Varikositäten an den Dendriten beider GZ ähneln sich. Sie sind unterschiedlich groß und unregelmäßig.

Die Dendritenbäume und die runden Zellkörper der Midgetzellen **G** und **H** ähneln sich. Ihre Dendritenbäume haben aber, im Hinblick auf den Axonverlauf, eine unterschiedliche Orientierung.

Die Midgetzelle **I** ist ein Beispiel für Ganglienzellen mit unvollständigem Dendritenbaum. Die abrupt endenden dicken sekundären Dendriten (schwarzer Pfeil) weisen kaum Dendritenzweige auf.

3.5 Morphologische Klassifikationen der Parasolzellen

Die Gruppe der Parasolzellen umfasst jene Ganglienzellen, die mindestens zwei bis mehrere primäre Dendriten haben, wobei diese von unterschiedlichen Stellen des Zellkörpers abgehen müssen. Die Parasolzellen wurden in dieser Studie unabhängig von ihrer Dendritenbaumgröße, aber meist unter Berücksichtigung der morphologischen Beschreibung und Darstellung von Parasolzellen durch andere GZ-Forscher ausgewählt (Dacey and Petersen, 1992; Kolb et al., 1992; Ghosh et al., 1996). In dieser Studie wurden die bei Kolb erwähnten „M-Zellen“, größere Ganglienzellen („large Parasol cells“) sowie die Ganglienzellen, die Polyak (1941) als „shrumb“, „small“, „diffuse“, „garland“, „giant“ und „displaced“ klassifizierte, den Parasolzellen zugeordnet.

Auch die sich in mehrere Ebenen verzweigenden Ganglienzellen dieser Gruppe wurden morphometrisch als Parasolzellen berücksichtigt. Bei diesen verzweigt sich der Dendritenbaum, der mehrere primäre Dendriten haben kann, sowohl in die Sublamina a als auch in die Sublamina b der IPL (Kolb et al., 1992; Dacey et al., 1994; Ghosh et al., 1996).

Wie die Midgetzellen wurden hier die Parasolzellen ebenfalls aufgrund ihrer primären Dendriten und besonders anhand ihrer Anzahl klassifiziert. Die Dendriten der Parasolzellen strecken sich meist radiär in der ihnen zur Verfügung stehenden Fläche und füllen diese oft gleichmäßig aus. Ganglienzellen mit diesem Verzweigungsmuster, mit gleichmäßiger Anordnung mehrerer primärer Dendriten, wurden von den meisten Forschern als Parasolzellen beschrieben. Dagegen wurden Ganglienzellen, die zwar mehrere primäre Dendriten hatten, deren Verzweigungsmuster aber ungleichmäßig war, die also Areale ohne Dendritenzweige kombiniert mit Arealen dichter Dendritenverzweigung aufwiesen, bei Dacey (1993b) als „inner-stratified“ Midgetzellen klassifiziert, von anderen Forschern jedoch als Parasolzellen klassifiziert (vgl. Thanos et al., 1991; Kolb et al., 1992; Ghosh et al., 1996).

Parasolzellen besitzen in der Regel elliptische und konzentrische Dendritenbäume. Der Zellkörper liegt meist innerhalb des Dendritenbaums und – bei jenen mit konzentrischen Dendritenbäumen – zentral innerhalb des Dendritenbaums. Einige Parasolzellen bilden asymmetrische Dendritenbäume. Bei diesen liegt der Zellkörper somit unterschiedlich bis exzentrisch innerhalb des Dendritenbaums. Die Morphologie der Dendritenbäume wird bestimmt vom Verlauf, von der Ausrichtung und vom Verzweigungsmuster der primären Dendriten. Viele Krümmungen sowie Abnicken kommen entlang der

Dendriten vor. Die morphologischen Parasolzellmerkmale werden bei den einzelnen Klassen weiter unten ausführlich aufgeführt.

Trotz dieser Klassifizierung zeigen die Parasolzellen weiterhin morphologisch eine solche Vielfältigkeit, dass es schwierig war, diese einheitlich zu beschreiben. Besonders bei den Parasolzellen reichen die Dendritenzweige tief in die Sublamina a, wo man gleichzeitig die Axone der Horizontalzellen betrachten kann.

Unter den Parasolzellen wurden ebenfalls einige Ganglienzellen gefunden, die sich in Zellkörperform, Zellkörpergröße, primären Dendriten, Dendritenbaumgröße und in der Dendritenbaumverzweigung sehr ähneln. Zu einer morphometrischen Unterklassifizierung reichen sie jedoch nicht aus.

Die Parasolzellen, die ausgeprägte „unterbrochene“ primäre, sekundäre und tertiäre Dendriten haben, wurden bei der morphometrischen Messung meistens nicht berücksichtigt. Ob diese Dendriten sich nicht mit DiI vollständig gefüllt haben, oder ob deren kontinuierliche Verbindung während des postmortal beginnenden Degenerationsprozesses unterbrochen wurde, kann man schließlich nur vermuten.

Mit der DiI-Färbung wurden also nicht alle Dendritenzweige dargestellt, da alle Dendritenzweige aller Zellen abrupt enden. Die abrupt endenden distalen Dendriten zeigen sehr unterschiedlich endende Querschnitte.

Die Bilder der aufgenommenen Ganglienzellen lassen weniger Dendritenzweige erkennen, als bei der mikroskopischen Untersuchung zu beobachten waren. Auch sehr dünne Dendritenzweige waren unter dem Mikroskop sichtbar. Diese wurden mit länger dauernder Fluoreszenz-Belichtung zum Teil ausgebleicht.

Des Weiteren kann man unter Berücksichtigung der Morphologie von Ganglienzellen, die innerhalb einer Retina benachbart waren und sich ähneln, davon ausgehen, dass eine komplette Darstellung der Dendritenbäume mit dieser Methode nicht möglich ist.

Dies erklärt und trägt auch zur mannigfaltigen Morphologie der GZ bei.

Unterschiede der morphometrischen Darstellung der Ganglienzellen sind ebenfalls Folge verschiedener Darstellungsmethoden bzw. gleicher Methoden durch mehrere Forscher.

3.5.1 Parasolzellen mit zwei primären Dendriten

Bei den Parasolzellen mit zwei gegenüber verlaufenden primären Dendriten liegt der Zellkörper meistens zentral zwischen den primären Dendriten und somit zentral innerhalb des Dendritenbaums. Bei jenen Parasolzellen, die zwei unterschiedlich große primäre Dendriten haben, liegt der Zellkörper entsprechend zwar innerhalb des Dendritenbaums, aber unterschiedlich vom Zentrum des Dendritenbaums entfernt.

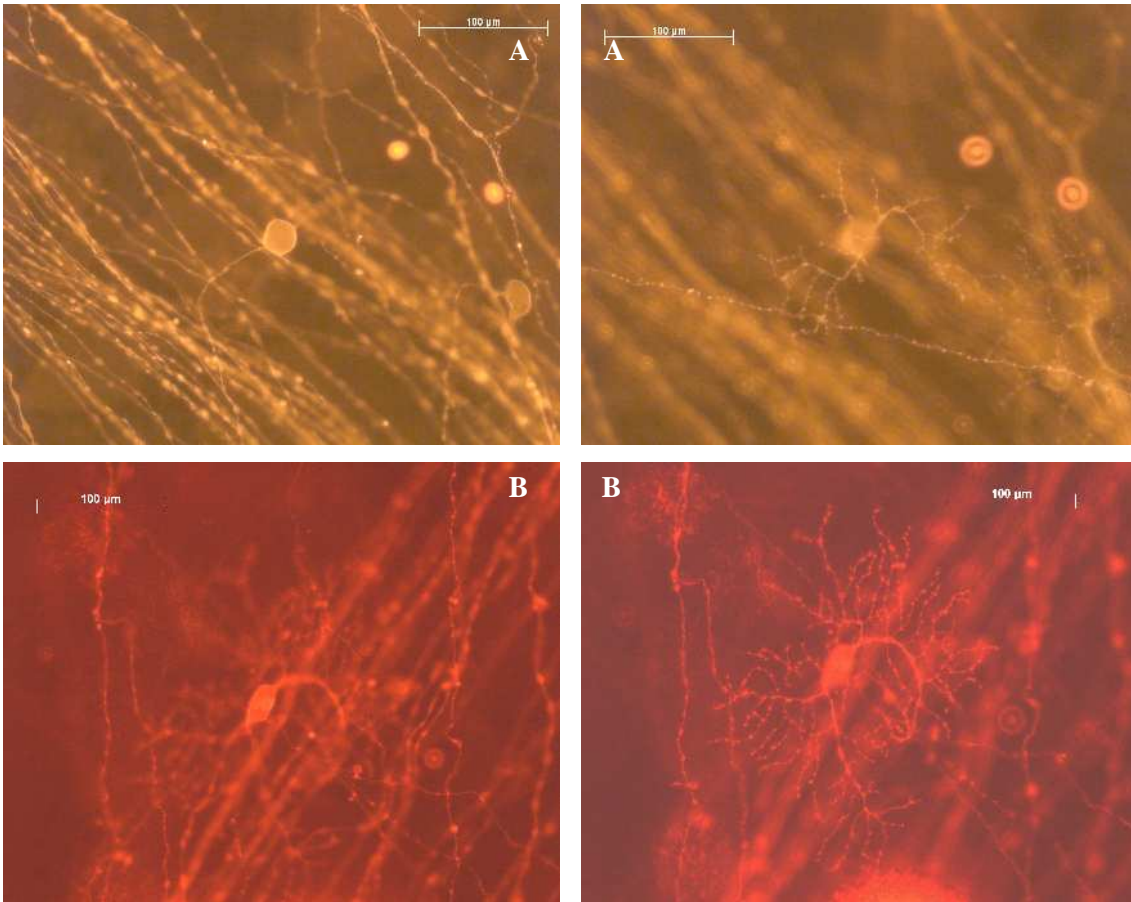
Die primären Dendriten können sich horizontal, vertikal im Hinblick auf Axon und Zellkörper gegenüberliegen und sich direkt an ihrem Abgang vom Zellkörper oder nach einer Strecke proximal zu beiden Seiten und unterschiedlich dicht in den Schichten der IPL verzweigen.

Die zwei primären Dendriten können sich auch spalierbaumartig, d. h. in einer Ebene, verzweigen. Sie können gerade gestreckt, bogenförmig und mit Abknickungen in dieselbe oder in entgegengesetzte Richtungen verlaufen und entsprechend verschiedene Verzweigungsmuster annehmen.

Einer der primären Dendriten kann kräftiger und somit dichter verzweigt sein als der andere. Es können zusätzlich feine Dendriten (**L**) vom Zellkörper abgehen. Diese werden aber nicht als primäre Dendriten berücksichtigt, da sie keine bzw. minimale Verzweigung zeigen.

Der Dendritenbaum zeigt im Hinblick auf Axon, Zellkörper und abhängig vom Verlauf und von der Ausrichtung der primären Dendriten eine horizontale, vertikale, unterschiedlich seitliche bis diagonale Orientierung (**A–W**). Des Weiteren variieren die Größen und Formen der Dendritenbäume und Zellkörper dieser Klasse erheblich, so dass hier zwar einige Parasolzellen mit sehr ähnlichen, charakteristischen Merkmalen gefunden wurden, aber die Mannigfaltigkeit bleibt erhalten.

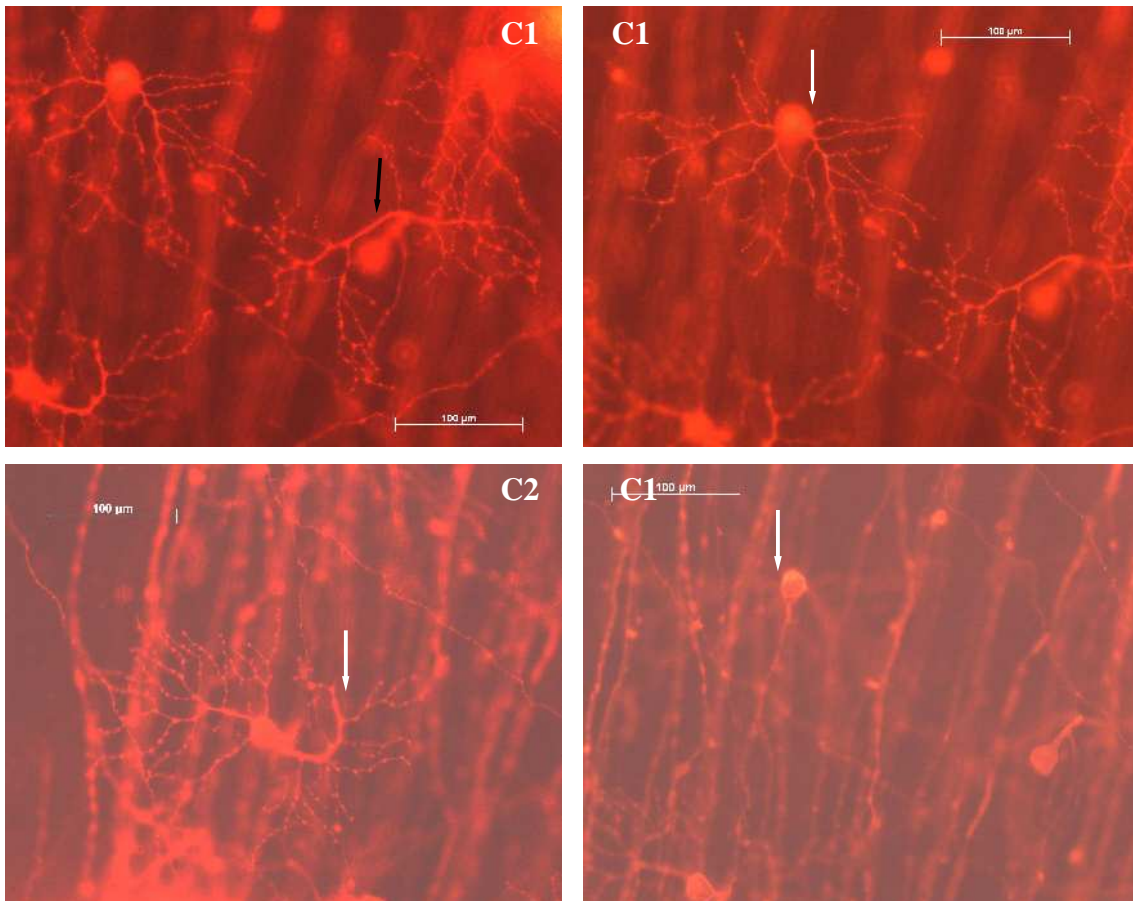
Das Axon kann auch bei diesen Parasolzellen von einem der primären Dendriten oder nah zu einem der primären Dendriten abgehen (**B, C1–D2, G, K** u. a.). Meistens geht es zwischen beiden Dendriten vom Zellkörper ab. Das Axon verläuft wellig, gerade und rechtwinklig gebogen, zeigt aber auch alle möglichen vorstellbaren Verläufe, die bereits oben unter der Beschreibung der Axone erwähnt wurden. Besondere Aufmerksamkeit verdienen die Ganglienzellen, die Axone haben, die zunächst peripher ziehen, um anschließend unterschiedliche Wendungen (bis 180° und mehr) zu machen, um so in Richtung Sehnervenkopf verlaufen zu können (**I, V**).



Die Parasolzelle **A** vom nasalen Quadranten hat zwei s-förmig gegenüberliegende primäre Dendriten, die diagonal zum Zellkörper und zum Axon verlaufen. Die primären Dendriten sind locker verzweigt. Der Zellkörper ist rund. Das Axon liegt seitlich parallel zum unteren s-förmig gebogenen primären Dendriten; es verläuft in rechtwinkligem breitem Bogen nach unten. Solche Zellen wurden bei Dacey (1993b) als „inner-stratified“ Midgetzellen betrachtet.

Die Parasolzelle **B** hat zwei gegenüberliegende primäre Dendriten, die sich jeweils direkt vom Zellkörper v-förmig verzweigen und bogenförmig diagonal bis vertikal zum Axon und Zellkörper verlaufen. Das Axon geht leicht wellig vom unteren Dendriten ab. Die gebogene Form der Dendriten solcher GZ kann ein Anzeichen für eine „unterbrochene Bewegung“ sein. Der Zellkörper ist länglich spindelförmig, d. h. er spitzt sich zu beiden primären Dendriten hin zu.

Ganglienzellen, wie auf der Aufnahme **B** und **C2**, haben wegen der gebogenen primären Dendritenform mit zugehörigem Zellkörper gewisse Ähnlichkeit miteinander. Diese GZ stammen aus dem superioren oder inferioren Retina-Quadranten.

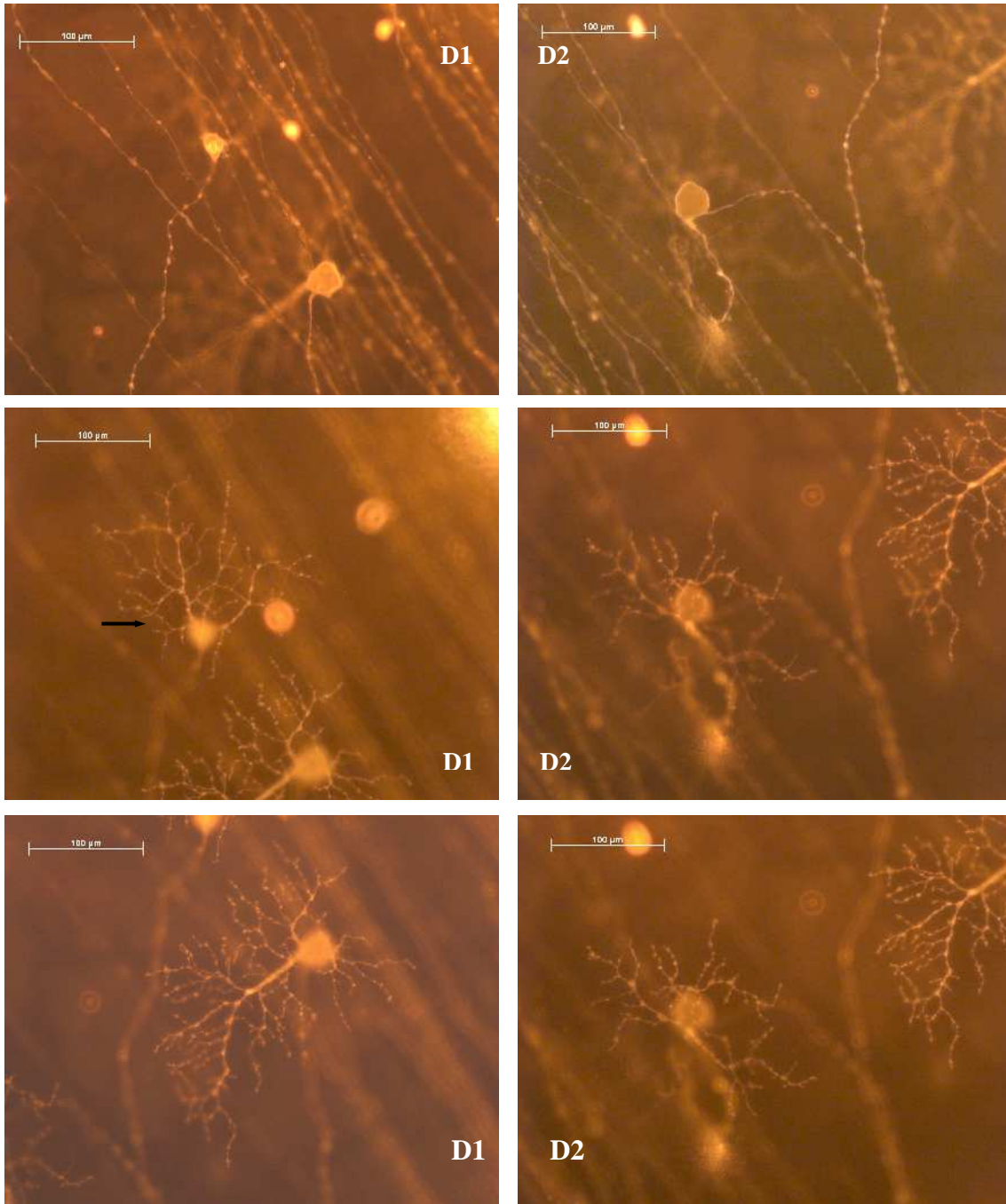


Diese Aufnahmen **C1/C2** zeigen benachbarte Ganglienzellen, die kaum Ähnlichkeit miteinander haben. Die Dendriten der GZ liegen in unterschiedlichen Ebenen der IPL. Charakteristisch für diese Ganglienzellen sind elliptische Dendritenbäume, in deren Mitte der Zellkörper lokalisiert ist.

Die periphere Parasolzelle **C1** oben (weißer Pfeil) hat zwei gegenüberliegende, nach horizontal unten verlaufende primäre Dendriten, die sich jeweils direkt, vom Zellkörper weg v-förmig verzweigen. Das Axon geht wellig vom Zellkörper ab und verläuft zwischen den Dendriten. Der Zellkörper ist oval und in der Dendritenbauebene größer und rund.

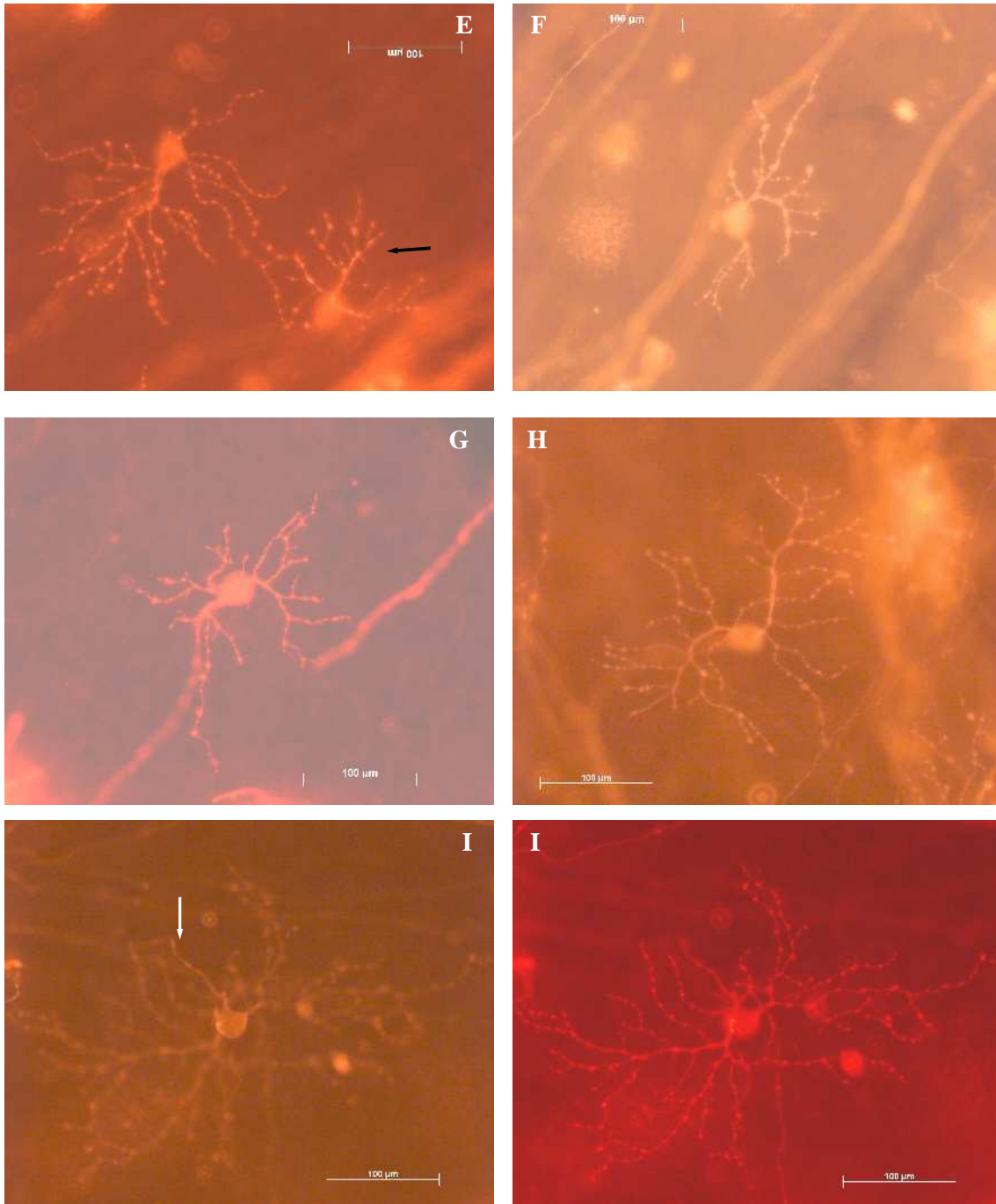
Die Midgetzelle **C1** (schwarzer Pfeil) hat einen ovalen, zum primären Dendriten hin spitzen Zellkörper. Der proximal unverzweigte primäre Dendrit hat ein großes Kaliber, von dem das Axon abgeht. Der Dendrit verzweigt sich über dem Zellkörper diagonal und horizontal in entgegengesetzte Richtungen. Eine Überlappung der Dendritenbäume kann zu der Überlegung verleiten, dass es zwischen solchen GZ „in vivo“ zu einer Interaktion kommt.

Die Parasolzelle **C2** hat zwei gegenüberliegende, horizontal verlaufende primäre Dendriten, die sich jeweils direkt an ihrem Abgang verzweigen. Der axonnahe primäre Dendrit verläuft bogenförmig und verzweigt sich nur an der konvexen Seite. An seinem distalen Ende hat er noch einen großen Querschnitt und scheint „unterbrochen“ (weißer Pfeil) zu sein. Das Axon geht direkt rechtwinklig vom gebogenen Dendriten ab und verläuft leicht wellig. Der ovale Zellkörper ist zum gebogenen primären Dendriten hin spitz und in der Dendritenbauebene größer und eingeschnürt.



Die Aufnahmen **D1**, **D2** und **E** zeigen Parasolzellen mit morphologisch ähnlichen und unterschiedlichen Dendritenbäumen und Zellkörpern nebeneinander. Die Dendritenbäume mancher dieser Ganglienzellen liegen in verschiedenen Ebenen der IPL.

Die Parasolzellen **D1** und **E** (schwarze Pfeile) haben zwei primäre Dendriten, die einen v- bis u-förmigen Winkel zueinander bilden. Distal können sie rechtwinklig gebogen in entgegengesetzte Richtung horizontal verlaufen (**D1**). Die primären Dendriten sind zu beiden Seiten dicht verzweigt. Das Axon liegt zwischen den beiden primären Dendriten und verläuft leicht wellig in Richtung Sehnervenkopf. Die übrigen Parasolzellen auf den Aufnahmen haben neben einem größeren, gut verzweigten primären Dendriten einen kleineren, weniger gut verzweigten primären Dendriten.

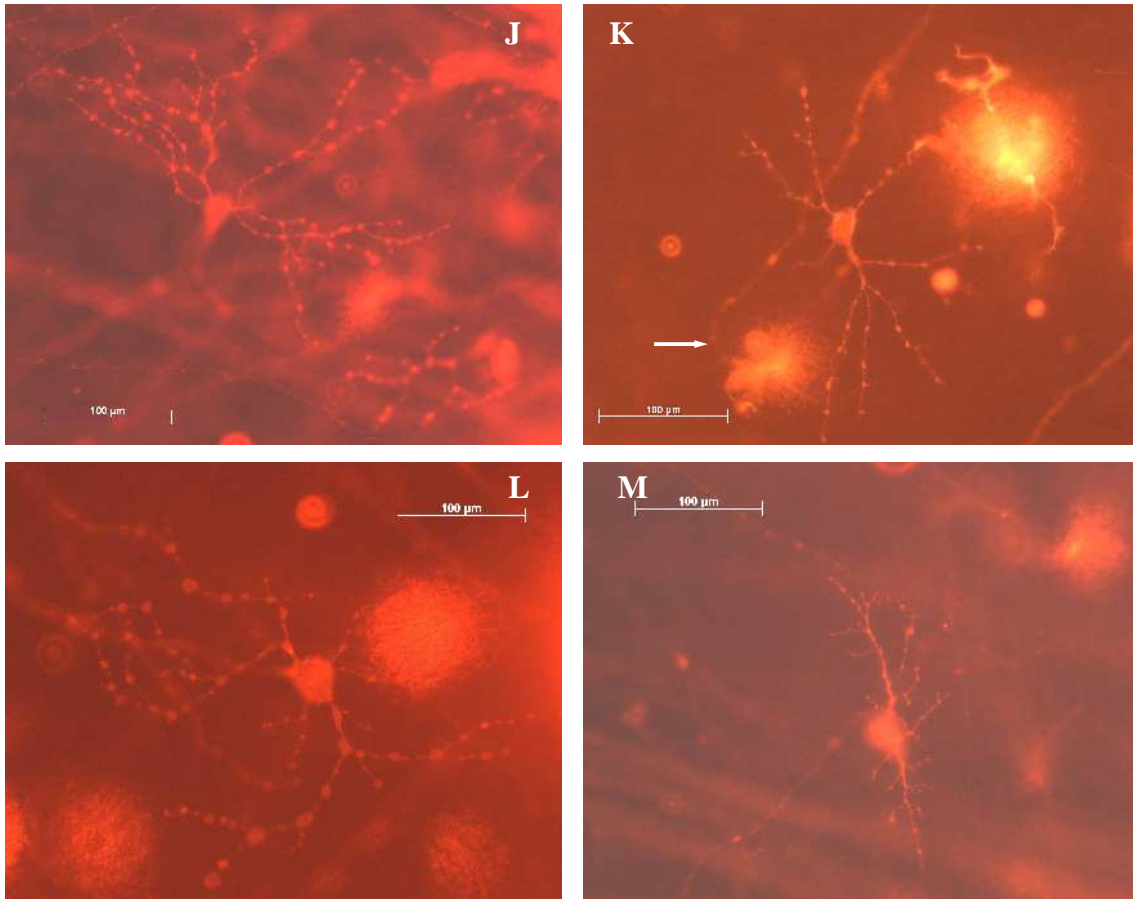


Die Parasolzellen **F**, **G** und **H** weisen aufgrund der Morphologie der primären Dendriten eine gewisse morphologische Ähnlichkeit auf. Sie haben ellipsenförmige Dendritenbäume mit unterschiedlicher Orientierung und mit einem in der Mitte lokalisierten Zellkörper. Der periphere primäre Dendrit verzweigt sich bei **F** und **G** nur an seiner konvexen Seite und verläuft bogenförmig seitlich zum Zellkörper und endet abrupt. Die Zellkörper von **F**, **G** und **H** sind oval.

Bei den Parasolzellen **G** und **H** geht das Axon nah an einem der primären Dendriten vom Zellkörper ab.

Das Axon der Parasolzelle **H** macht im weiteren Verlauf einen großen rechtwinkligen Bogen.

Die dicht verzweigte Parasolzelle **I** zeigt einen welligen Axon, der zunächst peripher zieht und dann mit einer schleifenförmigen Drehung (weißer Pfeil) weiter in Richtung Zellkörper und Sehnervenkopf verläuft.



Die Parasolzellen **J**, **K**, **L** und **M** haben zwei gegenüberliegende, verzweigte primäre Dendriten, die ellipsenförmige Dendritenbäume bilden, in deren Mitte der Zellkörper lokalisiert ist.

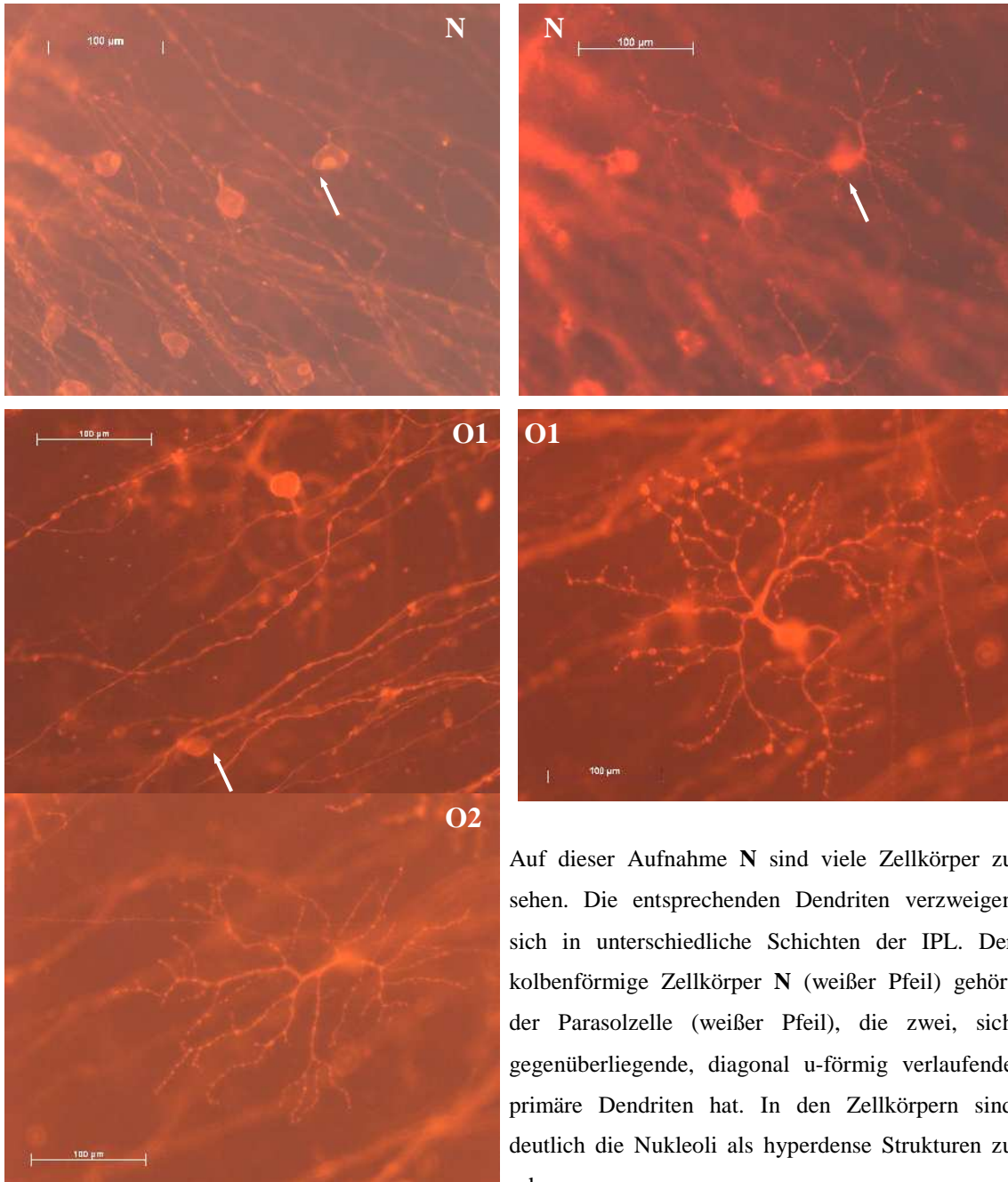
Die Parasolzelle **J** zeigt sehr längliche Dendritenzweige mit auffällig groben Varikositäten. Der kleine ovale Zellkörper liegt zentral zwischen den Dendriten und ist im Vergleich zu anderen Zellkörpern sehr klein.

Die Parasolzelle **K** hat zwei, sich gerade gestreckt gegenüberliegende primäre Dendriten, die sich proximal nach ihrem Abgang vom Zellkörper locker verzweigen. Das Axon (weißer Pfeil) geht von einem der primären Dendriten aus, zieht in die Peripherie und macht (büroklammerartig gebogen) eine 180°-Drehung, um in Richtung Sehnervenkopf zu ziehen.

Die Parasolzelle **L** zeigt zwei große, sich gegenüberliegende primäre Dendriten und zwei kleine, minimal verzweigte, sich gegenüberliegende Dendriten. Diese tragen – im Vergleich zu Ganglienzellen derselben Retina und zu anderen Retinae – große, gewölbte Varikositäten bzw. Schwellungen.

Die Parasolzelle **M** hat zwei, sich gegenüberliegende primäre Dendriten, die fast vertikal verlaufen. Die primären Dendriten haben zu beiden Seiten kleine feine Zweige.

Die Verläufe der Axone der Parasolzellen **I** und **K** stellen meines Erachtens eine Mobilitätsmöglichkeit der Ganglienzellen dar, sich innerhalb der Retinae zu bewegen, um damit ihre Position verändern zu können. Denn nach der Morphologie zu urteilen, unterliegen diese ständigen Veränderungen.

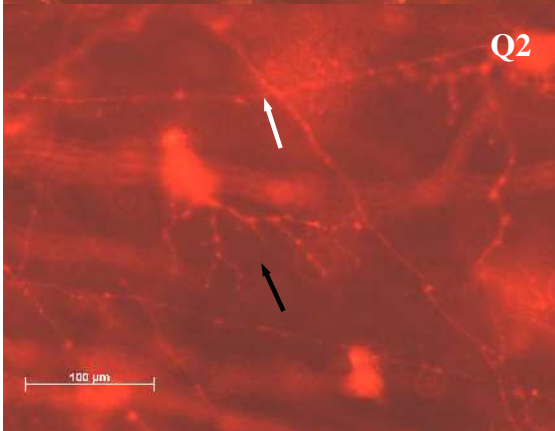
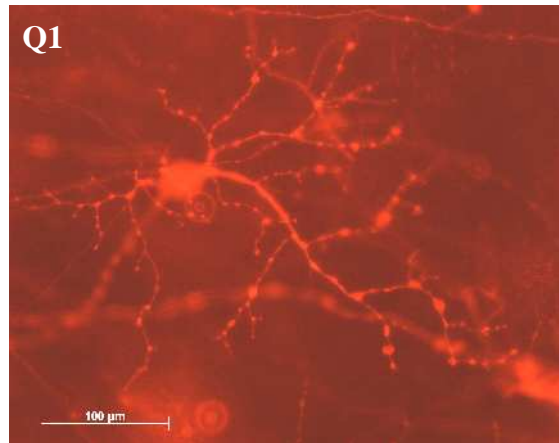
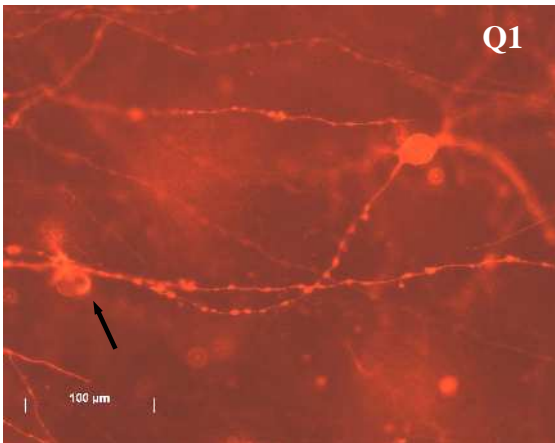
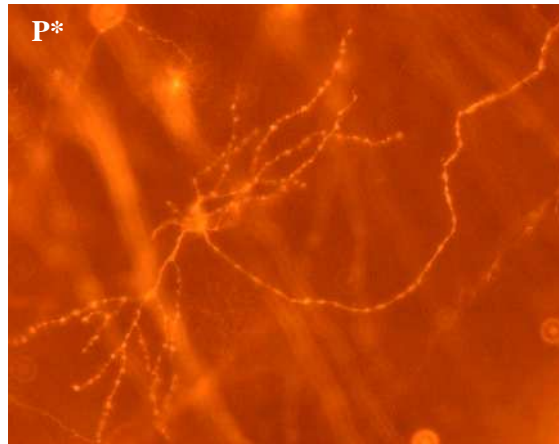
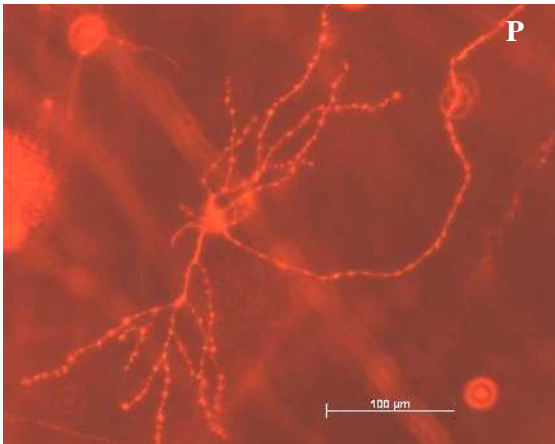


Auf dieser Aufnahme **N** sind viele Zellkörper zu sehen. Die entsprechenden Dendriten verzweigen sich in unterschiedliche Schichten der IPL. Der kolbenförmige Zellkörper **N** (weißer Pfeil) gehört der Parasolzelle (weißer Pfeil), die zwei, sich gegenüberliegende, diagonal u-förmig verlaufende primäre Dendriten hat. In den Zellkörpern sind deutlich die Nukleoli als hyperdense Strukturen zu sehen.

Die Parasolzellen **M** und **N** haben ähnliche Varikositäten und stammen aus derselben temporalen Retinaregion.

Die Aufnahmen **O1/O2** zeigen benachbarte Parasolzellen. Morphologisch unterscheiden sie sich im Hinblick auf Dendritenbaum und Zellkörper sehr voneinander. Beide zeigen eine dichte Verzweigung. Und bei beiden ist einer der primären Dendriten kräftiger ausgebildet.

Obwohl die Parasolzelle **O2** peripherer liegt als die Parasolzelle **O1** hat sie einen kleineren spindelförmigen Zellkörper (weißer Pfeil **O1**) und einen kleineren Dendritenbaum mit feineren Varikositäten.

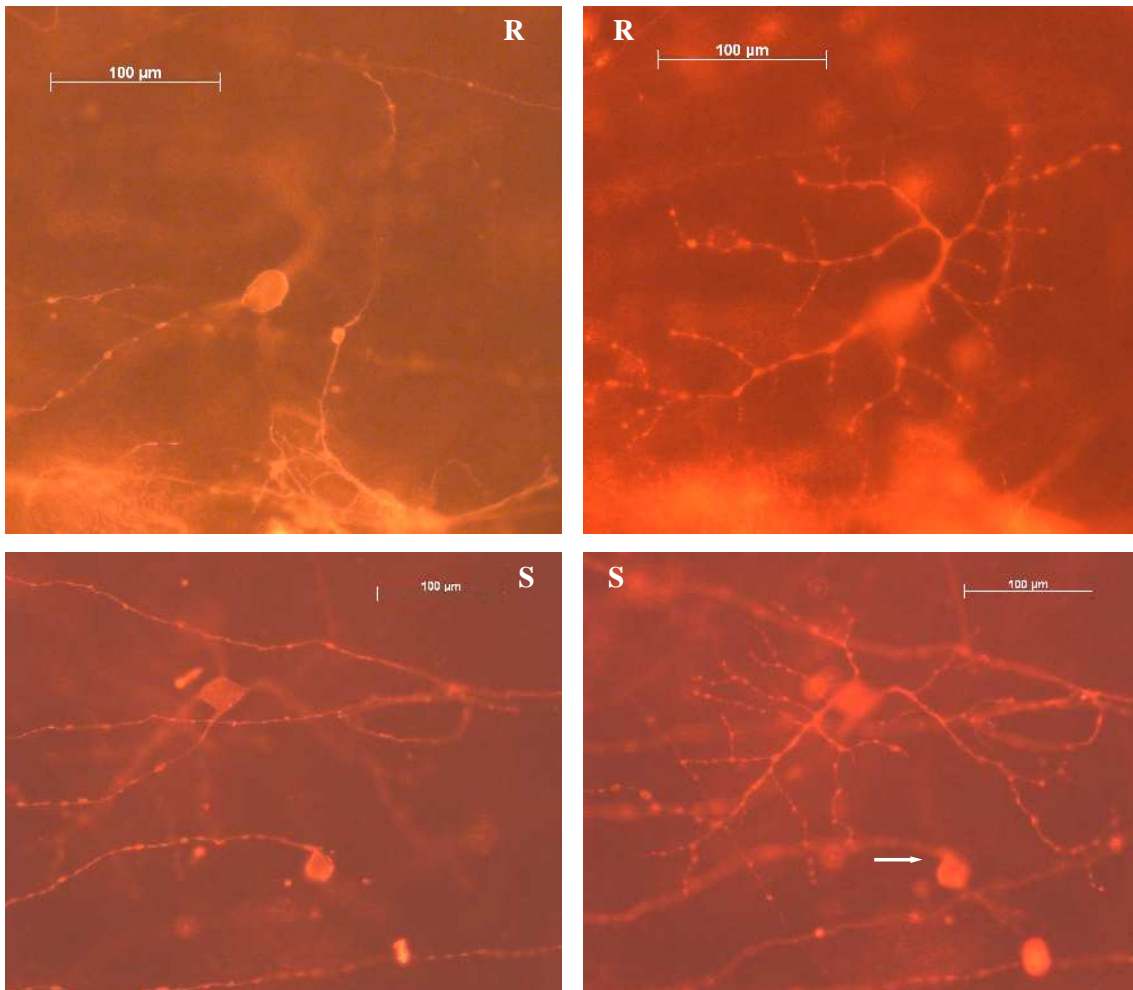


Die Aufnahmen **P/P*** zeigen dieselbe Parasolzelle. Abbildung **P*** wurde ein Jahr später aufgenommen. Sie zeigt keine Änderungen bezüglich Darstellung weiterer Dendritenzweige. Es kam aber zur weiteren DiI-Diffusion und somit zur Darstellung von umgebenden Strukturen.

Die Aufnahmen **Q1/Q2** zeigen eine Parasolzelle mit zwei unterschiedlich großen primären Dendriten und eine fragliche Midgetzelle **Q2** (schwarze Pfeile).

Die Dendritenverzweigung der Midgetzelle (**Q2**) erfolgt tief in der IPL. Auf **Q2** sind in der Dendritenbauebene die Horizontalzellaxone zu sehen (weißer Pfeil).

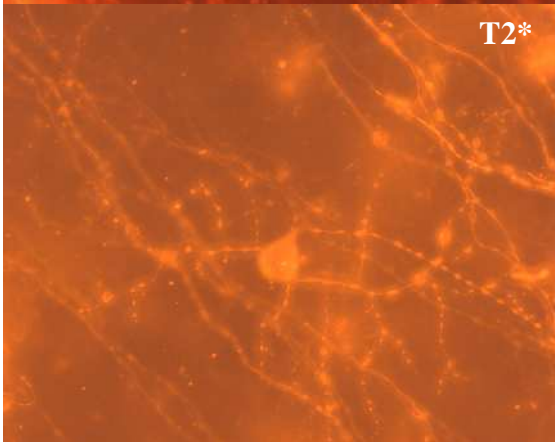
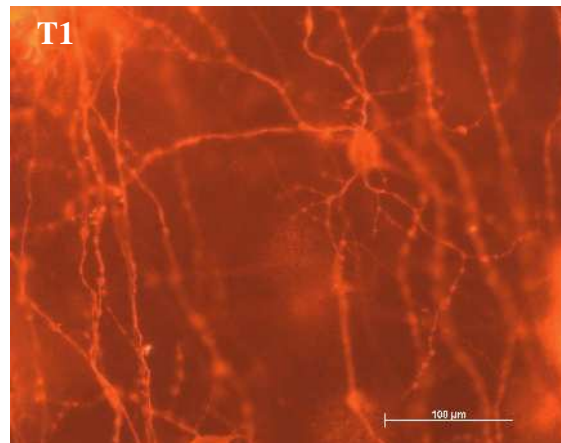
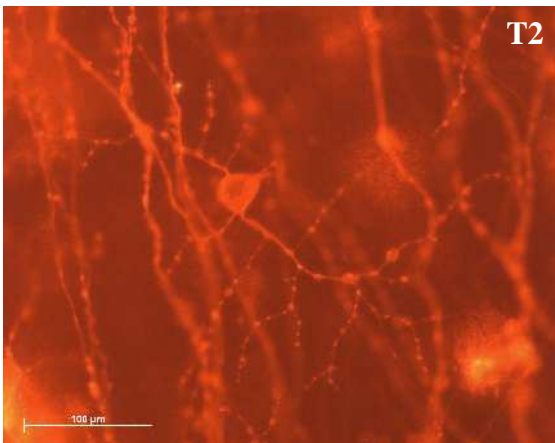
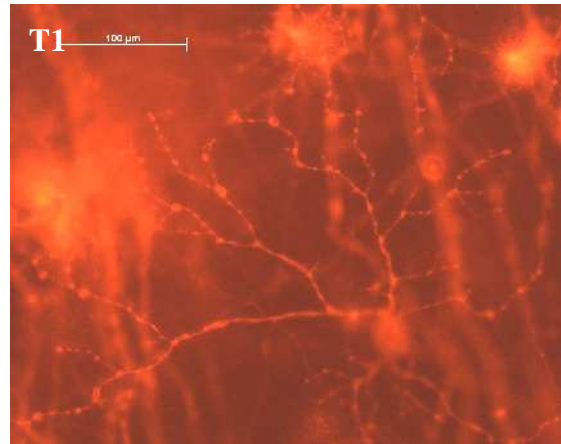
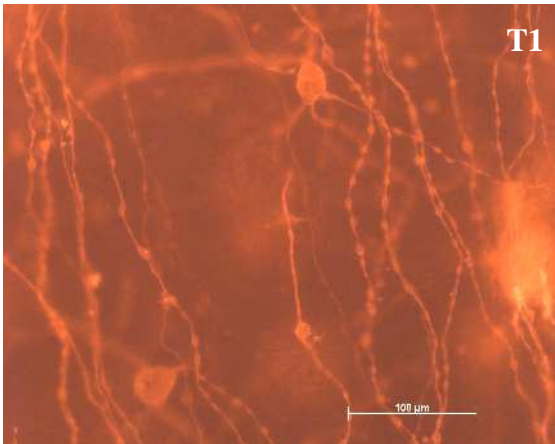
Die Parasolzellen auf **O1** und **Q1** zeigen eine gewisse Ähnlichkeit ihrer Dendritenbäume.



Die Aufnahme **R** zeigt eine Parasolzelle mit drei primären Dendriten. Zwei sich gegenüberliegende, gut verzweigte Dendriten und ein mittlerer Dendrit mit einzelnen Verzweigungen bilden den Dendritenbaum. Der peripher liegende Dendrit verläuft zunächst c-förmig und dann parallel zum anderen primären Dendriten. Der ovale Zellkörper ist zum Axon hin spitz.

Diese Parasolzelle **R** hat durch die Anordnung der primären Dendriten eine gewisse Ähnlichkeit mit der Parasolzelle **S**. Die Dendritenbäume haben dieselbe Orientierung.

Diese Aufnahme **S** zeigt eine Parasolzelle mit zwei, sich gegenüberliegenden und sich diagonal neigenden primären Dendriten. Ein kleiner primärer Dendrit liegt dazwischen, gegenüber dem Axonabgang. Der Zellkörper nimmt entsprechend der Abgänge der primären Dendriten und des Axonabgangs eine rautenartige Form an. Die benachbarte kleine Midgetzelle (weißer Pfeil) hat einen sehr kleinen primären Dendriten mit einer minimalen y-förmigen Verzweigung in zwei sekundäre Dendriten in einer tieferen Ebene der IPL. Sie hat einen fast ovalen kleinen Zellkörper. Sowohl bei der Parasolzelle als auch bei der Midgetzelle unterscheiden sich die Querschnitte der Axone nicht wesentlich voneinander.

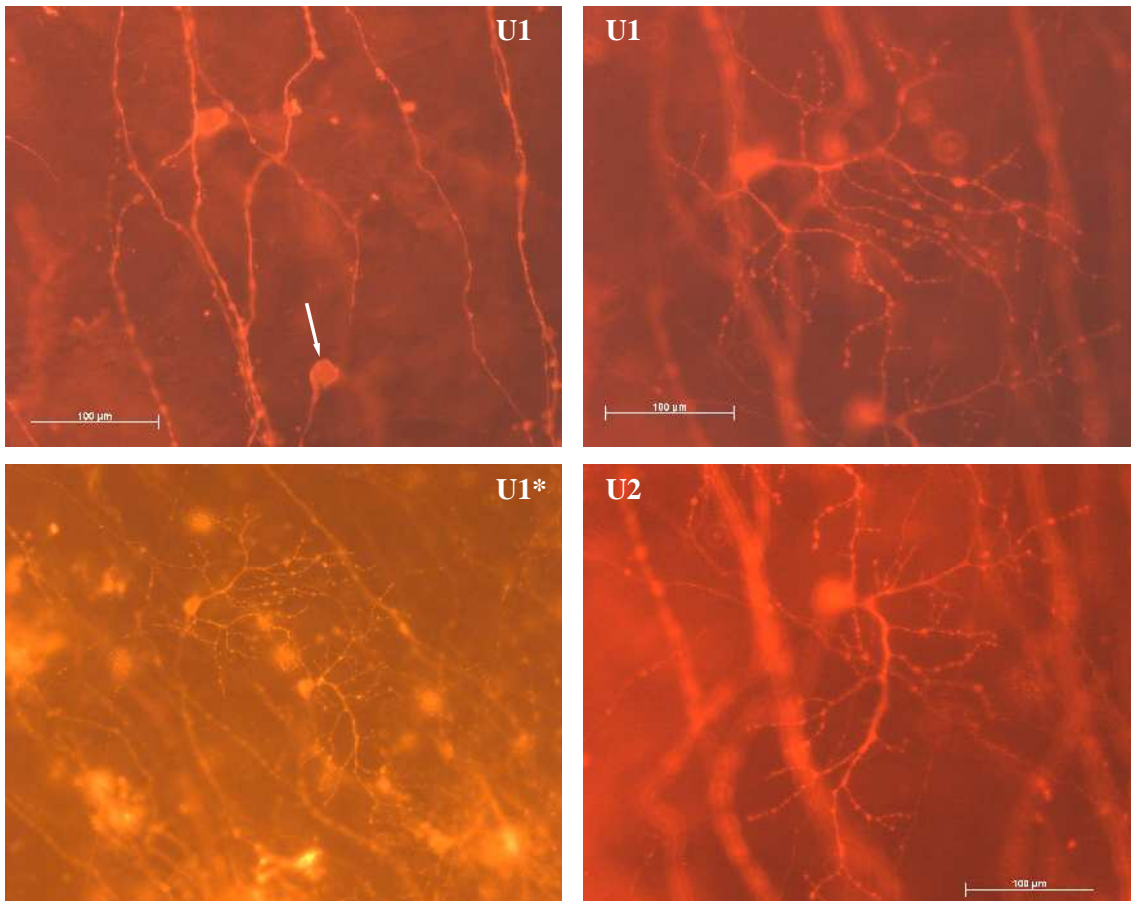


Die Aufnahmen **T1/T2** zeigen morphologisch sehr unterschiedliche Parasolzellen jeweils mit zwei primären Dendriten. Die Aufnahme **T1** oben links lässt die unterschiedliche Morphologie der Zellkörper erkennen. Die Axone der Ganglienzellen gehen zwischen beiden primären Dendriten vom Zellkörper ab.

Die Aufnahme **T1** zeigt eine Parasolzelle mit zwei, sich gegenüberliegenden primären Dendriten. Im Hinblick auf das Axon verzweigen sich die primären Dendriten vertikal; der größere primäre Dendrit verzweigt sich zusätzlich horizontal. Der Zellkörper liegt innerhalb des Dendritenbaums, parazentral.

Die Aufnahme **T2** zeigt eine Parasolzelle mit vertikaler bis diagonaler Orientierung der primären Dendriten im Hinblick auf das Axon. Der Zellkörper ist oval und zum Axon hin spitz. Er nimmt eine zentrale Lokalisation innerhalb des ellipsenförmigen Dendritenbaums ein.

Die Parasolzelle **T2*** wurde erneut ein Jahr später, mit gleichzeitiger Projektion des Dendritenbaums, des Zellkörpers und des Axons in einer Ebene, aufgenommen. Bei dieser Art mikroskopischer Aufnahme werden feine Strukturen an den sekundären Dendriten nicht vollständig dargestellt.



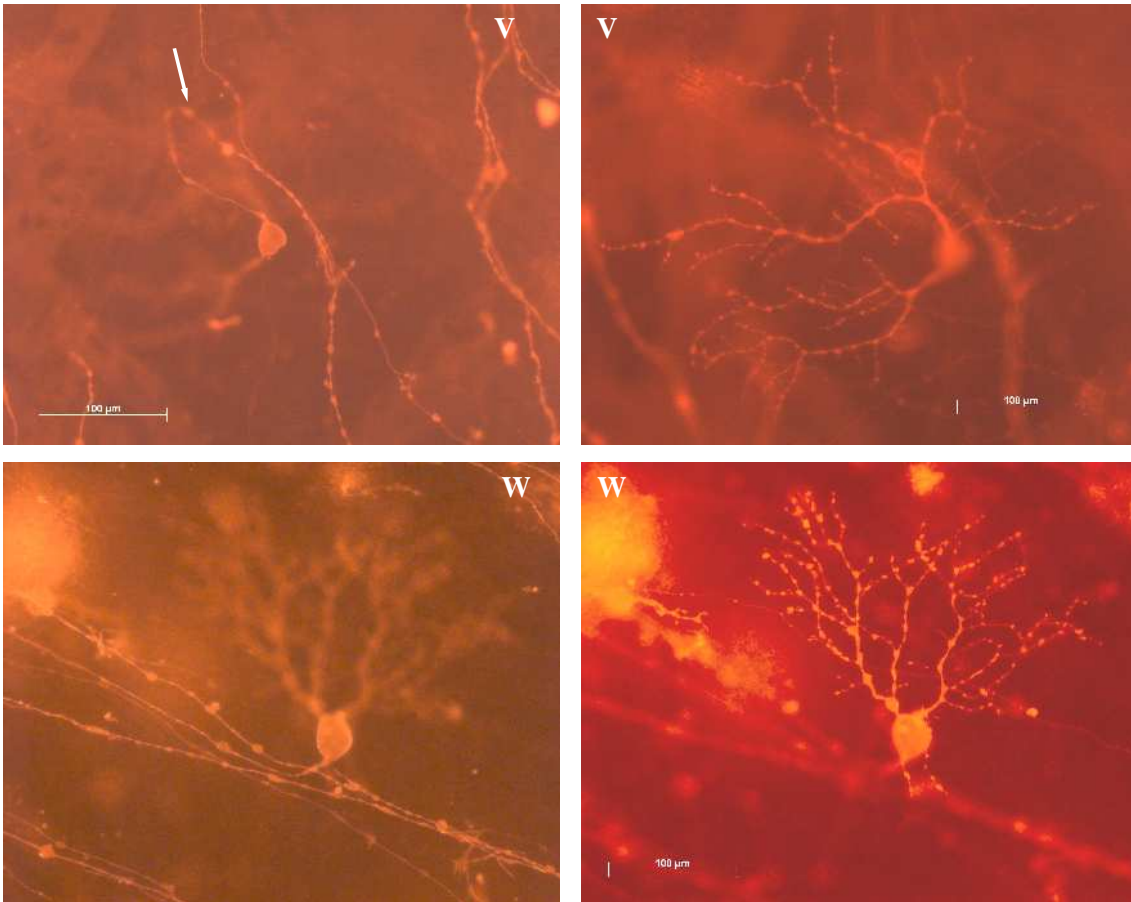
Die Aufnahmen **U1**, **U2** und **V** zeigen Parasolzellen aus derselben superioren/inferioren Retina-Region mit einer gewissen Ähnlichkeit der Dendritenbäume und eine Midgetzelle. Des Weiteren zeigen die GZ morphologisch ähnliche Schwellungen bzw. Varikositäten entlang der Dendriten und Axone.

Die Parasolzelle **U1** hat zwei, sich gegenüberliegende, in gleiche Richtung – im Hinblick auf das Axon diagonal-horizontal – verlaufende primäre Dendriten. Das Axon zieht gebogen in Richtung Sehnervenkopf. Der ovale Zellkörper ist zum Axon hin und in der Dendritenbauebene zu den primären Dendriten hin spitz.

Die Aufnahme **U2** zeigt eine periphere Midgetzelle, zentraler gelegen als die benachbarte Parasolzelle **U1**. Der primäre Dendrit ist zu beiden Seiten gut verzweigt und verläuft gebogen, parallel in Richtung Axon.

Der ovale Zellkörper der Midgetzelle **U1** (weißer Pfeil) liegt randständig außerhalb des Dendritenbaums.

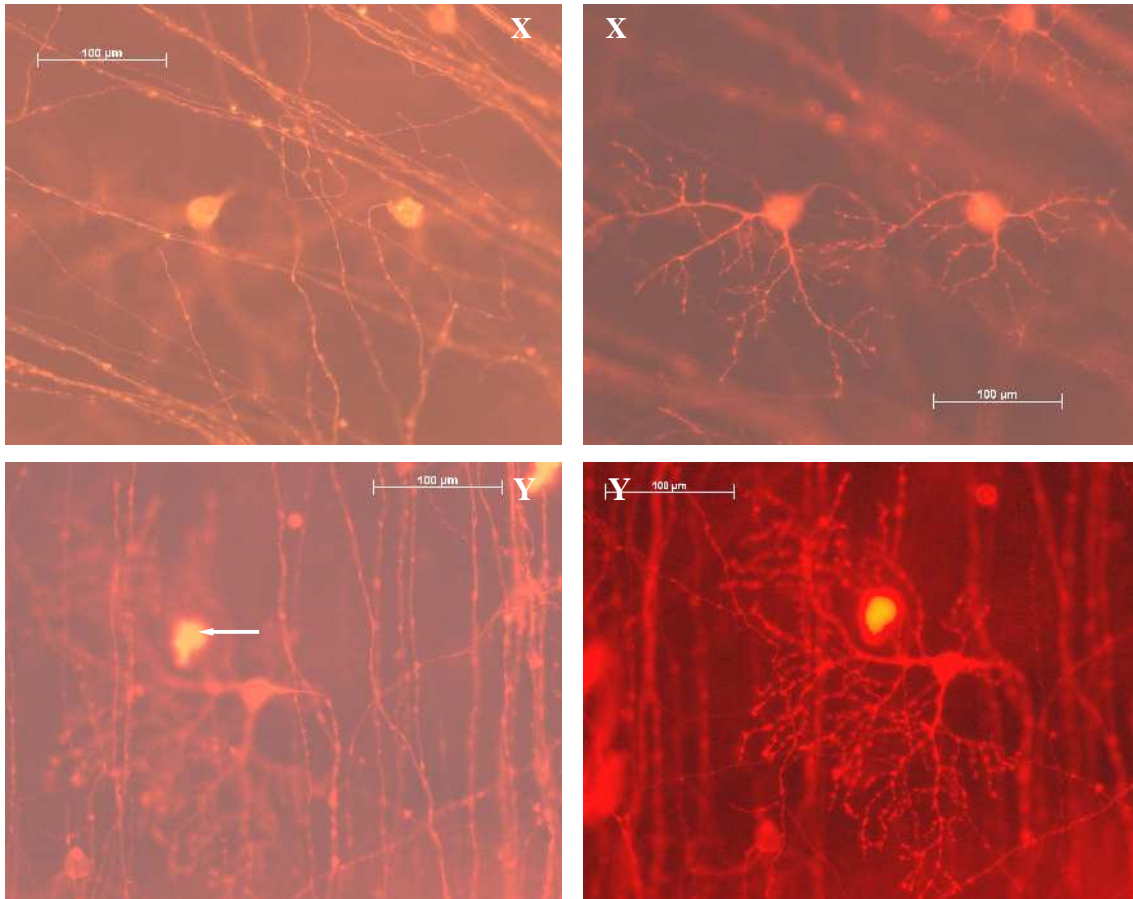
Die Aufnahme **U1*** wurde ein Jahr später mit einer anderen Vergrößerung gemacht und zeigt die Ganglienzellen der Aufnahmen **U1** und **U2**.



Die Parasolzelle **V** hat zwei, sich gegenüberliegende primäre Dendriten, die parallel gebogen in dieselbe Richtung ziehen. Der Dendritenbaum ist horizontal orientiert. Das Axon zieht vom peripheren primären Dendriten (weißer Pfeil) zunächst diagonal-vertikal in die Peripherie, macht dann eine bogenförmige Schlaufe, um nach unten in Richtung Zellkörper und Sehnervenkopf zu ziehen. Der dreieckige Zellkörper spitzt sich zum unteren primären Dendriten und zum Axon hin zu.

Parasolzelle **W** zeigt zwei kräftige primäre Dendriten, die sich spalierbaumartig, d. h. in einer Ebene, dicht verzweigen. Die Form des Zellkörpers passt sich dem Verlauf der primären Dendriten an; sie ist teils kantig, teils oval. Der Dendritenbaum ist in eine Richtung horizontal-diagonal orientiert.

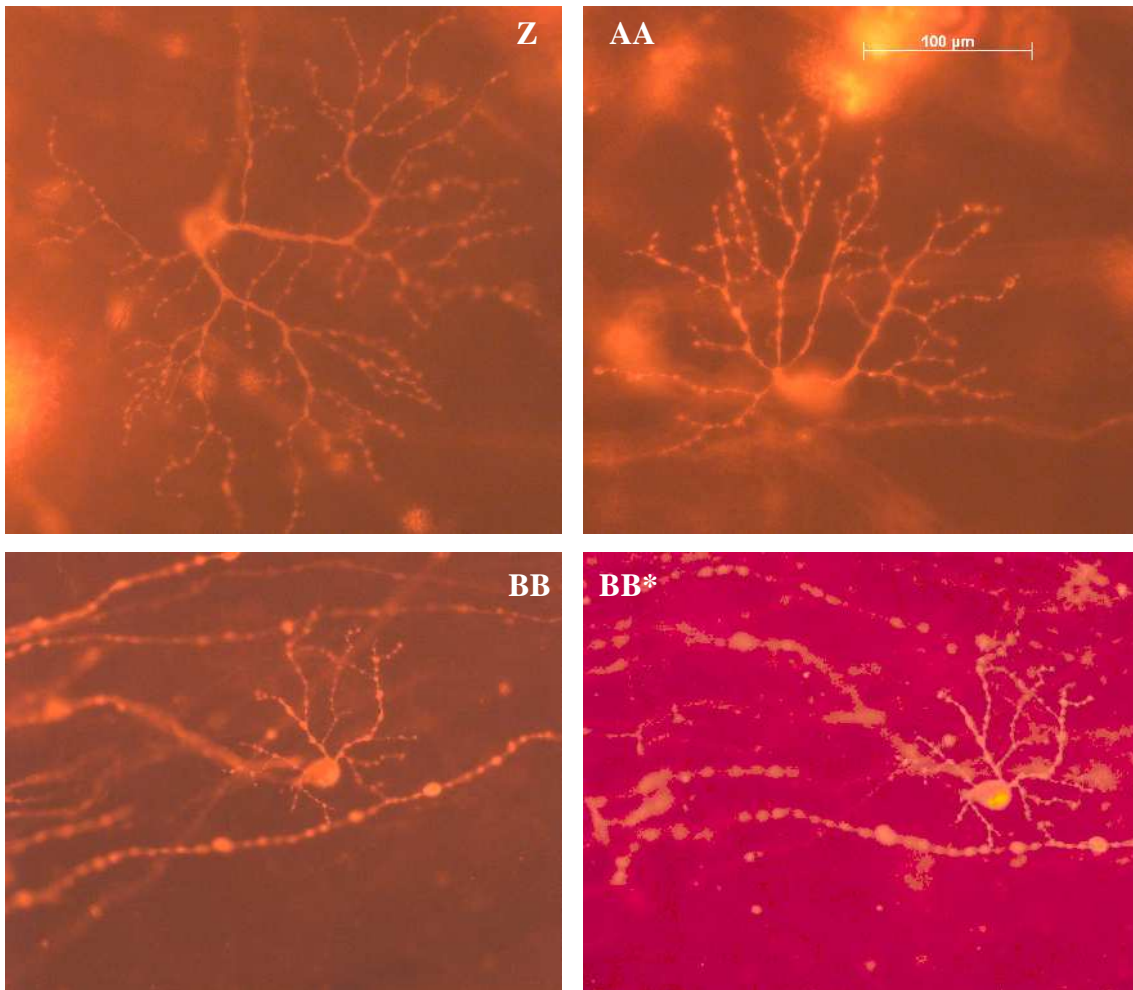
Die Parasolzellen auf diesen Aufnahmen **W**, **Y** und **Z** weisen eine gewisse Ähnlichkeit ihrer primären Dendriten und ihrer sekundären Dendriten auf, trotz unterschiedlicher Größe der Dendritenbäume. Die Aufnahme **W** und **Z** sind aus derselben Retina gemacht.



Die Aufnahme **X** zeigt zwei benachbarte Parasolzellen, deren Zellkörper im Hinblick auf ihre Axone in entgegengesetzte Richtungen orientiert sind. Einer der primären Dendriten der Parasolzelle (mit insgesamt drei primären Dendriten) überlappt mit der benachbarten Parasolzelle. Dies weist auf GZ-Kontakte hin und dient vermutlich der Informations-Übertragung. Berücksichtigt man eine gewisse morphologische Änderung der Dendriten an, lässt sich eine Ähnlichkeit der Ganglienzellen erkennen. Die Parasolzellen haben feine Varikositäten entlang ihrer Dendriten und Axone.

Die Parasolzelle **Y** vom superioren/inferioren Quadranten hat zwei primäre Dendriten, die einen v-förmigen Winkel zueinander bilden. Die primären Dendriten sind dicht verzweigt und haben eine gleichmäßige Verteilung. Der Zellkörper ist zu beiden Dendriten und zum Axon hin spitz. Das Axon liegt zwischen den beiden primären Dendriten und verläuft in rechtwinkligem Bogen in Richtung Sehnervenkopf parallel zum vertikal verzweigten primären Dendriten. Ein DiI-Kristall (weißer Pfeil) bedeckt teilweise einige sekundäre Dendriten.

Die Ganglienzellen **X** und **BB** sind nach Dacey (1993b) wahrscheinlich als „inner-stratified“ Midgetzellen zu klassifizieren.



Die große Parasolzelle **Z** hat zwei kräftige und dicht verzweigte primäre Dendriten, die sich in unterschiedliche Schichten der IPL verzweigen und die entsprechende Fläche fast gleichmäßig bedecken. Einer dieser primären Dendriten verzweigt sich diagonal bis vertikal gegenüber dem Axonabgang, der andere verläuft zunächst horizontal, dann bogenförmig parallel zum Axon in Richtung Sehnervenkopf.

Die Aufnahme **AA** zeigt eine Parasolzelle mit zwei primären Dendriten, die von einem ovalen, zum Axon hin spitzen Zellkörper abgehen. Die primären Dendriten gehen gegenüberliegend von einer Seite des Zellkörpers ab, verlaufen dann parallel horizontal-diagonal in dieselbe Richtung und füllen die Fläche beinahe gleichmäßig. Der peripher abgehende primäre Dendrit ist weniger großflächig verzweigt.

Parasolzelle **BB** zeigt zwei unterschiedlich große primäre Dendriten. Der Zellkörper liegt entsprechend parazentral innerhalb des Dendritenbaums. Die Aufnahme **BB*** wurde ein Jahr später (Aufbewahrung der Retina bei Raumtemperatur) erneut aufgenommen: Es ist zu einer sehr intensiven Anfärbung von umgebenden Strukturen gekommen, nicht jedoch zur Darstellung zusätzlicher Dendritenzweige.

3.5.2 Parasolzellen mit drei primären Dendriten

Ganglienzellen dieser Parasolzellklasse (**A** bis **V**) haben sehr variable Anordnungen und Verläufe der drei primären Dendriten. Meist zeigen die primären Dendriten eine radiäre Anordnung (**A**, **B**, **E**) um den Zellkörper.

Die drei primären Dendriten, die sich radiär um den Zellkörper verzweigen, füllen die umgebende Fläche (**G**, **J**, **K**, **M**, **O**) beinahe gleichmäßig aus. Ihre Dendritenbäume weisen meistens eine konzentrische Form mit einem zentral lokalisierten Zellkörper auf. Es kommen auch ellipsenförmige und halbkreisförmige Dendritenbäume vor. Bei den ellipsenförmigen liegt der Zellkörper unterschiedlich zentral und parazentral, aber noch innerhalb des Dendritenbaumes. Dagegen liegt der Zellkörper bei Dendritenbäumen, die sich gegenüber dem Axon verzweigen, leicht außerhalb des Dendritenbaums.

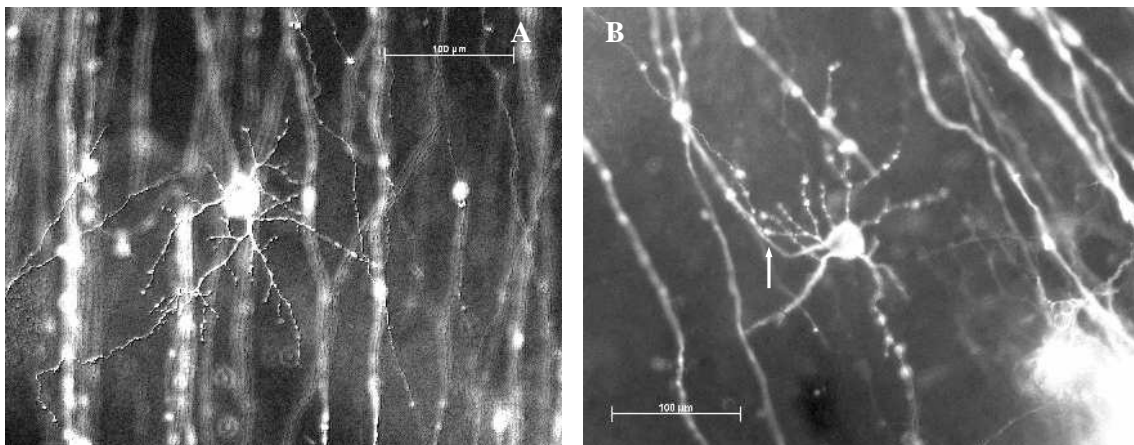
Die primären Dendriten können in gleichmäßigem Abstand (**E**, **J**, **M**) bis sehr nah beieinander um den Zellkörper angeordnet sein, sich in dieselbe Richtung ausbreiten und gegenüber dem Axon liegen. Zwei der primären Dendriten können sich gegenüberliegen und im Hinblick auf Axon und Zellkörper vertikal, diagonal und horizontal orientiert sein. Der mittlere primäre Dendrit geht meistens in eine entgegengesetzte Richtung. Bei vielen Ganglienzellen mit drei primären Dendriten ist einer der primären Dendriten besser verzweigt, und er geht meistens gegenüber dem Axon vom Zellkörper ab (**A**, **D**, **H**, **I**, **J**).

Die Verzweigungsart der primären Dendriten ist sehr variabel; hierdurch resultiert eine große Mannigfaltigkeit. Der Beginn ihrer Verzweigung kann schon direkt nach ihrem Abgang vom Zellkörper oder nach einer variablen, proximalen Strecke entlang der primären Dendriten erfolgen.

Die Ganglienzellen haben meist Dendriten, die sich v- bzw. y-förmig verzweigen. Einzelne Zweige können gestreckt, s-förmig, konvex und/oder konkav vom primären Dendriten abgehen. Dendritenzweige mancher Ganglienzellen weisen sehr feine Varikositäten auf und erscheinen daher feiner als Dendritenzweige mit größeren Varikositäten.

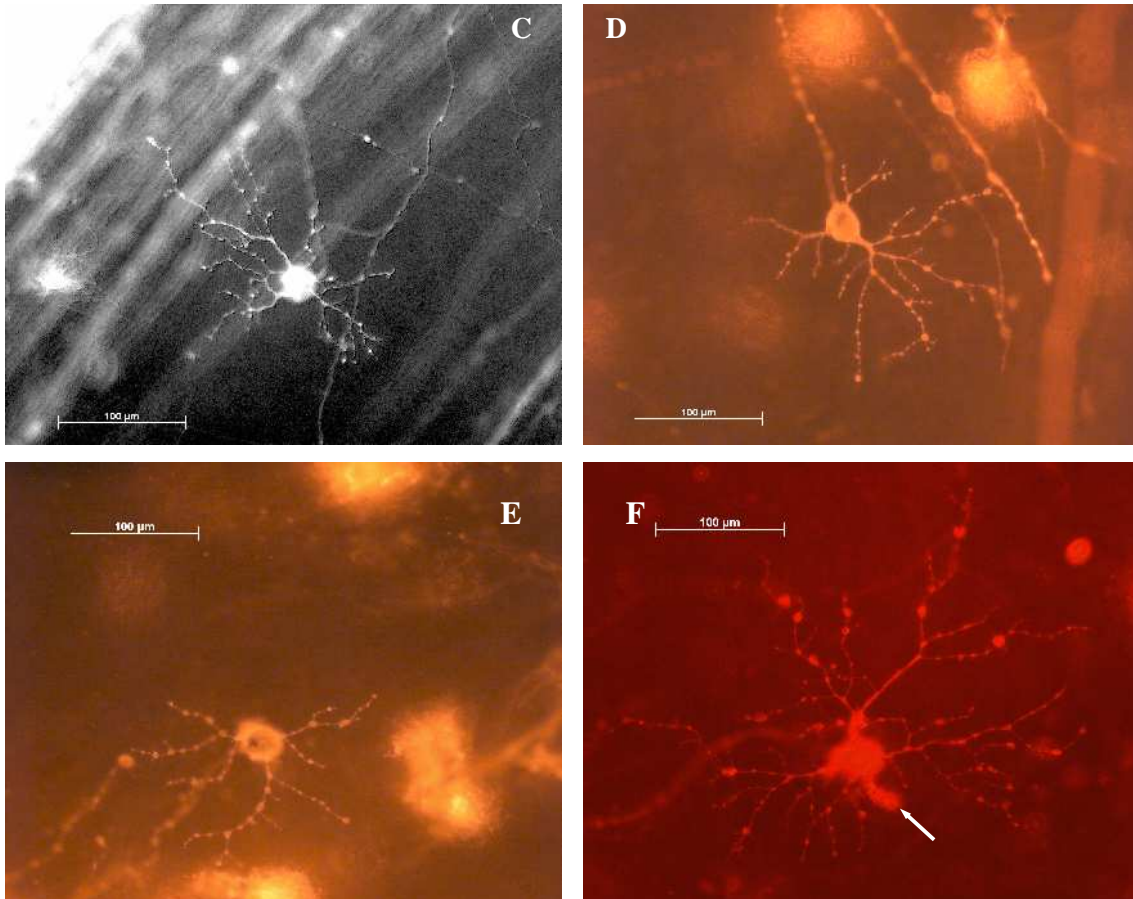
Verzweigungsmuster dieser Ganglienzellen variieren sehr stark. Es kommen sowohl kleine Zellen als auch große Zellen mit kombinierten dichten und lockeren Verzweigungsmustern der Dendritenbäume vor. Einige dieser GZ wurden bei Dacey (1993b) als „inner-stratified“ Midgetzellen klassifiziert.

Durch Gruppierung von Ganglienzellen anhand der Anzahl ihrer primären Dendriten konnten einige Parasolzellen gefunden werden, die gewisse Ähnlichkeit miteinander hatten. Aber die Mannigfaltigkeit bleibt weiterhin bestehen. Man muss sie als notwendig betrachten, wenn man die Komplexität des visuellen Systems berücksichtigt. Die folgenden Abbildungen zeigen einige Parasolzellen mit drei primären Dendriten. Man hat versucht, einige der Merkmale dieser Parasolzellklasse zu beschreiben. Parasolzellen auf den Aufnahmen **A** bis **O** zeigen die charakteristischen Merkmale einiger Parasolzellen, die Leventhal et al. (1981) in ihrem Artikel veranschaulichten. Die folgenden Aufnahmen zeigen solche Parasolzellen, deren primäre Dendriten um den Zellkörper ähnlich angeordnet sind. Die Zellkörper liegen zentral (**B, E, G**) bzw. parazentral (**A, C, D**) innerhalb des Dendritenbaums mit unterschiedlicher Lokalisation.



Die Parasolzelle **A** hat drei primäre Dendriten, die in gleichmäßigem Abstand zueinander um den Zellkörper angeordnet sind. Der mittlere Dendrit liegt vertikal gegenüber dem geraden Axon und ist besser verzweigt als die beiden anderen horizontalen primären Dendriten. Der Zellkörper ist oval und zum Axon hin spitz.

Aufnahme **B** zeigt ebenfalls eine gleichmäßige Anordnung der drei primären Dendriten um den Zellkörper. Einer der primären Dendriten und das Axon haben dieselbe Abgangsstelle vom ovalen, zum Axon hin spitzen Zellkörper. Das Axon (weißer Pfeil) weist, kurz nach seinem Abgang vom Zellkörper, eine rechtwinklige Abknickung auf.

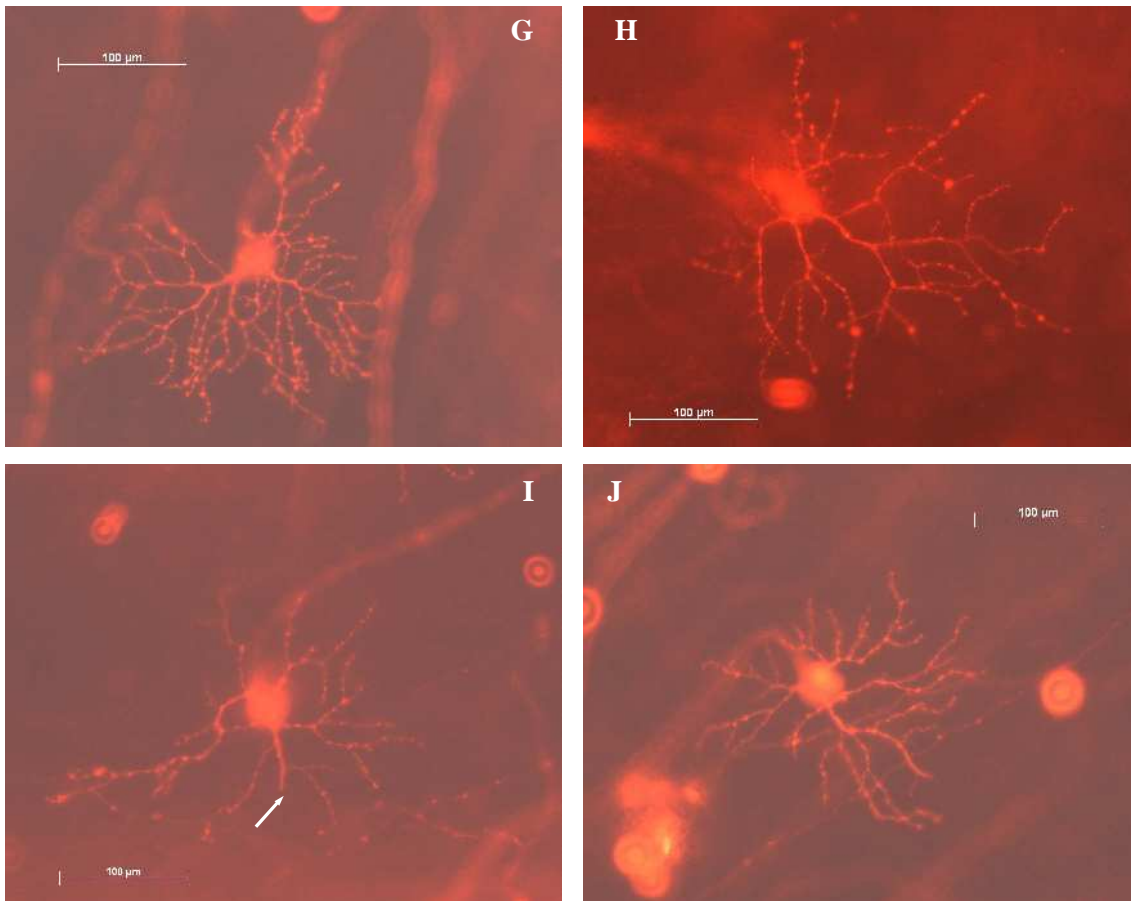


Die drei primären Dendriten dieser Parasolzelle **C** sind in gleichmäßigem Abstand zueinander um den Zellkörper angeordnet. Der Dendrit, der in Richtung Axon diagonal verläuft, ist stärker verzweigt als die beiden anderen Dendriten. Der Zellkörper ist rund und in der Dendritenbaumebene entsprechend kantig. Das Axon (erscheint unscharf) geht direkt im rechten Winkel vom Zellkörper ab.

Der mittlere primäre Dendrit der Parasolzelle **D** liegt vertikal bis diagonal gegenüber dem Axon und ist besser verzweigt als die beiden horizontal verlaufenden Dendriten. Der Zellkörper ist oval und zum Dendritenbaum hin spitz. Die Axone weisen unregelmäßige Varikositäten auf.

Aufnahme **E** zeigt drei gleichmäßig um einen runden Zellkörper angeordnete primäre Dendriten, die eine Rarefizierung der Dendritenzweige zeigen. Der Zellkörper liegt parazentral innerhalb des Dendritenbaums. Das Axon verläuft wellig.

Die drei primären Dendriten der Parasolzelle **F** zeigen eine horizontale und vertikale Orientierung. Sie sind radiär um den Zellkörper angeordnet. Der horizontal orientierte Dendrit ist besser verzweigt als die beiden vertikalen Dendriten. Der Zellkörper liegt innerhalb des Dendritenbaums. Das Axon verläuft s-förmig. An den Dendritenabgängen sind grobe Schwellungen (weißer Pfeil) und an den Dendriten unregelmäßige Varikositäten zu erkennen.



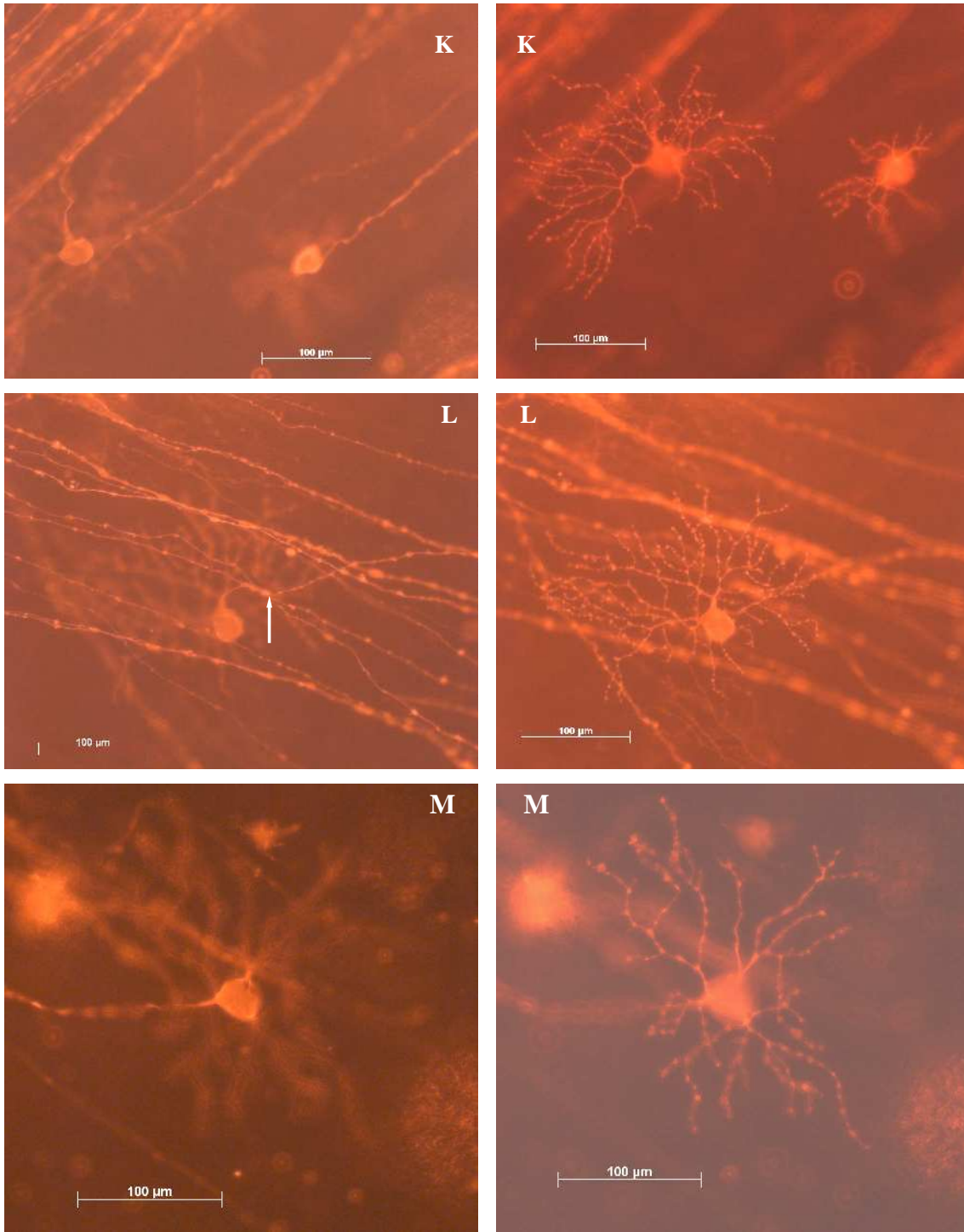
Parasolzelle **G** hat drei primäre Dendriten. Zwei davon sind beinahe gleich kräftig ausgebildet und verzweigt. Der Zellkörper ist oval, liegt zentral innerhalb des dichten Dendritenbaums und ist zum kräftigen Dendriten hin spitz.

Die Parasolzellen **H**, **I** und **J** zeigen eine gleichmäßige Anordnung ihrer primären Dendriten um den Zellkörper. Der mittlere primäre Dendrit liegt dem Axon gegenüber und ist bei allen drei GZ kräftiger ausgebildet.

Die Parasolzelle **H** hat zwei horizontal verlaufende primäre Dendriten und einen mittleren, vertikal orientierten primären Dendriten. Der Zellkörper ist oval und zum welligen Axon hin spitz und erscheint in der Dendritenbaumebene größer.

Bei der Parasolzelle **I** liegt der mittlere, horizontal-diagonal orientierte primäre Dendrit gegenüber dem rechtwinklig gebogenen Axon und hat ein dickeres Kaliber als die beiden seitlichen, diagonal-vertikal verlaufenden primären Dendriten. Der mittlere Dendrit ist in seinem weiteren Verlauf „unterbrochen“ (weißer Pfeil). Der Zellkörper ist rund und wird in der Dendritenbaumebene deutlich größer als in der Zellkörperebene.

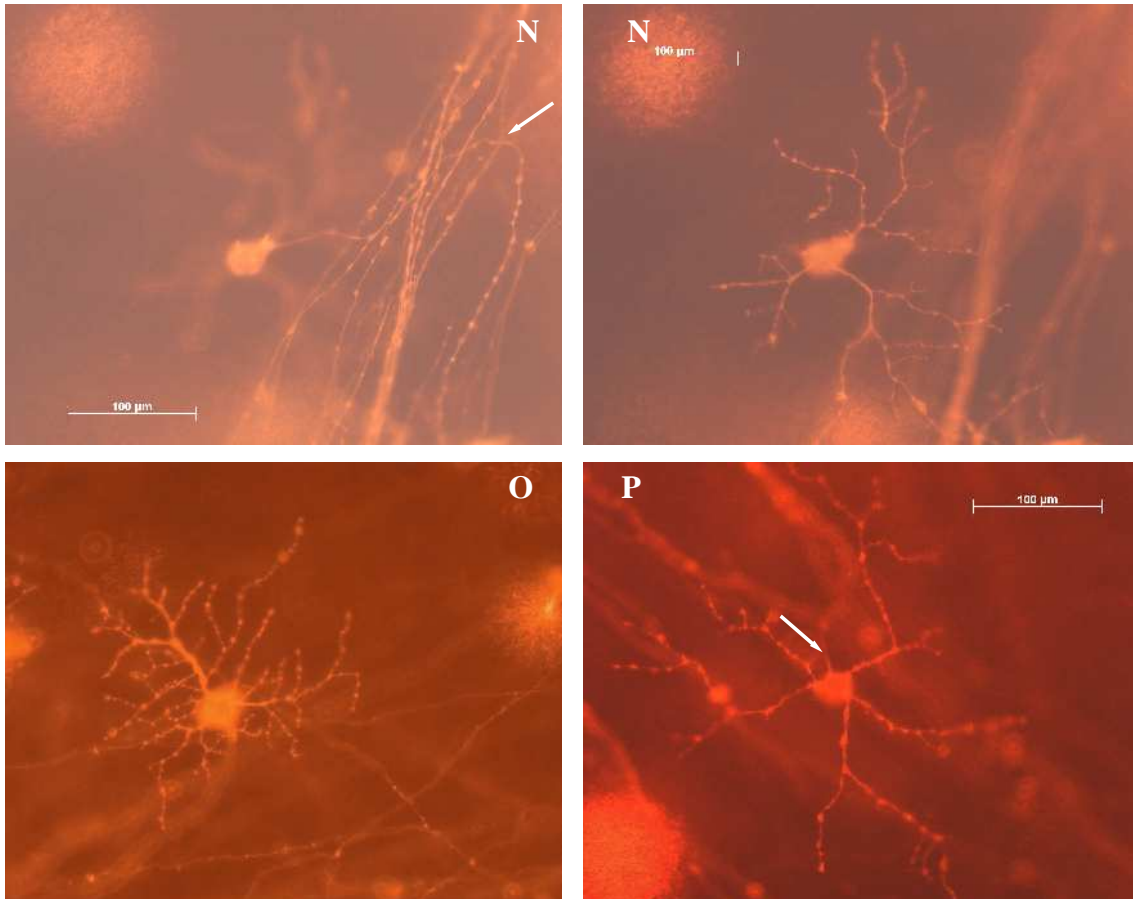
Parasolzelle **J** hat ebenfalls einen mittleren, kräftiger verzweigten Dendriten. Dieser verzweigt sich horizontal gegenüber dem rechtwinklig gebogenen Axon. Die beiden anderen Dendriten verlaufen diagonal-vertikal und einer parallel zum Axon. Der Zellkörper ist rund und liegt beinahe zentral innerhalb des Dendritenbaums.



Die benachbarten Parasolzellen **K** sind unterschiedlich groß. Beide GZ sind dicht verzweigt. Die größere Parasolzelle weist eine gemeinsame Abgangsstelle für den Axon und den mittleren, zum Axon verlaufenden primären Dendriten auf. Die kleine Parasolzelle zeigt eine Dendritenverzweigung in unterschiedliche Ebenen.

Die Parasolzelle **L** ist dicht verzweigt und hat feine Varikositäten an den Dendritenzweigen. Der horizontal orientierte primäre Dendrit geht vom Axon ab und verzweigt sich sowohl horizontal als auch vertikal.

Parasolzelle **M** hat drei primäre Dendriten, die in gleichmäßigem Abstand um den Zellkörper angeordnet sind. Der Zellkörper ist dreieckig und liegt zentral innerhalb des Dendritenbaums.

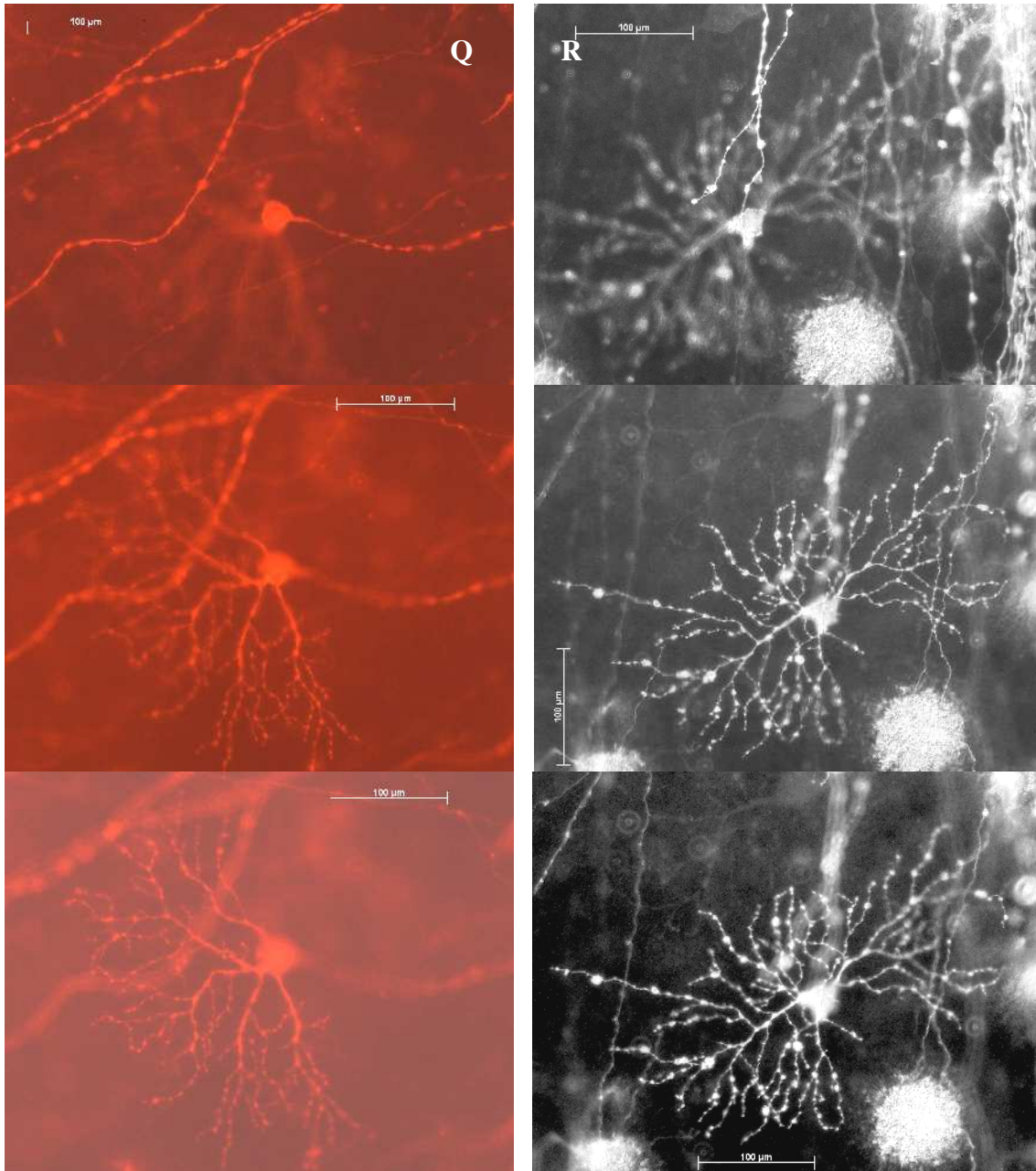


Die Parasolzelle **N** hat einen „vasen-ähnlichen“ Zellkörper, von dem drei primäre Dendriten radiär abgehen. Die Abgangsstellen des peripher liegenden primären Dendriten und des Axons sind benachbart. Das Axon (weißer Pfeil) zieht zunächst diagonal in die Peripherie, um dann in Form einer Schlaufe in Richtung Sehnervenkopf zu verlaufen.

Die Aufnahmen **N** und **P** zeigen Parasolzellen mit lockerem Verzweigungsmuster der Dendritenbäume.

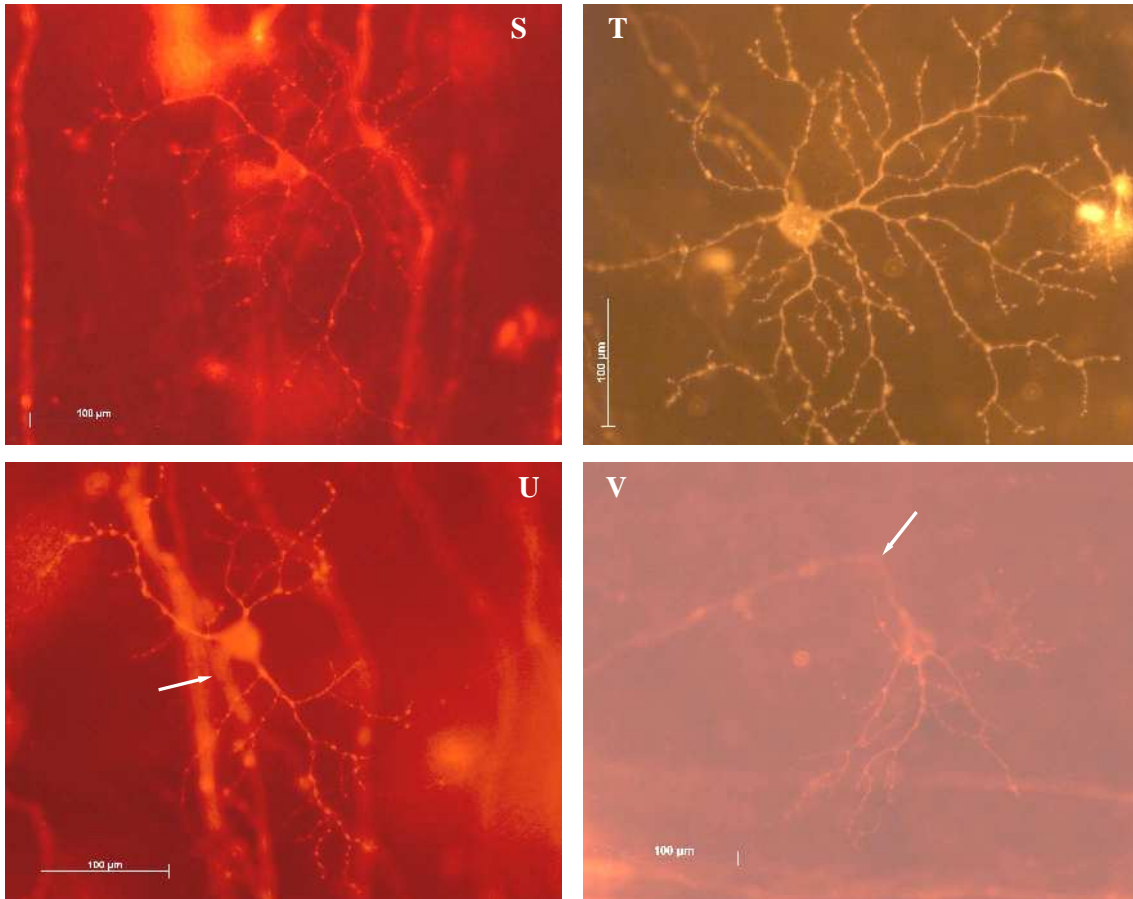
Die drei primären Dendriten der Parasolzelle **O** sind in gleichmäßigem Abstand zueinander um den Zellkörper angeordnet. Der mittlere primäre Dendrit liegt dem Axon gegenüber, hat ein kräftiges Kaliber und zeigt eine stärkere Verzweigung als die beiden anderen primären Dendriten. Der Zellkörper ist kolbenförmig und verläuft zum Axon hin spitz. Das Axon geht in einem leicht konkaven Bogen vom Zellkörper ab.

Die primären Dendriten der Parasolzelle **P** zeigen ebenfalls eine radiäre Anordnung und haben v-förmige Verzweigungen direkt an den Abgangsstellen. Der Dendritenbaum verzweigt sich in unterschiedlichen Ebenen der IPL. Der becherförmige Zellkörper liegt zentral innerhalb des sehr locker verzweigten Dendritenbaums. Das Axon (weißer Pfeil) zieht s-förmig in Richtung Sehnervenkopf.



Die Aufnahmen **Q** zeigen eine Parasolzelle mit einem halbkreisförmigen, dichten Dendritenbaum, dessen Dendriten sich in unterschiedliche Ebenen der IPL verzweigen. Der Zellkörper liegt in der Mitte der primären Dendriten und grenzt damit an den Dendritenbaum. Vom ovalen Zellkörper geht (gegenüber dem Dendritenbaum) das Axon ab.

Die Aufnahmen **R** zeigen eine dicht verzweigte Parasolzelle mit drei primären Dendriten. Die zum Axon horizontal gelegenen primären Dendriten zeigen einen diagonalen Verlauf. Der dem Axon gegenüberliegende mittlere Dendrit lässt eine vertikale Orientierung erkennen. Der zentral liegende Zellkörper weist, entsprechend den primären Dendritenabgängen, eine dreieckige Form auf. Die Dendriten sind hier ebenfalls in unterschiedlichen Ebenen der IPL verzweigt.



Die Parasolzelle **S** hat drei primäre Dendriten mit gleichmäßiger Verzweigung. Die zwei, sich gegenüberliegenden, kräftig ausgebildeten Dendriten verlaufen zunächst diagonal, dann rechtwinklig bogenförmig in die Peripherie. Der Zellkörper liegt zentral innerhalb des Dendritenbaums.

Der Dendritenbaum dieser Parasolzelle **T** weist eine gleichmäßige Ausbreitung der Dendritenzweige auf, die meistens in einer Ebene liegen. Der runde Zellkörper liegt innerhalb des konzentrischen Dendritenbaums. Der horizontal orientierte primäre Dendrit ist kräftiger ausgebildet als die vertikal orientierten Dendriten.

Bei dieser Parasolzelle **U** ist der Zellkörper fünfeckig und liegt zentral innerhalb des Dendritenbaums. Das Axon (weißer Pfeil) hat einen kurzen rechtwinkligen Abgang vom Zellkörper. Die peripher verlaufenden primären Dendriten sind kleiner als der primäre Dendrit, der diagonal in Richtung Axon zieht.

Aufnahme **V** zeigt eine Parasolzelle mit drei horizontal orientierten primären Dendriten, die einen ellipsenförmigen Dendritenbaum bilden. Das Axon (weißer Pfeil) nimmt einen rechtwinklig bogenförmigen Verlauf. Der ovale Zellkörper liegt außerhalb des Dendritenbaums und ist zum Axon hin spitz.

3.5.3 Multidendrit-Parasolzellen

Die Parasolzellklasse (**A** bis **N**) umfasst alle Ganglienzellen, die mehr als drei primäre Dendriten besitzen. Aufgrund der sehr variablen Anzahl, Anordnung, Verzweigungsmuster, dem Verlauf und der Orientierung ihrer primären Dendriten sind Ähnlichkeiten der GZ in dieser Parasolzellklasse noch seltener zu finden.

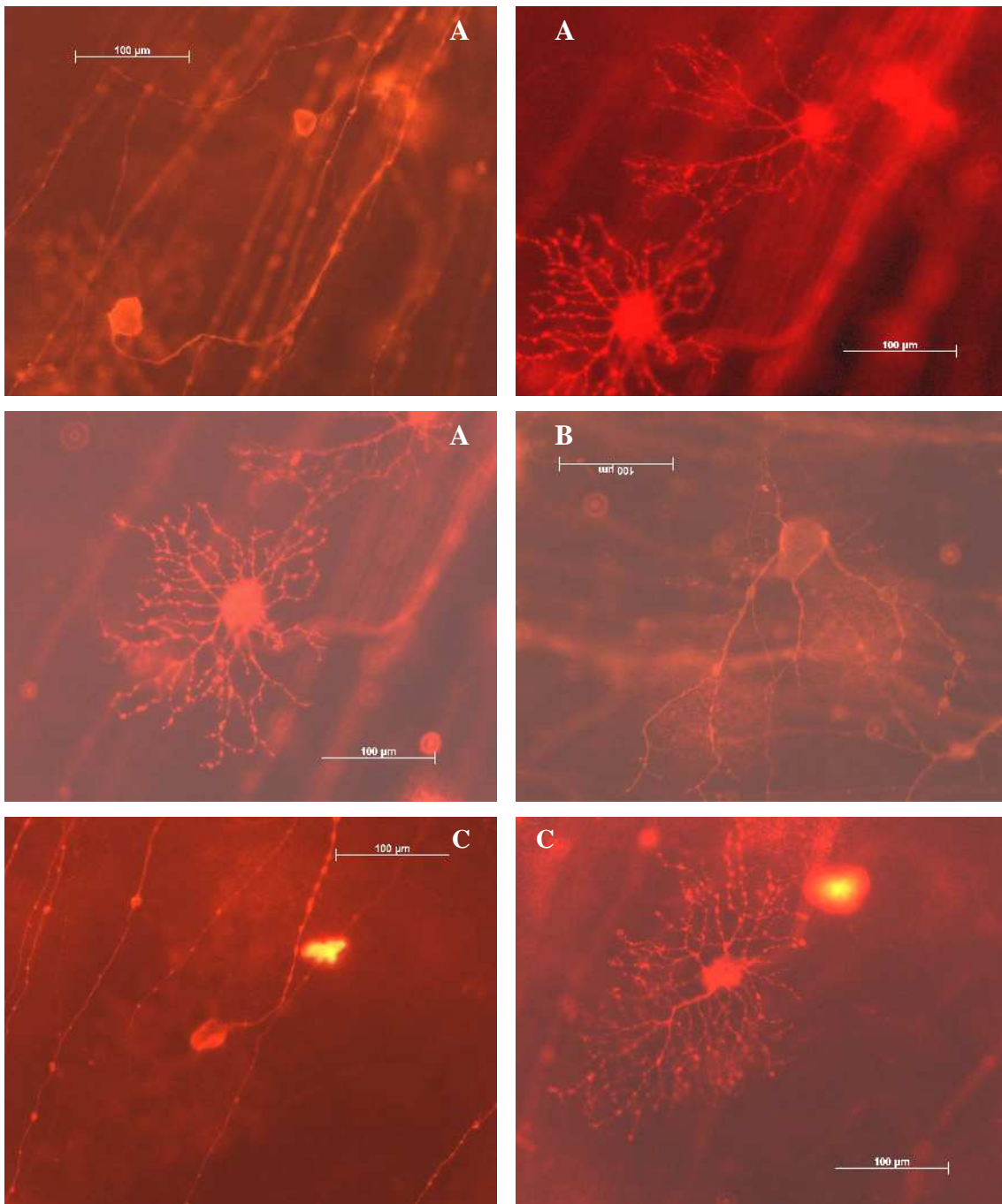
Eine Ausnahme stellen solche Parasolzellen dar, die sich in Zellkörperform und Dendritenbaum sehr ähneln. Die Dendritenbäume weisen sowohl konzentrische, elliptische als auch sehr asymmetrische Formen auf. Im Hinblick auf Axon und Zellkörper sind in dieser Unterklasse sehr variable Orientierungen der Dendritenbäume zu finden.

Die Ganglienzellen **A**, **E**, **K** und **M** haben eine regelmäßige, radiäre Anordnung ihrer primären Dendriten um den Zellkörper. In dieser Studie sind solche GZ jedoch selten beobachtet worden.

Besonders bei den gut verzweigten Parasolzellen reichen die einzelnen Dendritenzweige in unterschiedliche Ebenen der IPL. Alle Dendritenzweige sind bei diesen Parasolzellen nie in einer Ebene der IPL lokalisiert. Die großen Parasolzellen, welche ein dichtes Verzweigungsmuster aufweisen, füllen die zugehörige Fläche fast gleichmäßig aus (**A**, **C**, **D**, **E**, **F**).

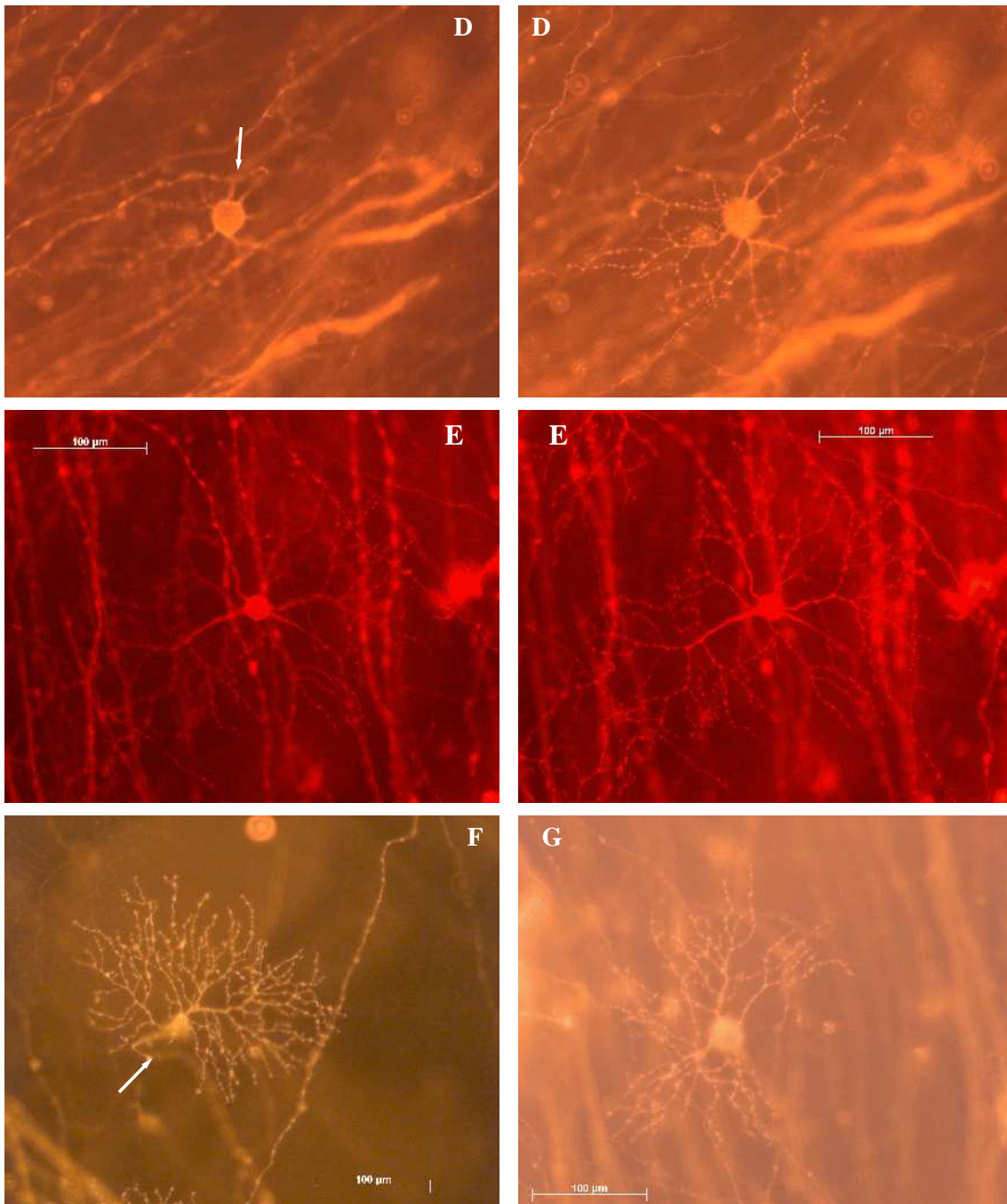
Bei den Parasolzellen (**G** bis **K**, **L**), die sehr unregelmäßige Anordnungen der primären Dendriten um den Zellkörper aufweisen, kommen innerhalb der Dendritenbäume „leere“ Bezirke vor, also Areale ohne Dendritenzweige. Folge ist eine sehr asymmetrische, d. h. mehr lobuläre Dendritenbaum-Morphologie. Solche Ganglienzellen mit asymmetrischer Anordnung der Dendriten und somit ungleichmäßigem Verzweigungsmuster wurden von Dacey (1993b) als „inner-stratified“ Midgetzellen beschrieben. Bei den Parasolzellen, die sehr unterschiedlich lange primäre Dendriten haben, können einige Dendriten gering verzweigt sein. Die primären Dendriten der Ganglienzellen innerhalb dieser Parasolzellklasse verzweigen sich meistens schon direkt an ihrem Abgang vom Zellkörper. Parasolzellen mit drei bis sieben oder mehr primären Dendriten um den Zellkörper haben neben einigen, besonders gut ausgebildeten primären Dendriten oft einige dünnere, weniger verzweigte primäre Dendriten. Diese tragen zur Asymmetrie der Dendritenbäume zusätzlich bei. Solche Ganglienzellen (z.B. **A**) wurden bei Thanos et al. (1991) als „displaced“ Ganglienzellen beschrieben und sind eine Subpopulation der Parasolzellen.

Die folgenden Abbildungen zeigen einige Merkmale dieser Parasolzellklasse.



Aufnahme **A** zeigt Parasolzellen, die morphologisch denjenigen ähneln, die Thanos et al. (1991) unter „displaced“ Ganglienzellen beschrieben haben. Besonders die periphere GZ mit ihren multiplen radiär angeordneten primären Dendriten weist die typischen Merkmale dieser Ganglienzellen auf.

Die GZ **B** hat einen großen kolbenförmig aufgetriebenen Zellkörper, von dem vier primäre Dendriten abgehen. Die Dendriten zeigen geringe Verzweigungsareale und tragen aufgetriebene große Varikositäten. Definitionsgemäß gehören auch diese seltsamen GZ somit zu den Parasolzellen und entsprechen wahrscheinlich den „M-Zellen“ bei Kolb et al. (1992).

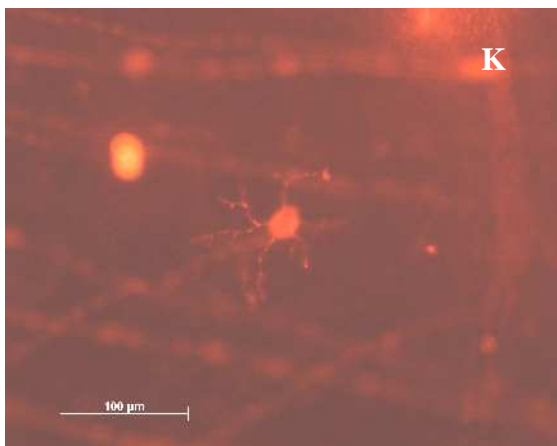
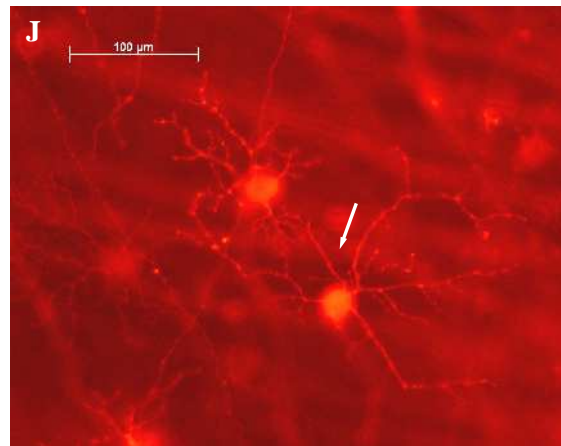
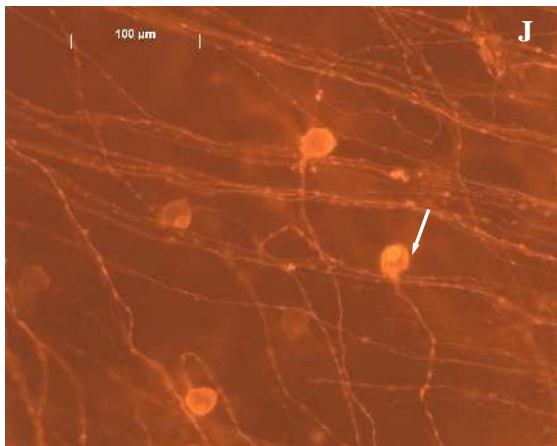
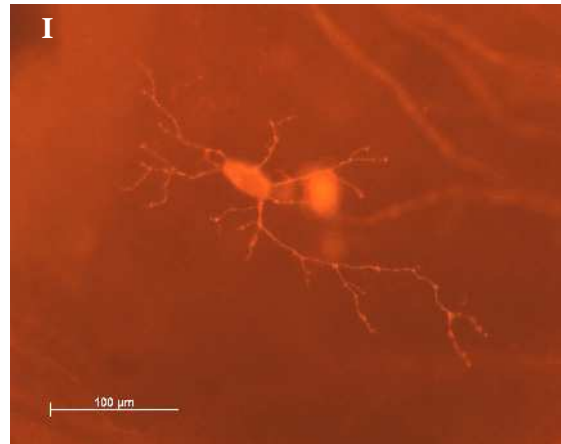
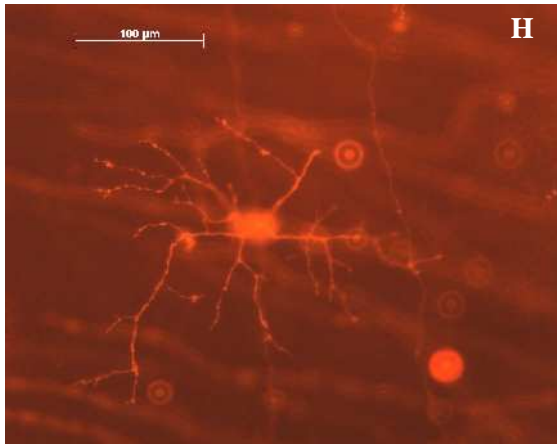


Diese Aufnahmen **A**, **C** bis **F** zeigen Parasolzellen, die sehr dicht verzweigte Dendritenbäume unterschiedlicher Morphologie haben. Die Dendritenbäume sind von der Orientierung, der Anordnung und den Verzweigungsmustern der primären Dendriten abhängig. Einige dieser GZ wurden bei Thanos et al. (1991) als „large“ Parasolzellen bzw. Riesenzellen („giant cells“) beschrieben. Diese Ganglienzellen haben auch eine morphologische Ähnlichkeit mit den Ganglienzellen der M-Gruppe („M-group“), die von Rodieck und Watanabe (1993) beschrieben wurden.

Die Parasolzelle **D** zeigt einen auffälligen Axonverlauf (weißer Pfeil). Der runde Zellkörper ist besonders groß; die Dendriten sind radiär um den Zellkörper angeordnet.

Das Axon bei **F** zeigt mehrere rechtwinklige Abknickungen (weißer Pfeil).

Die Parasolzelle **G** hat einen runden Zellkörper und einen Dendritenbaum mit ungleichmäßig dichten Verzweigungsmustern.

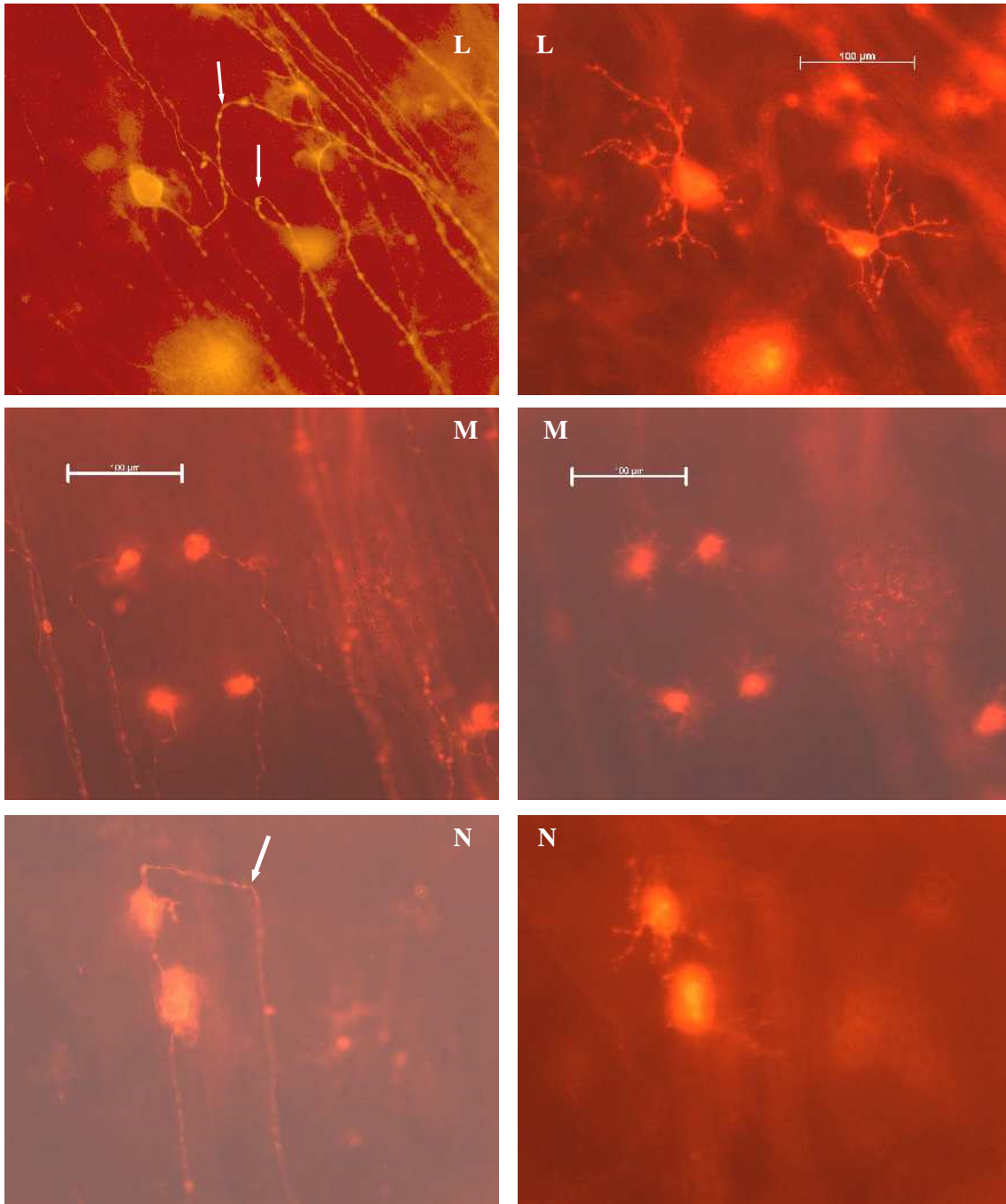


Die Parasolzellen **H**, **I**, **J** und **L** weisen Dendritenbäume mit lockeren Verzweigungsmustern auf. Sie stammen aus demselben temporalen Retina-Quadranten. Wenn man sich eine gewisse Vorstellung über eine morphologische Veränderung der GZ „in vivo“ vorstellen dürfte, würden einige dieser GZ sich in vielen Merkmalen ähneln.

Die Abbildungen **J** zeigen Parasolzellen mit unterschiedlichen Dendritenbäumen nebeneinander. Der weiße Pfeil bei **J** kennzeichnet den Zellkörper zum entsprechenden Dendritenbaum.

Die Ganglienzelle **K** zeigt eine gleichmäßige radiäre Anordnung der Dendriten um den Zellkörper, der sehr zentral innerhalb des Dendritenbaums liegt.

Diese Aufnahmen **B**, **H** bis **K** zeigen morphologisch sehr unterschiedliche GZ aus dem lateralen Quadranten einer Retina. Man sieht unterschiedlich große benachbarte GZ. Ihre Dendritenbäume zeigen mehr oder weniger dicht bis locker verzweigte Areale. Durch diese Anordnung der primären Dendriten um den Zellkörper sind die Dendritenbäume sehr asymmetrisch. Die Zellkörper liegen meist außerhalb bis exzentrisch innerhalb des Dendritenbaums. Solche GZ wurden bei Dacey (1993b) als „inner-stratified“ Midgetzellen beschrieben.



Die Aufnahme **L** zeigt unterschiedliche Lokalisationen von Zellkörpern benachbarter GZ innerhalb der Ebenen der IPL. Des Weiteren haben beide GZ unterschiedlich große Zellkörper und auffällig verlaufende Axone (weiße Pfeile).

Diese Aufnahmen **M** und **N** zeigen Parasolzellen, die temporal der Fovea lokalisiert sind. Ihre Zellkörper sind, trotz zentraler Lokalisation, im Vergleich zum kleinen Dendritenbaum sehr groß. Solche GZ wurden aufgrund ihrer Dendritenbaumgröße in bisherigen Studien als Midgetzellen klassifiziert.

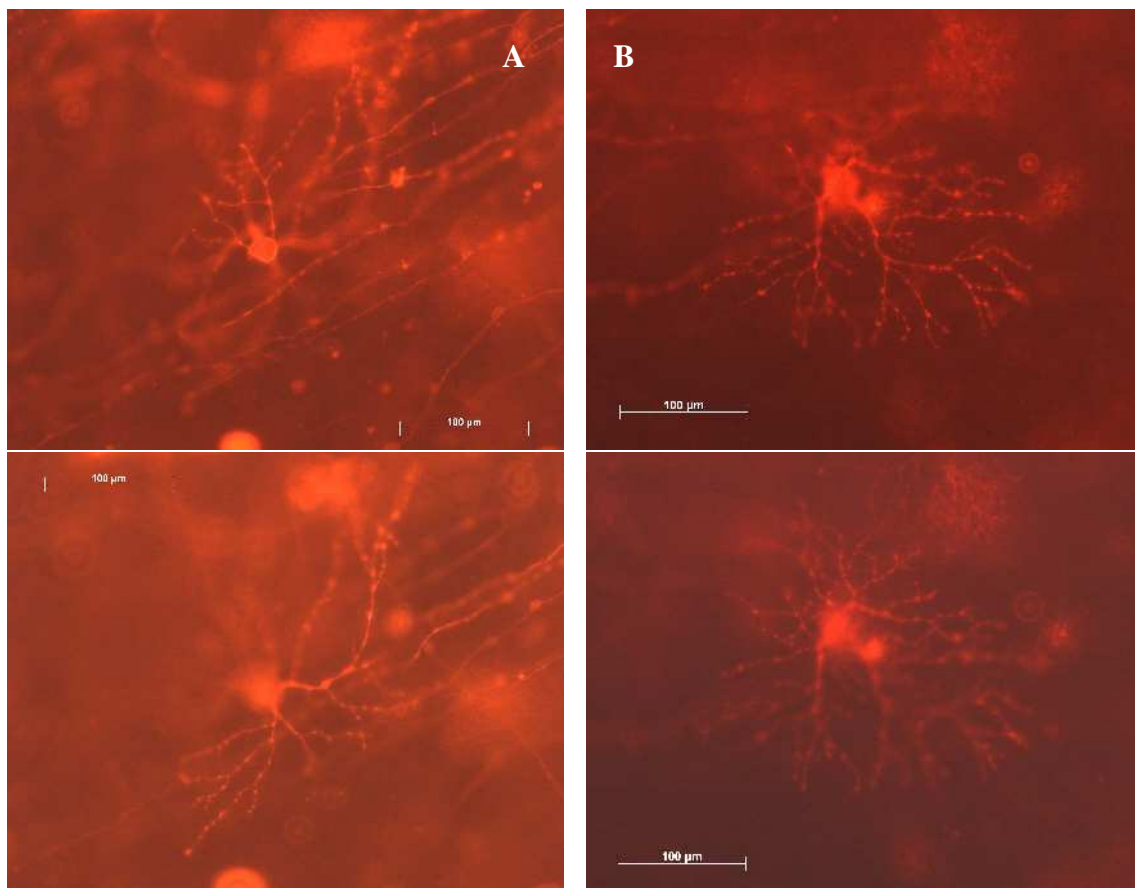
Aufnahme **N** zeigt zwei benachbarte Parasolzellen aus dem zentralen temporalen Quadranten mit auffällig großen Zellkörpern. Durch die zweimalige rechtwinklige Abknickung des Axons (weißer Pfeil) der peripheren Parasolzelle und durch die Berührung der Dendriten beider Ganglienzellen konnte zwischen diesen Ganglienzellen eine „Interaktion“ angenommen werden.

3.5.4 Ganglienzellen mit Dendritenbäumen in unterschiedlichen Ebenen

Die Ganglienzellen (**A** bis **I**) dieser Klasse besitzen primäre Dendriten, die sich in unterschiedliche Ebenen der IPL verzweigen. Solche Ganglienzellen können einen oder mehrere primäre Dendriten haben. Entsprechend ihrer Anzahl wurden sie morphometrisch meistens unter den Parasolzellen (**A** bis **D1**, **F**, **H**, **I**) berücksichtigt. Wenn die GZ neben einem kräftigen primären Dendriten zusätzlich einen sehr kleinen primären Dendriten haben, wurden sie als Midgetzellen (**E**, **G**) betrachtet. Aus vorliegenden Studien ist bekannt, dass der Dendrit, der sich in einer tieferen Ebene der IPL verzweigt, kleiner ist als der zur Ganglienzellschicht nahe Dendrit. Dies ist ein besonderes Charakteristikum der kleinen (small) bistratifizierten GZ (Rodieck, 1991; Kouyama and Marshak, 1992; Dacey, 1993a; Rodieck and Watanabe, 1993; Dacey and Lee, 1994). Unter Berücksichtigung ihrer Entfernung von der Zellkörper- bzw. Axonschicht der GZ wurden die unterschiedlichen Verzweigungsebenen innerhalb der IPL zueinander in Beziehung gesetzt. Wie man den folgenden Abbildungen (**A** bis **F**, **H**, **I**) entnehmen kann, ist tatsächlich bei den meisten dieser GZ der zellkörpernahe primäre Dendrit besser verzweigt und somit größer als die sich weiter außen verzweigenden Dendriten. Neben der eindeutigen Lokalisation primärer Dendriten in unterschiedlichen Ebenen der IPL findet man benachbarte Ganglienzellen, die sowohl ihre Zellkörper als auch ihre Dendritenbäume in unterschiedlichen Ebenen haben (**C**, **F**, **G**). Innerhalb dieser GZ-Klasse unterscheiden sich Zellkörper und Dendritenbäume hinsichtlich ihrer Größe, Form und Verzweigungsmuster und Verzweigungsdichte enorm voneinander. Ihre Dendritenbäume weisen elliptische, konzentrische und asymmetrische Formen auf. Der Zellkörper liegt, wie unter den Parasolzellen beschrieben, unterschiedlich innerhalb bis grenzwertig außerhalb des Dendritenbaums. Bei einigen Ganglienzellen hat der Zellkörper in der Dendritenbaumebene eine größere Form als in der Zellkörperebene (**H** und **I**). In der Dendritenbaumebene werden die Umrisse der Zellkörper unscharf.

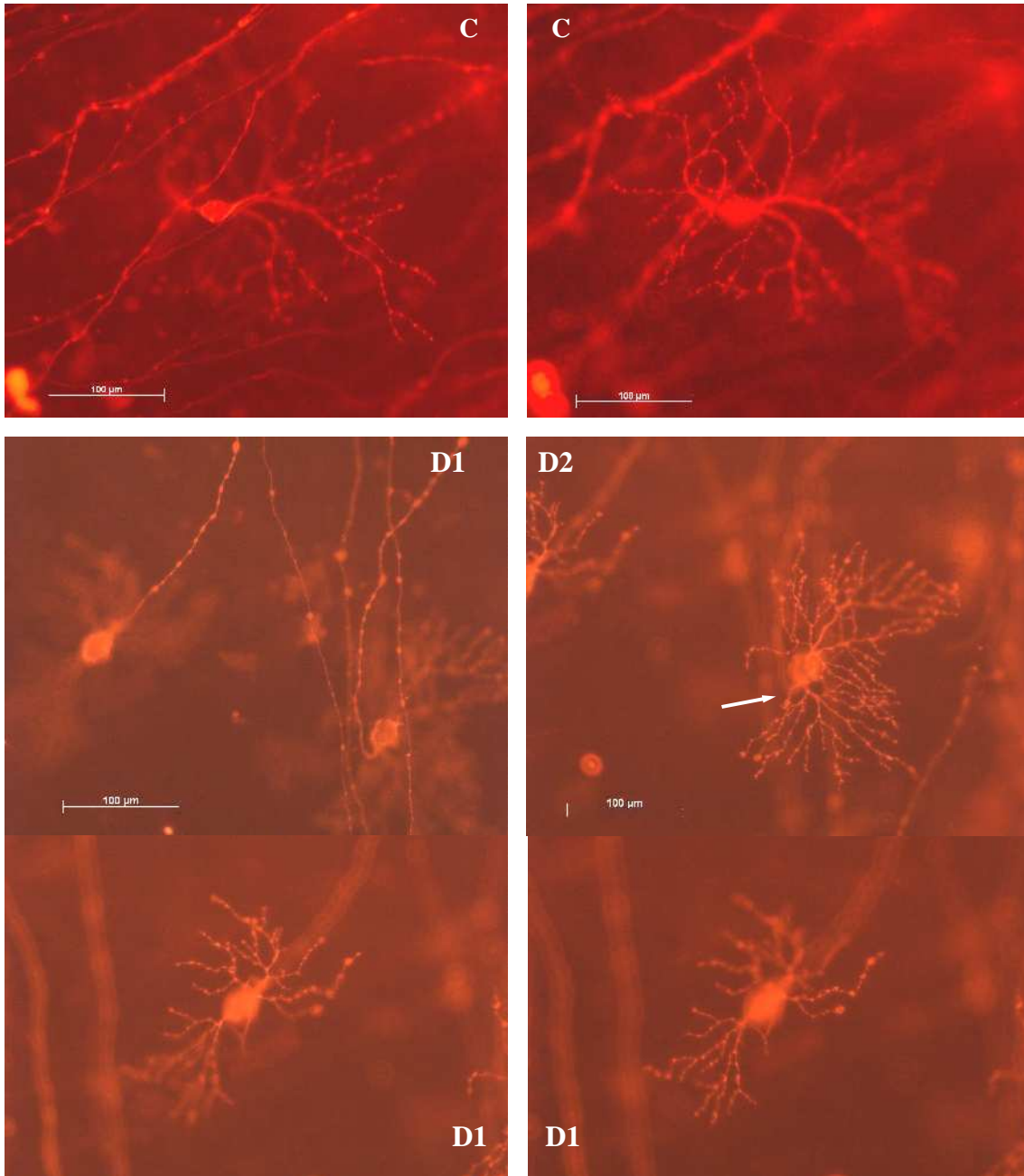
Die kleinen bistratifizierten Ganglienzellen können in dieser Studie nicht allein aufgrund ihrer Morphologie identifiziert werden. Deshalb wurde davon Abstand genommen, die Ganglienzellen mit Verzweigung der Dendriten in unterschiedliche Ebenen, wie auf den folgenden Abbildungen **A** bis **I** zu sehen, als kleine, bistratifizierte Ganglienzellen zu betrachten. Eine eindeutige Unterscheidung dieser GZ von den Parasolzellen ist meiner Ansicht nach aufgrund ihrer Morphologie allein nicht möglich. Man kann in dieser Studie keine Angaben über Informationsverarbeitung und Projektion

der Ganglienzellen machen. Daher erschien es sinnvoller, diese GZ entsprechend ihrer Verzweigungsebenen zu klassifizieren und morphometrisch entsprechend der Anzahl ihrer primären Dendriten den zwei Hauptgruppen von Ganglienzellen, also den Midgetzellen oder den Parasolzellen zuzuordnen. Die folgenden Abbildungen zeigen einige Merkmale der Ganglienzellen, die sich in unterschiedlichen Ebenen befinden bzw. verzweigen.



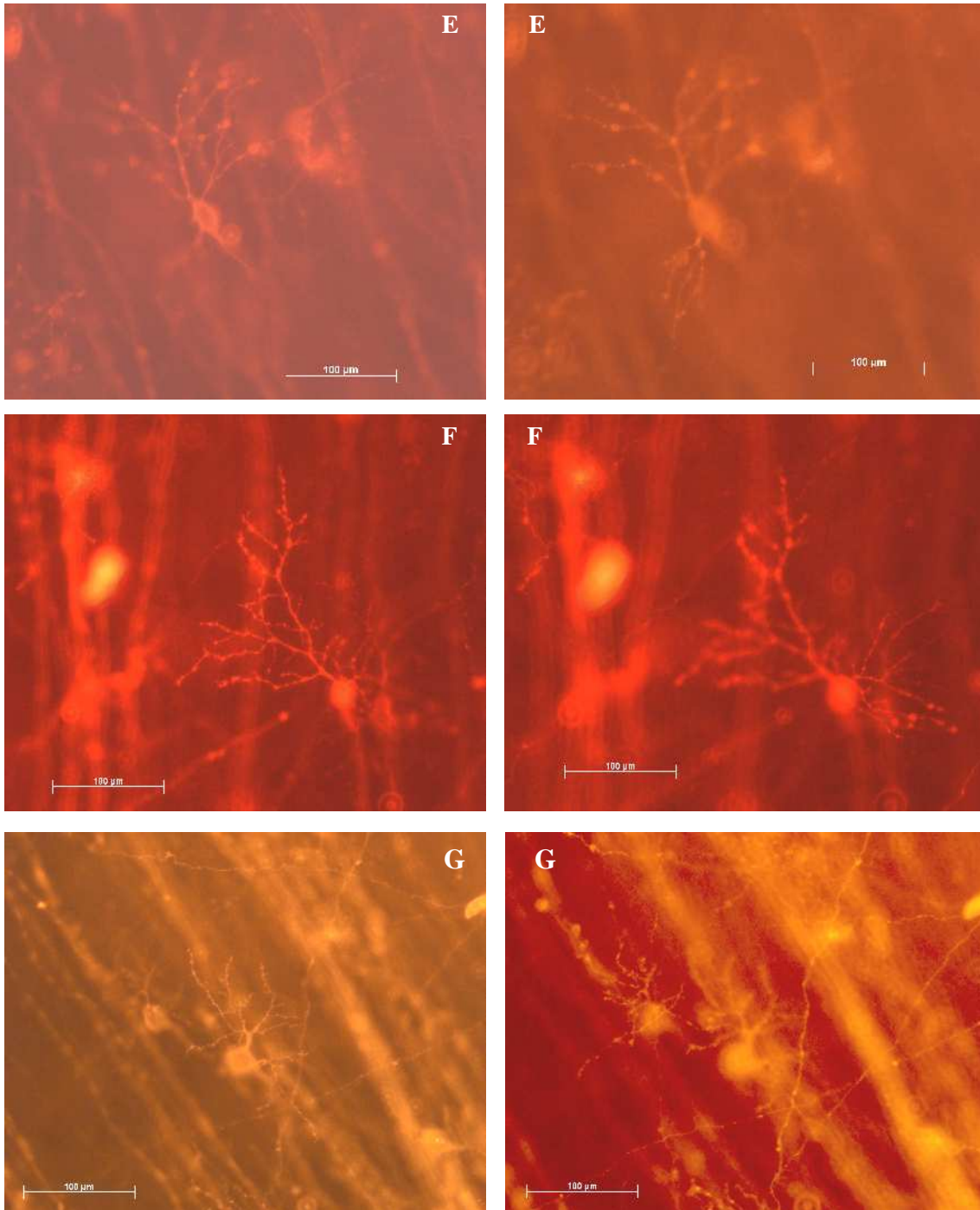
Die GZ **A** zeigt eine Dendritenverzweigung in unterschiedlichen Ebenen. Die an der Zellkörperschicht angrenzenden primären Dendriten verzweigen sich kleinflächig. Die etwas weiter nach außen reichenden primären Dendriten verzweigen sich breitflächig.

Die Aufnahme **B** zeigt eine GZ mit auffälliger Einschnürung des Zellkörpers. Die Verzweigung der Dendriten erfolgt in unterschiedlichen Ebenen der IPL. Diese GZ ähnelt den schon erwähnten „displaced“ Ganglienzellen.



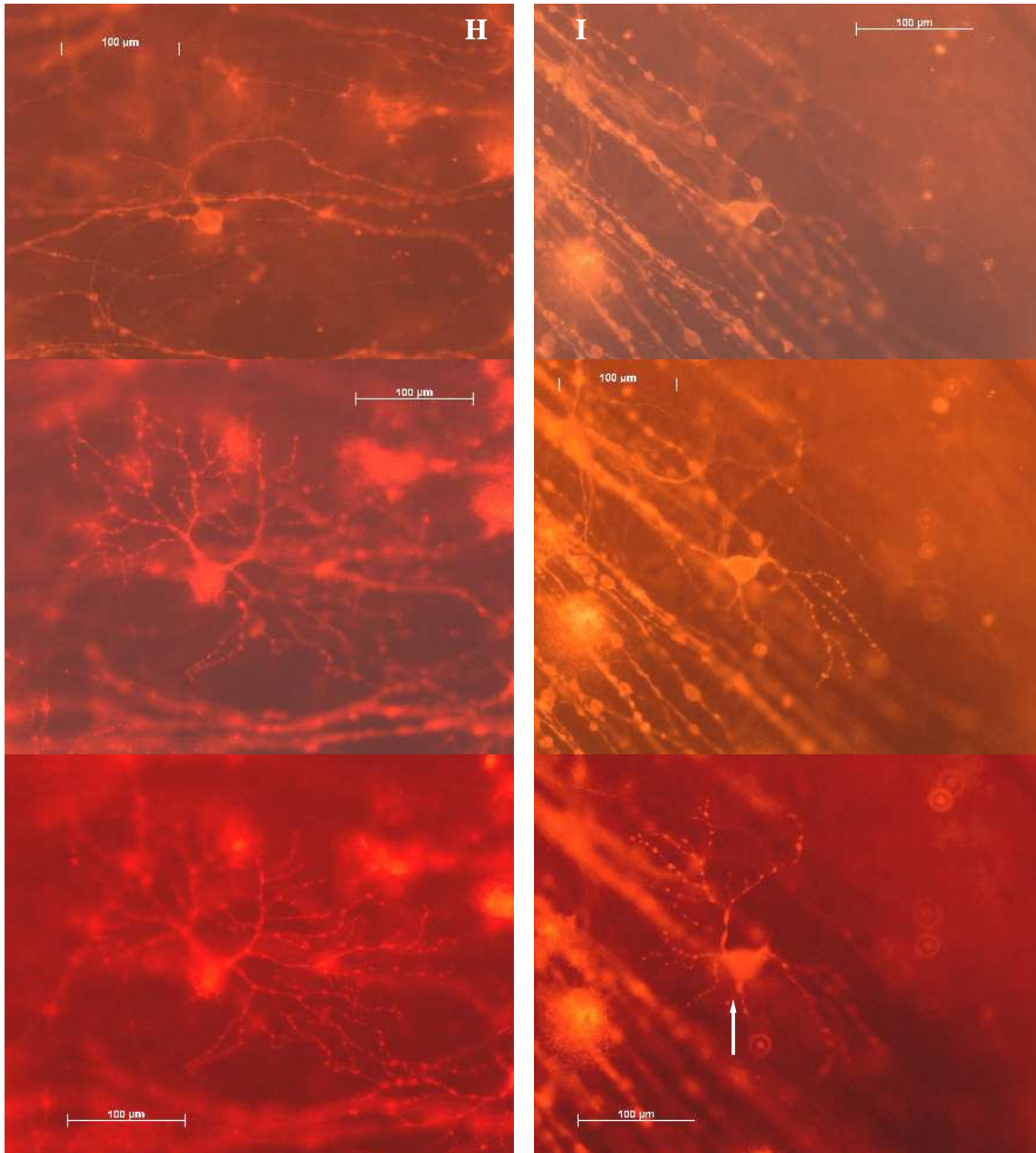
Die GZ C hat im Gegensatz zu den bisher beschriebenen bistratifizierten GZ einen größeren zellkörperschichtnahen primären Dendriten. Der „outer-stratified“ primäre Dendrit nimmt einen schleifenförmigen Verlauf mit Unterkreuzung an seinem Abgang am Zellkörper.

Auf diesen Aufnahmen **D1/D2** sind zwei morphologisch unterschiedliche Ganglienzellen dargestellt. Sowohl die größere und besser verzweigte Ganglienzelle (weißer Pfeil) als auch die weniger gut verzweigte Ganglienzelle haben ihre Dendriten in unterschiedlichen Ebenen der IPL. Dies ist bei der weniger gut verzweigten Ganglienzelle deutlich zu sehen. Definitionsgemäß wurden beide Ganglienzellen morphometrisch den Parasolzellen zugeordnet.



Die Ganglienzellen **E** und **F** zeigen gewisse morphologische Ähnlichkeit der Dendritenbäume und teilweise auch der Zellkörper und Verzweigungsmuster. Die Ganglienzelle **E** hat auffällige, grobe Varikositäten.

Die zwei benachbarten Midgetzellen **G** haben unterschiedlich große Zellkörper. Die Dendritenverzweigung bei der größeren Midgetzelle erfolgt direkt im Anschluss an die Zellkörperebene der GZ, in der inneren Hälfte der IPL. Die Dendritenverzweigung der kleineren Midgetzelle erfolgt in der äußeren Hälfte der IPL. Diese Aufnahme zeigt ein typisches Beispiel für die „inner-stratified“ und „outer-stratified“ Midgetzellen, die bei Dacey (1993b) ausführlich beschrieben wurden.



Die Aufnahmen **H** und **I** zeigen bistratifizierte Ganglienzellen. Die Zellkörper sind in der Dendritenbaumebene bei beiden GZ größer als in der Zellkörperebene.

Die Ganglienzelle **I** hat drei primäre Dendriten, von denen einer in einer v-förmigen Verzweigung unterbrochen ist (weißer Pfeil). Auf dieser Aufnahme sieht man besonders unregelmäßige und unterschiedlich große Varikositäten der benachbarten Axone.

Bei den GZ **A**, **H** und **I** ist der „outer-stratified“ Dendrit besser verzweigt als der „inner-stratified“ Dendrit.

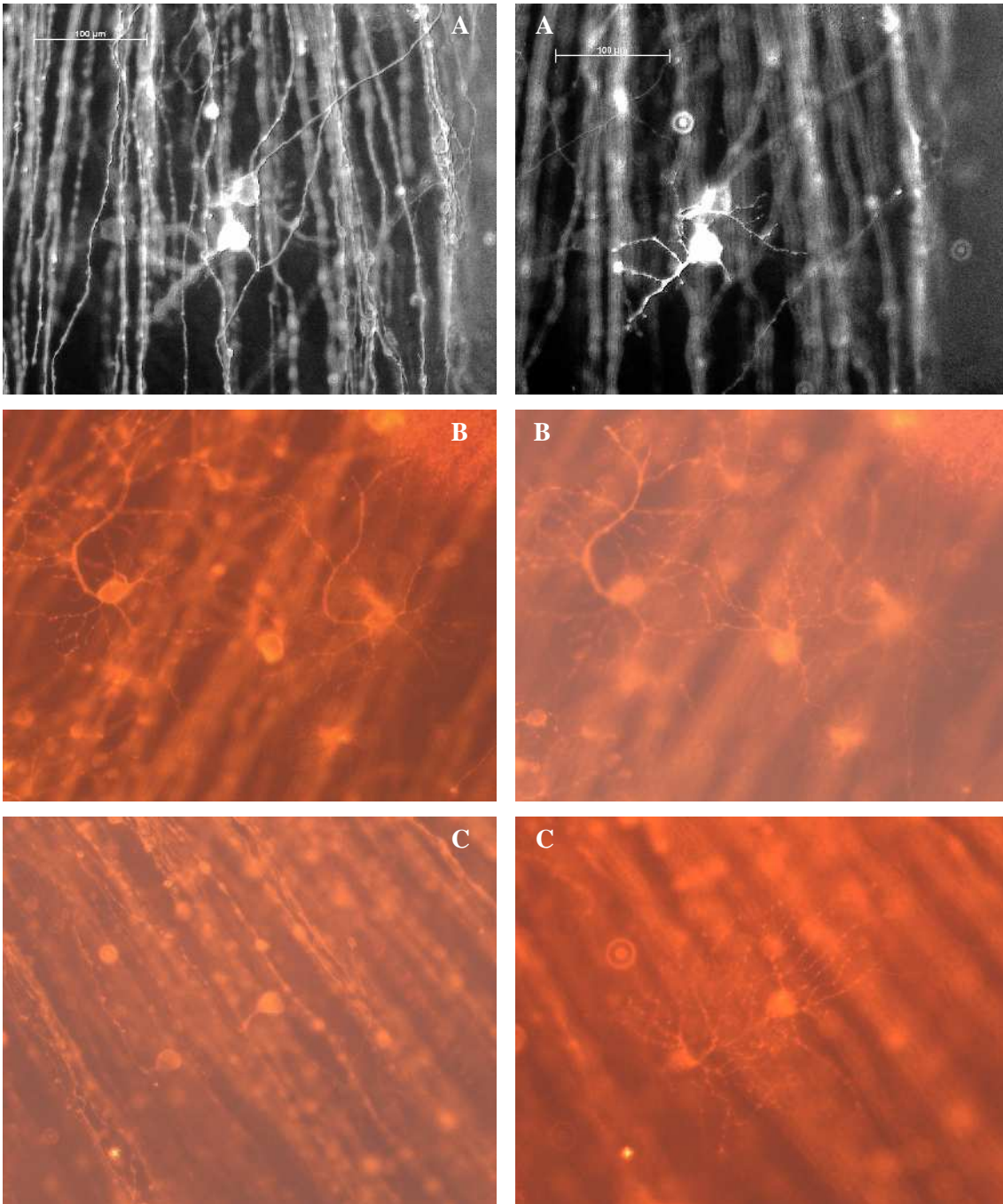
3.5.5 Ähnlichkeit benachbarter Midgetzellen und Parasolzellen

Benachbarte Ganglienzellen, die sich in der Form des Zellkörpers, des Dendritenbaums, im Verzweigungsmuster und im Axonverlauf bzw. -abgang vom Zellkörper weitgehend gleichen, wie die Aufnahmen **A**, **B** und **C** zeigen, führen höchstwahrscheinlich auch gleiche bzw. kombinierte physiologische Funktionen aus. Könnte eine große Anzahl solcher ähnlicher GZ dargestellt werden, wäre eine genauere Klassifizierung möglich. Aufgrund ihrer Lokalisation in unmittelbarer Nachbarschaft zueinander kann man davon ausgehen, dass eine Retina viele weitere GZ beinhaltet, die sich ähneln.

Die benachbarten Midgetzellen **A** und **J** ähneln sich in Zellkörperform und im Verzweigungsmuster. Durch die unterschiedliche Ausrichtung der primären Dendriten erscheinen die Dendritenbäume morphologisch unterschiedlich. Wahrscheinlich üben solche Ganglienzellen, die sich ähneln, deren Dendritenbäume jedoch unterschiedliche Ausrichtung zeigen, entgegengesetzte physiologische Funktionen aus. Aufgrund des gebogenen primären Dendritenverlaufs bei der zentraleren GZ **A** kann man annehmen, dass es „in vivo eine momentane Aktion“ ausführen würde. Hiernach wäre eine Bewegung der Ganglienzellen bzw. der Ganglienzelldendriten innerhalb ihrer Umgebung möglich.

Die meisten Ganglienzellen in dieser Studie weisen anhand des Axonverlaufs, der Zellkörpermorphologie und anhand der Dendritenbaummorphologie Merkmale einer „abgebrochenen Aktion“ auf.

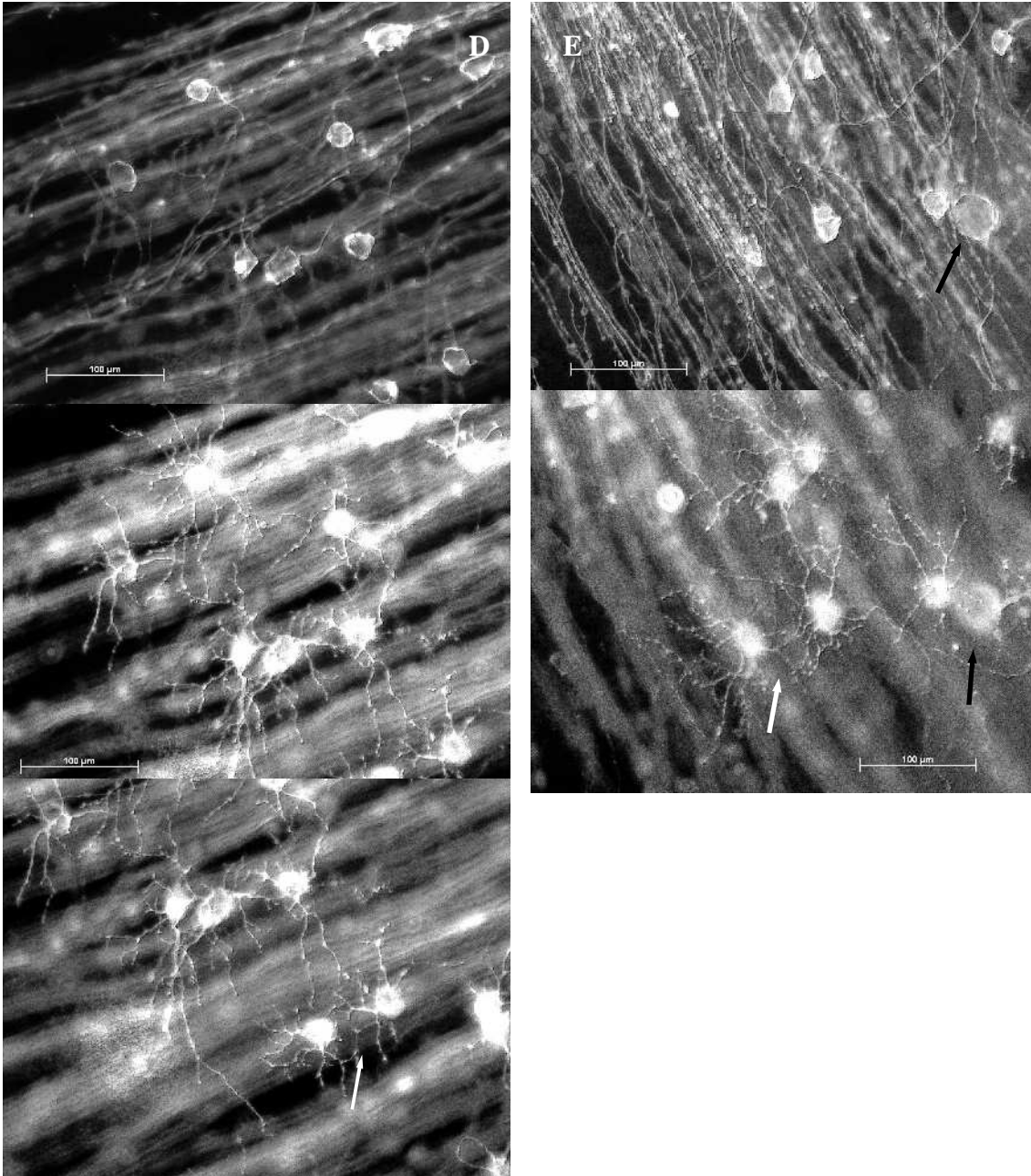
Auf manchen der unten aufgeführten Aufnahmen sind Gruppen von Ganglienzellen (**D** bis **J**) abgebildet. Diese haben Dendritenbäume, die sich mehr oder weniger überlappen. Die Abbildungen **A**, **B**, **D** bis **I2** stammen aus derselben Retina.



Bei diesen benachbarten Midgetzellen (A) und benachbarten Parasolzellen (B und C) ähneln sich die GZ in Zellkörperform, Dendritenbaum, Verzweigungsmuster, Verzweigungsebene und Dendritenbaumausrichtung sehr.

Die Parasolzellen B und C haben bistratifizierte Dendritenbäume. Die Axone auf Abbildung C weisen unregelmäßige und grobe Varikositäten auf.

Die Dendritenbäume (C) verzweigen sich gleichmäßig dicht.

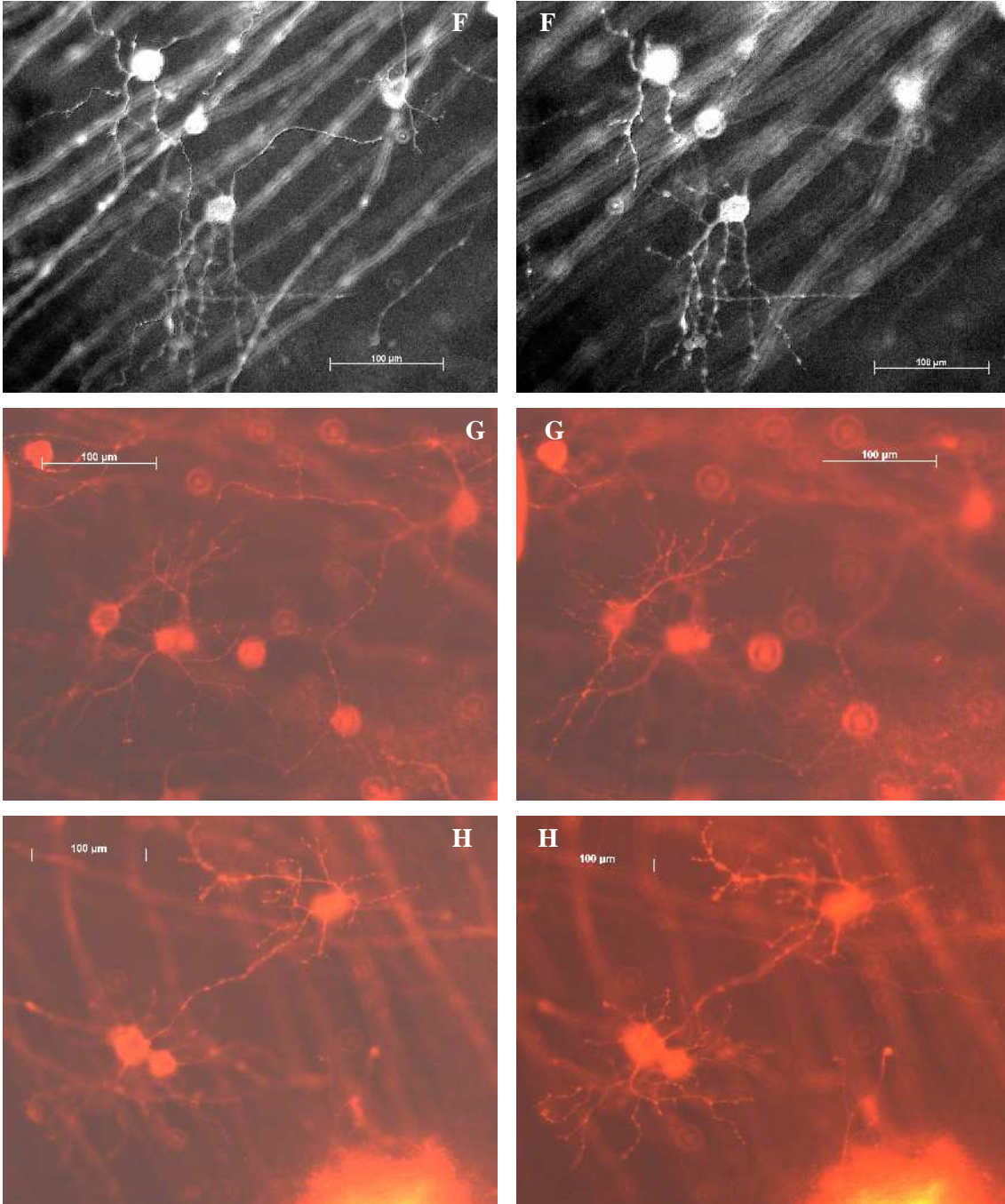


Die Aufnahmen **D** und **E** zeigen benachbarte Gruppen von GZ und die Überlappung ihrer Dendritenbäume. Manche der GZ haben viel Ähnlichkeit miteinander (weiße Pfeile).

Die GZ **E** (schwarze Pfeile) hat einen großen, aufgetriebenen Zellkörper und grobe Varikositäten. Diese GZ könnte nach Kolb et al. (1992) eine zentrale „M-Zelle“ sein.

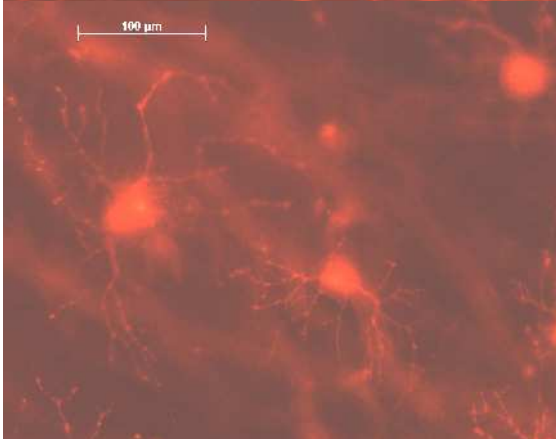
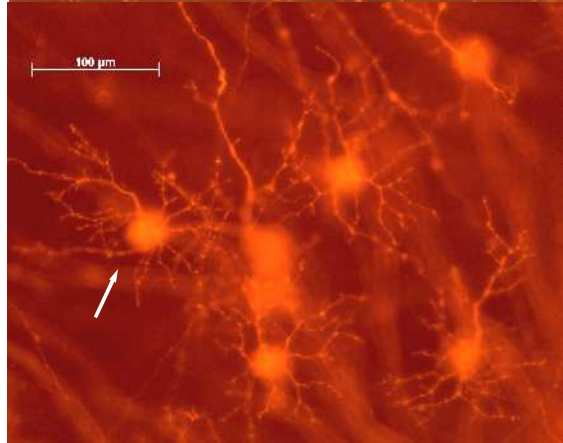
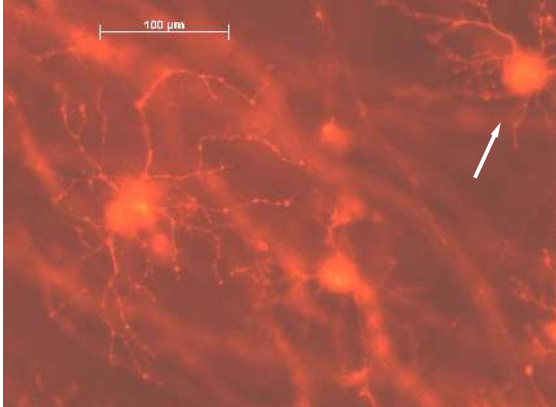
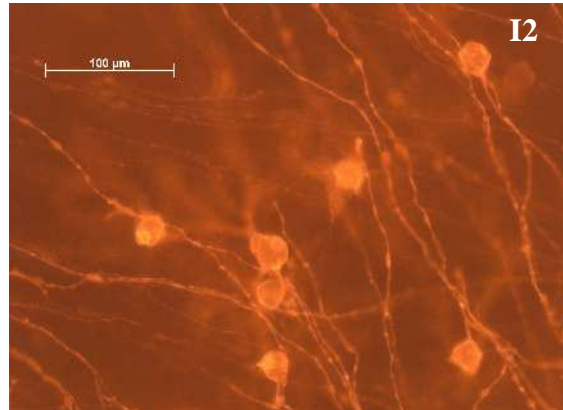
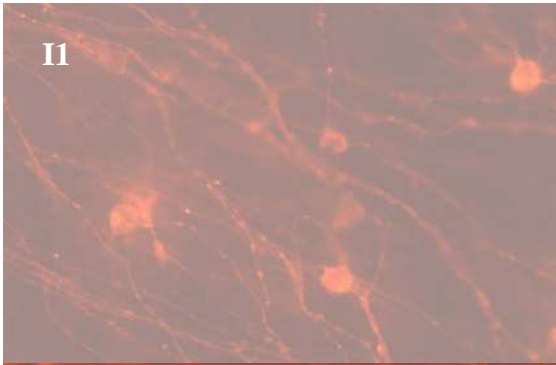
Die Zellen **D** und **F** weisen mehrere primäre Dendriten auf und sind somit Parasolzellen. Sie entsprechen den P2-Zellen oder den „small“ Parasolzellen bei Kolb et al. (1992) und Polyak (1941).

Im Gegensatz hierzu wurden einige dieser GZ bei Rodieck et al. (1985), bei Watanabe und Rodieck (1989) sowie bei Dacey (1993b) u.a. als Midgetzellen betrachtet.

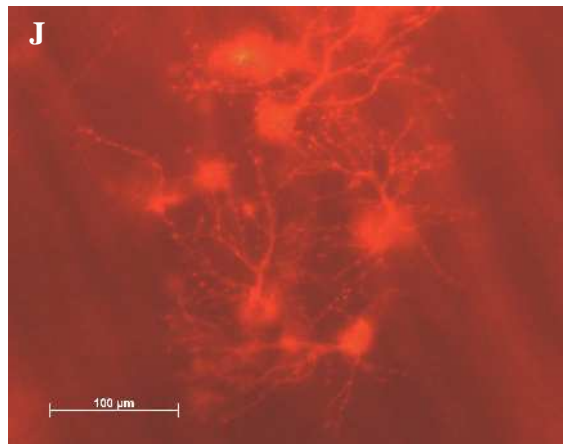
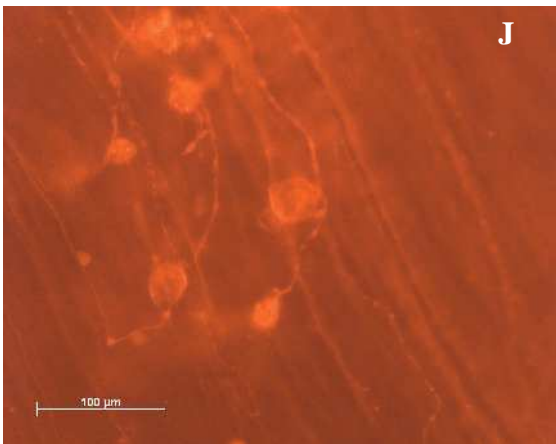


Die Aufnahme **F** zeigt Ganglienzellen mit Dendritenbäumen in unterschiedlichen Ebenen und unterschiedlicher Größe.

Die Aufnahmen **F** bis **I2** zeigen GZ derselben Retina. Die GZ weisen auffällige Kontakte ihrer Dendritenbäume auf. Die Varikositäten der GZ ähneln sich. Es kommen morphologisch sehr unterschiedliche Ganglienzellen verschiedener Größen nebeneinander vor.



Die Ganglienzellen von **I1** und **I2** sind benachbart und weisen eine variable Dendritenbaummorphologie auf. Die Ganglienzelle (weißer Pfeil) ist auf Abbildung **I1** und **I2** zu sehen. Die Ganglienzellen verzweigen sich in unterschiedliche Schichten der IPL. Die Zellkörper der Ganglienzellen auf Aufnahme **I1** und **I2** sind in der Dendritenbaumebene deutlich größer als in der Zellkörperebene.

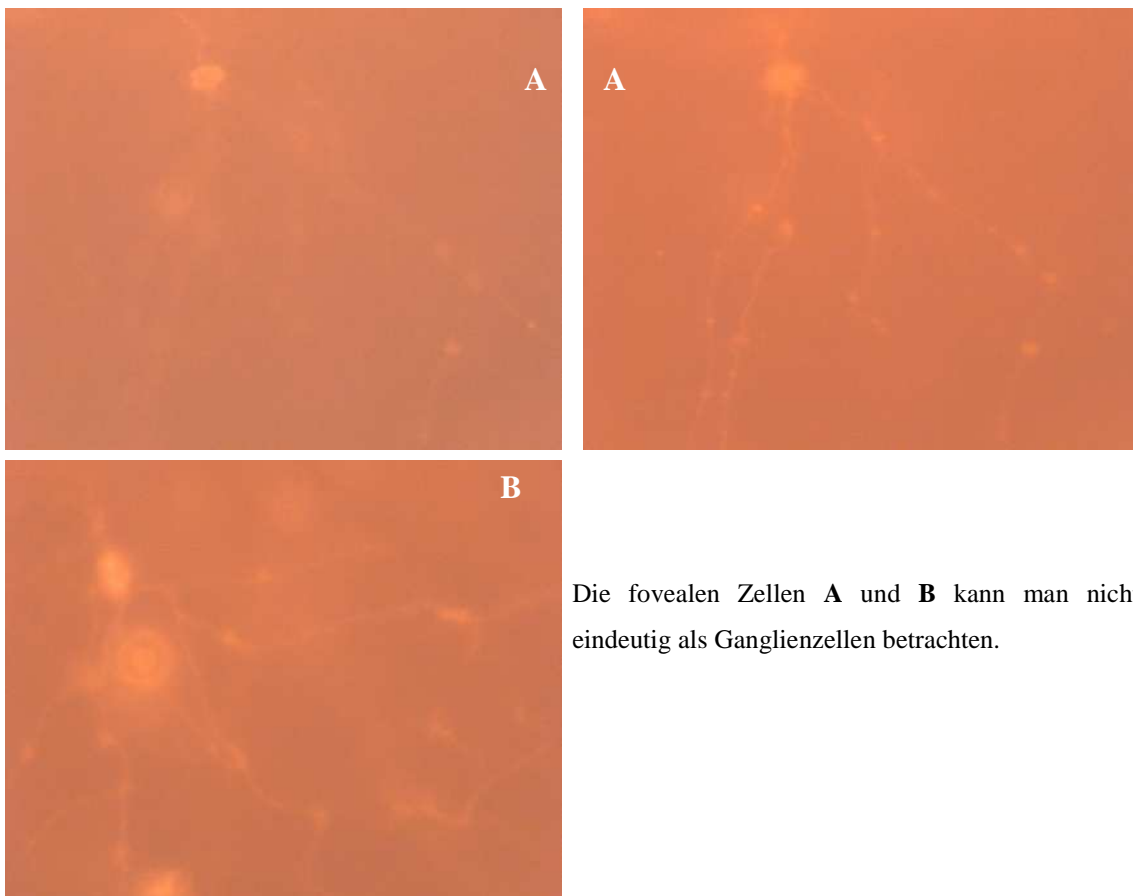


Die Aufnahme **J** zeigt Ganglienzellen aus dem zentralen nasalen Retina-Quadranten mit unterschiedlich großen Zellkörpern und auffällig groben primären Dendriten.

3.5.6 Besonderheiten in der Makula einer Retina

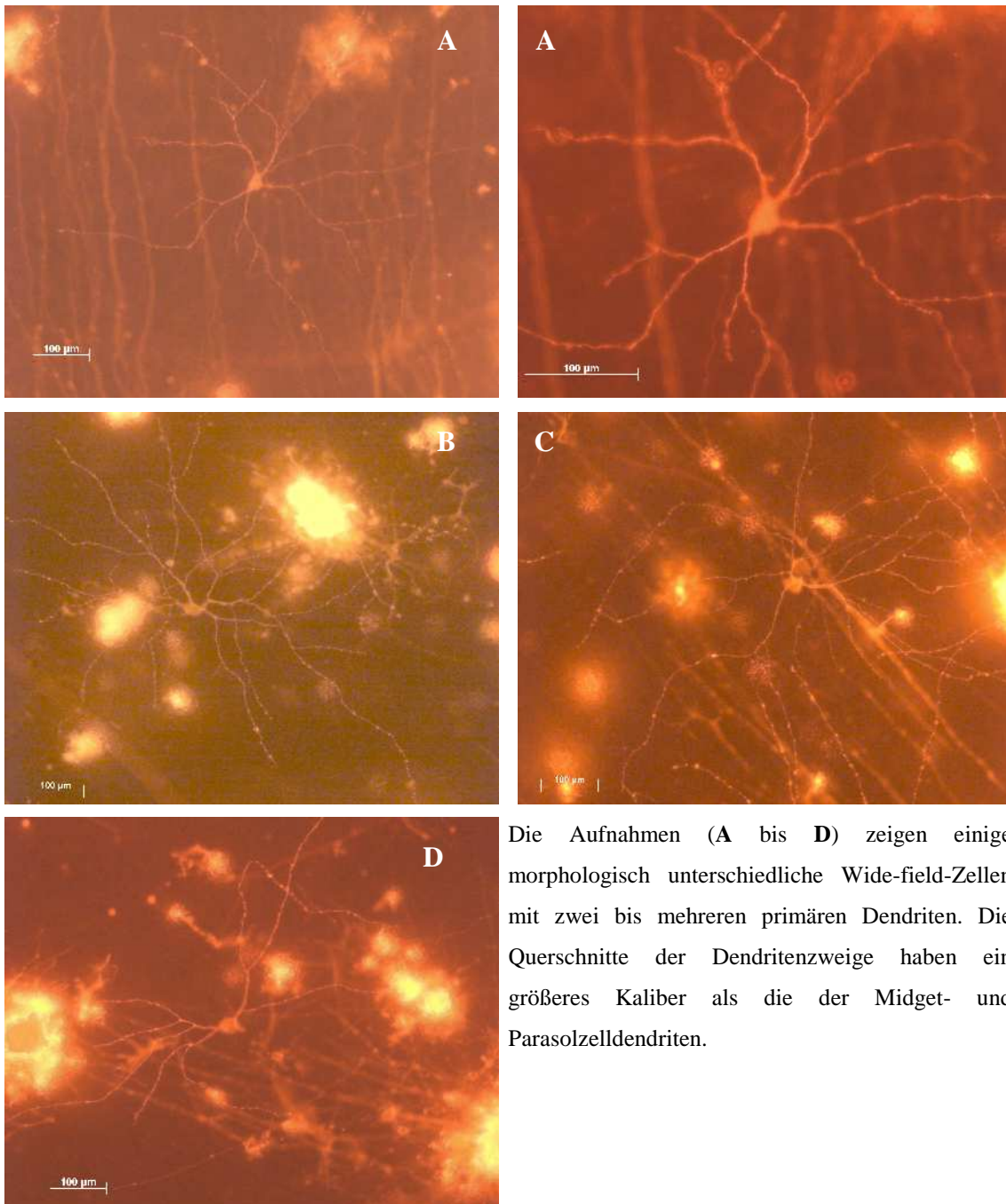
Die unten dargestellten Zellen **A** und **B** sind im Bereich der Fovea lokalisiert. Sie strahlen mit ihren Dendriten rund um die Foveola. Die Aufnahme dieser Zellen wurde durch die intensive Färbung und die Dicke der Netzhaut ziemlich erschwert. Dennoch zeigen ihre Dendriten und Varikositäten deutlich ähnliche Merkmale, so dass sie zu derselben Klasse gehören. Es ist zu betonen, dass der Dendritenbaum bei allen Zellen gegenüber dem Axon verzweigt.

Aufgrund der sich gegenüberliegenden Abgänge von Dendritenbaum und Axon und wegen der Größe des Dendritenbaums wurden Zellen im Bereich der Fovea von Affen bereits durch Leventhal et al. (1993) als foveale retinale Ganglienzellen beschrieben. Somit könnten die unten aufgeführten Zellen solche fovealen Ganglienzellen darstellen, obwohl deren Vorkommen beim Menschen noch nicht beobachtet wurde.



Die fovealen Zellen **A** und **B** kann man nicht eindeutig als Ganglienzellen betrachten.

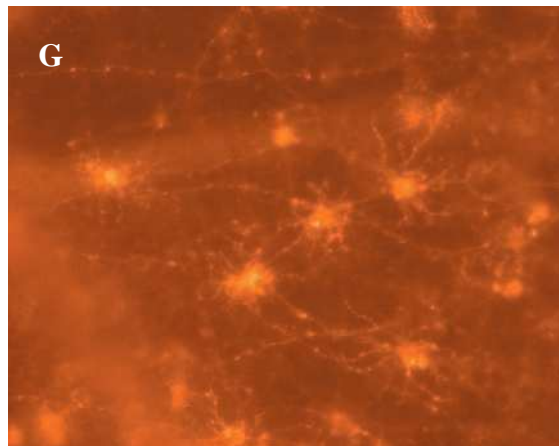
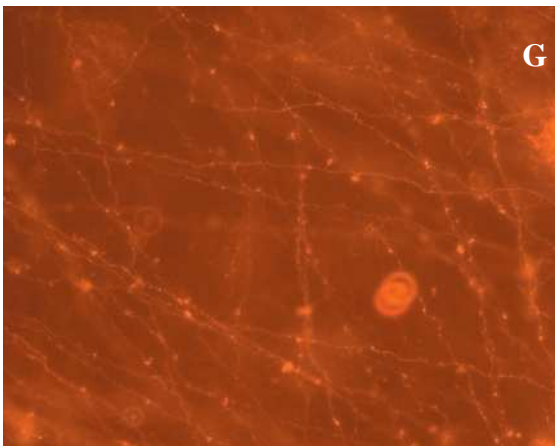
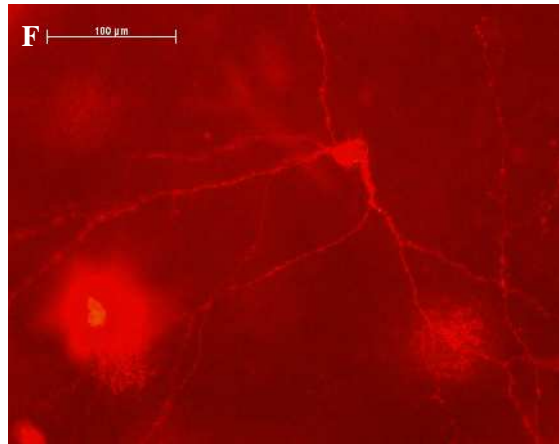
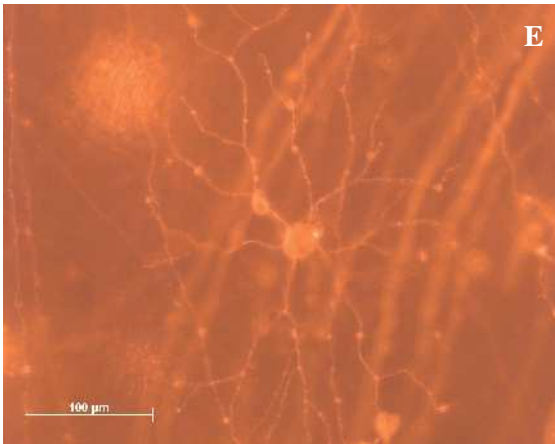
3.5.7 Exemplare von Wide-field-Zellen, Amakrine-Zellen und Horizontalzellen



Die Aufnahmen (A bis D) zeigen einige morphologisch unterschiedliche Wide-field-Zellen mit zwei bis mehreren primären Dendriten. Die Querschnitte der Dendritenzweige haben ein größeres Kaliber als die der Midget- und Parasolzellendendriten.

Die Wide-field-Zellen können – trotz unterschiedlicher Morphologie – infolge ihrer ausgeprägten Dendritenlänge und somit ihres größeren Dendritenbaums, ihrer gestreckten, seltenen und oberflächlich gelegenen Dendritenverzweigungen (nah in der Ebene der Ganglienzellkörper) unterschieden werden.

Die Zellen (A bis D) zeigen einige Merkmale von „Wide-field-Zellen“ bzw. „PT-sparse“-Zellen, die bereits in früheren Studien beschrieben wurden (Leventhal et al., 1981; Rodieck and Watanabe, 1993; Peterson and Dacey, 1998).



H

Aufnahme **E** zeigt eine „starburst“ ähnliche Amakrine-Zelle. Die Dendritenzweige haben einige auffällige Schwellungen.

Aufnahme **F** zeigt eine Amakrine-Zelle mit glatten Dendriten. Der gestreckte Verlauf sowie das Fehlen eines Axons sind typische Merkmale der Amakrinen-Zellen.

Vernetzte Axone der Horizontalzellen sind in Aufnahme **G** zu erkennen und eine Ebene tiefer die Horizontalzellen mit ihren großen Zellkörpern, die von radiären Dendriten umgeben sind.

Horizontalzellen mit kleineren Zellkörpern zeigt Aufnahme **H**. Die Dendritenzweige bei **H** sind im Vergleich zu **G** dünner und weisen weniger Schwellungen auf.

In dieser Studie zeigten manche Retinae vorwiegend Horizontalzellen mit auffälligen Schwellungen an den Dendriten und am Axon sowie einem aufgetriebenen Zellkörper (**H**). Andere Retinae hatten vorwiegend Horizontalzellen (**H**) mit dünnen, länglichen Dendriten und kaum Schwellungen an den Dendriten oder am Axon.

4 Diskussion

4.1 Zusammenfassung der Ergebnisse

In der Literatur konnte keine einheitliche Beschreibung der retinalen Ganglienzellen gefunden werden. Sie ist meines Erachtens aufgrund der mannigfaltigen Morphologie der Ganglienzellen auch nicht möglich. Es fiel mir in dieser Studie schwer, die aufgenommenen Ganglienzellen auch nur entsprechend der bisher publizierten Erkenntnisse zu beschreiben oder auch nur zuzuordnen. Die Mannigfaltigkeit ist sowohl innerhalb einer Retina als auch zwischen den Retinae mehrerer Individuen viel zu groß, um ein solches Ziel zu erreichen.

Ganglienzellen bilden höchstwahrscheinlich viele unterschiedliche Klassen mit unterschiedlichen spezifischen physiologischen Funktionen. Aufgrund mangelnder Kenntnis über deren Funktion und wegen der unzureichenden retinalen Ganglienzell-darstellung mit der sehr einfachen DiI-Methode, konnte auch hier keine einheitliche Klassifizierung erfolgen. Die DiI-Methode lässt nur eine jeweils geringe Anzahl von morphologisch unterschiedlichen Ganglienzellen einer Retina bzw. mehrerer Retinae erkennen. Die Applikation des lipophilen Fluoreszenzfarbstoffes DiI am Sehnervenstumpf bzw. an axotomierten Axonen hatte sich in bisherigen Studien als geeigneter Fluoreszenzmarker für die Darstellung von Nervenzellen erwiesen. Nachteil der Verwendung von DiI an der Netzhaut ist jedoch, dass sich nur ein kleiner Teil aller GZ der Retina anfärben lässt. Außerdem setzt diese Methode eine Axotomie der Projektionsneurone voraus (Mey and Thanos, 1993). Die daraus resultierende, stark schwankende Anzahl angefärbter GZ ist für eine reproduzierte Auswertung nicht im gewünschten Maße geeignet bzw. nicht ausreichend. Mit der DiI-Färbung kann man von den über eine Million retinalen GZ pro Retina nur eine minimale Anzahl groß darstellen. Von diesen wiederum können die meisten nicht ausgewertet werden.

Die Ergebnisse der DiI-Methode sind vergleichbar mit jenen neuroanatomischen Verfahren, die ebenfalls zur postmortalen Darstellung der Ganglienzellen verwendet wurden.

Hierzu gehören z. B. HRP, Neurobiotin-Färbung, Golgi-Färbung oder der retrograde Transport von Fluoreszenz-Farbstoffen (Bunt et al., 1975; Perry and Cowey, 1981; Thanos and Bonhoeffer, 1987; Thanos, 1988; Kolb et al., 1992; Dacey, 1993b; Silveira et al., 1994; Ghosh et al., 1996). Bessere und aussagekräftigere Ergebnisse lieferten jene

Verfahren, die Fluoreszenz-Farbstoffe und Horseradish-peroxidase-Methoden „in vivo“ verwendeten (Thanos and Bonhoeffer, 1987; Honig and Hume, 1986; Boycott and Wässle, 1974; Perry and Cowey, 1985; Peichl, 1989; Rodieck and Watanabe, 1993) und jene Verfahren, die Aussagen über die physiologische Funktion der Ganglienzellen machen konnten (Dacey and Lee, 1994; Dacey, 1996; Lee et al., 2000; Dacey, 2000; Diller et al., 2004).

Die postmortale Darstellung der GZ mit der DiI-Methode beinhaltet neben zahlreichen Artefakten, eine inkomplette morphologische Darstellung zahlreicher GZ sowie der GZ-Merkmale, wie z. B. des Zellkörpers und der Dendritenzweige. Alle GZ in dieser Studie zeigen abrupt endende Dendritenzweige unterschiedlichen Kalibers bis zum kompletten Fehlen eines vollständigen Dendritenbaums, obwohl Zellkörper und Axon gut dargestellt werden konnten. Meines Erachtens ist die DiI-Methode nur zur groben Darstellung zufällig axotomierter Ganglienzellen geeignet. Sie lässt weder eine Aussage über Zusammenhang, Geflechtbildung, noch eine gezielte Darstellung der GZ zu. Hiernach eignet sich die DiI-Methode besonders für die grobe Darstellung der großen Ganglienzellmerkmale. Für die Darstellung feiner Ganglienzellmerkmale müssen andere Methoden entwickelt werden, mit denen man bessere Aussagen hinsichtlich Morphologie und Geflechtbildung zwischen den einzelnen GZ und retinalen Zellen machen kann. Ob dies je gelingen wird, wird Aufgabe zukünftiger Experimente sein. Damit man überhaupt die Aufgabe der einzelnen retinalen Ganglienzellen verstehen kann, müssen neuroanatomische Verfahren entwickelt werden, die die Aktionen bzw. Geflechtbildungen der retinalen Zellen „in vivo“ beobachten lassen.

Im Grunde genommen, bin ich weder mit der in dieser Arbeit vorgenommenen Bestimmung der gemessenen Parameter, mit der Klassifizierung der GZ, noch mit der Auswertung der Ganglienzellen in bisherigen Studien einigermaßen zufrieden. Die Mannigfaltigkeit der Morphologie von zufällig angefärbten Ganglienzellen lassen eine ausreichende und eine eindeutige Klassifikation der Ganglienzellen nicht zu.

4.2 Vergleich der morphometrischen Parameter

Vergleicht man die Ergebnisse bzw. morphometrischen Daten dieser Studie mit den Resultaten anderer Autoren, präsentiert sich eine Fülle unterschiedlicher Daten (Thanos et al., 1991; Dacey and Petersen, 1992; Kolb et al., 1992; Peterson and Dacey, 1998). Die Durchschnittswerte der Dendritenverzweigung, der Zellkörper- und Dendritenbaumparameter – wie Durchmesser, Umfang, Fläche – unterscheiden sich bei diesen Autoren ebenfalls voneinander. Die auf den ersten Blick widersprüchlichen Ergebnisse lassen sich wie folgt erklären:

4.2.1 Vergleich der Zellkörperparameter

Eine Darstellung der Ganglienzellkörper und sogar des Nukleolus ist mit der DiI-Methode sehr gut möglich gewesen. Meistens wurden in dieser Studie die Zellkörperparameter in der Ebene bestimmt, wo der Zellkörperumriss ohne die Dendritenbaumebene aufgenommen wurde. Wie man den oben dargestellten Abbildungen entnehmen kann, zeigt ein Zellkörper in den verschiedenen Ebenen unterschiedlich große Zellkörperumrisse. Des Weiteren konnte man beobachten, dass die Größe der Zellkörperparameter eine Abhängigkeit von der DiI-Intensität mit unterschiedlicher Fluoreszenz-Belichtung zeigte.

Im Gegensatz zu bisherigen Studien ergeben sich in dieser Studie (Tabelle 1) für die Durchschnittswerte und Standardabweichungen der Zellkörperparameter sowohl der Midgetzellen als auch der Parasolzellen keine signifikanten Unterschiede:

Tabelle 1	Midgetzellen	Parasolzellen
k. Zellkörperdurchmesser (μm)	$22,1 \pm 3,7$ (Range 13,8–34,5)	$22,5 \pm 3,8$ (Range 14,0–54,7)
g. Zellkörperdurchmesser (μm)	$29,6 \pm 5,0$ (Range 18,5–51,6)	$29,9 \pm 4,8$ (Range 19,9–71,0)
Zellkörperumfang (μm)	$86,2 \pm 13,7$ (Range 54,4–138,8)	$87,5 \pm 13,4$ (Range 58,2–212,0)
Zellkörperfläche (μm^2)	$471,9 \pm 153,4$ (R. 177,3–1075,2)	$484,4 \pm 173,3$ (R. 209,4–2701,8)
Anzahl	n = 202	n = 388

In bisherigen Studien (Leventhal et al., 1981; Dacey and Petersen, 1992; Kolb et al., 1992; Dacey, 1993b; Dacey and Lee, 1994; Silveira et al., 1994; Ghosh et al., 1996) hatte man deutlich größere Durchschnittswerte für die Zellkörper der Parasolzellen als für die der Midgetzellen bestimmt, so dass man Midgetzellen als die GZ mit dem kleineren Zellkörper definierte. Unter anderem wurde auch über eine Zunahme der

Zellkörpergröße mit zunehmender zentraler Entfernung berichtet, die hier nicht bestätigt werden konnte (Polyak, 1941; Peichl, 1989; Rodieck et al., 1985; Dacey and Petersen, 1992; Silveira et al., 1994; Ghosh et al., 1996). In dieser Studie zeigten die GZ unabhängig von ihrer Lokalisation, mit Ausnahme der fovealen und der sehr zentralen GZ, minimale Unterschiede hinsichtlich der Durchschnittswerte der morphometrischen Zellkörperparameter.

Die fovealen GZ und auch die sehr zentralen GZ wurden in dieser Studie nicht berücksichtigt. Hierdurch erklären sich auch die größeren Durchschnittswerte der Zellkörperparameter in dieser Studie. Dacey (1993b) bestimmte Durchschnittswerte für die Zellkörperdurchmesser der ON-Midgetzellen von $18,6 \pm 2,3 \mu\text{m}$, für die der OFF-Midgetzellen von $17,4 \pm 2,3 \mu\text{m}$; Thanos et al. (1991) gaben für „large parasol like GZ“ Durchschnittswerte für den Zellkörperdurchmesser von $26 \pm 8 \mu\text{m}$ an.

Es wurden bei Kolb et al. (1992) Zellkörperdurchmesser zwischen 25 und 30 μm für M-Zellen („M-type“) oder große („large“) Parasolzellen bzw. Riesenzellen („giant cells“) bestimmt.

Im Vergleich zu diesen Ergebnissen liegen die Durchschnittswerte in dieser Studie dazwischen (siehe Tabelle 1). Im Gegensatz zu bisherigen Studien wurden in dieser Studie sowohl der kleine als auch der große Zellkörperdurchmesser bestimmt. Des Weiteren unterliegt die Auswahl der morphologisch ausgewerteten Zellen subjektiven Kriterien. Man ist geneigt die größeren, besser dargestellten GZ in die Auswertung einzubeziehen. Wäre das Auswahlkriterium, vorwiegend GZ mit kleinen bzw. großen Zellkörpern auszuwählen, hätte man sowohl für die Zellkörper als auch für die Dendritenbäume sicherlich andere Durchschnittswerte bekommen. So lassen sich die Ergebnisse in dieser Studie als auch in bisherigen Studien erklären.

4.2.2 Dendritenbaumparameter im Vergleich

Die Dendritenbaumparameter unterscheiden sich in dieser Studie (Tabelle 2) ebenfalls von den Ergebnissen anderer Forscher.

Tabelle 2	Midgetzellen	Parasolzellen
k. Dendritdurchmesser (μm)	111,6 \pm 46,0 (Range 12,3–263)	156,1 \pm 59,7 (Range 32,5–428,7)
g. Dendritdurchmesser (μm)	178,8 \pm 68,2 (Range 30,2–404,2)	242,5 \pm 85,5 (Range 55,9–770,4)
Dendritumfang (μm)	494,3 \pm 188,3 (R. 72,8–1177,9)	677,7 \pm 236,0 (R. 156,0–2039,7)
Dendritfläche (μm^2)	15268,0 \pm 11478,0 (Range 252,0–71526,5)	29190,6 \pm 21948,7 (Range 1238,2–224618,0)
Anzahl	n = 202	n = 388

Im Gegensatz zu bisherigen Studien und zu den Zellkörperparametern, ergeben sich in dieser Studie für die Dendritenbaumparameter sehr große Standardabweichungen. Diese lassen sich durch die ausgeprägte Variabilität der unterschiedlichen Dendritenbäume und als Folge der in dieser Studie vorgenommenen vereinfachten GZ-Klassifikation erklären.

Des Weiteren ist in dieser Studie, im Unterschied zu anderen Studien, eine Unterklassifizierung der Midget- und Parasolzellen aufgrund ihrer Dendritenbaumgröße nicht vorgenommen worden (Kolb et al, 1992; Dacey, 1993b u.a.).

Im Vergleich zu bisherigen Studien wurden hier (siehe Tabelle 2) erheblich größere Dendritenbaumparameter bestimmt. Die Resultate sind Folge der mangelnden Unterklassifizierung sowohl der Midget- als auch der Parasolzellen hinsichtlich ihrer Dendritenbaumgröße. Würde man die Parasolzellen oder die Midgetzellen mit etwa ähnlicher Dendritenbaumgröße, ohne Rücksicht auf ihre Dendritenbaummorphologie, morphometrisch unterklassifizieren, dann hätte man sicherlich kleinere Standardabweichungen und Ganglienzellklassen mit kleineren und größeren Dendritenbaumparametern.

Bei Thanos et al. (1991) wurden für Parasolzellen (n = 163) eine Dendritenbaumfläche von 1378 μm^2 (in der Nähe der Fovea) bis 14186 μm^2 (im Bereich der Ora serrata) und ein Dendritenbaumdurchmesser zwischen 59 und 188 μm angegeben. Für „large parasol-like“ Ganglienzellen (n = 55) oder „giant“ Ganglienzellen wurden Durchschnittswerte für den Dendritenbaumdurchmesser von 280 \pm 65 μm (Range 160–350 μm) angegeben. Für Midgetzellen lagen die angegebenen Dendritenbaumflächen bei 1110 μm^2 (im Bereich der Fovea) bis 11160 μm^2 (in der peripheren Retina).

Des Weiteren wurden Werte für die Dendritenbaumdurchmesser der Midget-a-Zellen zwischen 20 und 150 μm und für die der Midget-b-Zellen zwischen 20 und 165 μm angegeben.

Dacey und Petersen (1992) berichteten von einer ON-OFF-Asymmetrie bei Parasol- und bei Midgetzellen. Wobei die ON-Midgetzellen und die ON-Parasolzellen größere Durchschnittswerte ihrer Zellkörper- und Dendritenbaumparameter zeigten als ihre OFF-Gegenspieler.

Die Unterschiede sowohl innerhalb einer Spezies als auch zwischen den verschiedenen Spezies sind zum einen Folge der ausgeprägten morphologischen Variabilität der Ganglienzellen und zum anderen von der jeweiligen subjektiven Klassifizierung der Ganglienzellen abhängig.

4.2.3 Dendritenverzweigung im Vergleich

Die Bestimmung der Anzahl der Dendritenverzweigungen wurde in dieser Studie anhand der Ganglienzellbilder vorgenommen. Die Ganglienzellbilder zeigen nicht die sehr feinen Dendritenzweige, die bei fluoreszenzmikroskopischen Aufnahmen gesehen werden konnten. Eine Zählung der Dendritenverzweigungen während des Mikroskopierens ist nicht möglich bzw. sinnvoll, da es besonders bei längerer Belichtung zum Ausbleichen der feinen Dendritenzweige kommt. Außerdem ist eine komplette bzw. eine gezielte Darstellung der Dendritenzweige mit der DiI-Methode nicht möglich. Entsprechend ergeben sich in dieser Studie deutlich kleinere Durchschnittswerte für die Verzweigungshäufigkeit der Parasolzellen und Midgetzellen (Midgetzellen: $16,8 \pm 9,3$, Range 2–66; Parasolzellen: $25,6 \pm 12,5$, Range 5–66). Ähnliche Werte wurden bei Peterson und Dacey (1998) für die „giant very sparse“ GZ ($17 \pm 2,7$) und für die „large very sparse“ Ganglienzellen ($33 \pm 5,0$) bestimmt.

Bei Peterson und Dacey (1998) wurden für „large dense“, „sparse“ und „large moderate“ GZ mit $129 \pm 17,9$ sehr hohe Durchschnittswerte für die Verzweigungshäufigkeit angegeben. Ein Vergleich der Dendritenverzweigungshäufigkeit kommt meines Erachtens zwischen Midgetzellen sowie Parasolzellen und den Wide-field-Zellen nicht in Frage.

Bei anderen Spezies (Katzen, Primaten der Gattung Cebus und Aotus) gaben Silveira et al. (1994) Verzweigungshäufigkeiten für „Midget-ähnliche“ GZ mit Werten zwischen

253 und 308 sowie für „Parasol-ähnliche“ GZ mit Werten zwischen 190 und 440 an. Im Vergleich dazu musste man auch in dieser Studie bei menschlichen Midget- und Parasolzellen von einer deutlich höheren Verzweigungshäufigkeit ausgehen.

Folgte man der These, dass die Spines (dornartige Anhängsel), die entlang der Dendriten vorkommen, inkomplett dargestellte Dendritenzweige sind, und dass die abrupt endenden Dendritenzweige weitere, nicht mit dieser Methode darstellbare Zweige haben, so hätte man auch in dieser Studie deutlich höhere Verzweigungshäufigkeiten bekommen. Einige der möglichen Erklärungen für die in dieser Studie festgestellte geringe Verzweigungshäufigkeit liegen zum einen darin, dass die sehr feinen, abgebrochenen und inkomplett dargestellten Dendritenzweige morphometrisch keine Berücksichtigung fanden. Hieraus ergeben sich konsequenterweise kleinere Durchschnittswerte für die Dendritenverzweigungshäufigkeit aller Ganglienzellen. Man muss annehmen, dass die Dendritenverzweigung ein konvolutartiges Gebilde ist, dessen gesamte Darstellung bis zur Synapsenbildung bisher mit keiner Methode gelungen ist.

Die Ergebnisse sowohl dieser als auch bisheriger Studien unterliegen sehr stark der zugrunde liegenden Kriterien und subjektiven Auswahlkriterien der ausgewerteten GZ.

4.3 Klassifizierung der Ganglienzelltypen

Eine Klassifizierung würde bedeuten, dass Ganglienzellen, deren Dendritenbaum, Zellkörperform und Verzweigungsmuster sowie Verzweigungsdichte sich ähneln, in einer Gruppe zusammengefasst werden, um sie einheitlich beschreiben zu können. Solche GZ würden höchstwahrscheinlich auch ähnliche physiologische Funktionen ausführen.

In dieser Studie ist es mir teilweise gelungen, die Ganglienzellen aufgrund der primären Dendriten zu klassifizieren. Dadurch konnten Ganglienzellen, die sich weitgehend gleichen u. a. einer Untergruppe zugeordnet sowie unterschiedlich große GZ in einer Klasse zusammengefasst werden. Aufgrund dieser Klassifizierung ist es nicht möglich gewesen, die parametrischen Daten entsprechend dieser Untergruppierung auszuwerten und graphisch darzustellen.

Die meisten Forscher haben die parametrischen Daten des Dendritenbaums sowohl der Midgetzellen, Parasolzellen als auch anderer Ganglienzellen von der Fovea aus, in einer

zunächst stetigen Zunahme ihrer Dendritenbaumgrößen in Abhängigkeit von der Exzentrizität graphisch darstellen können (Kolb et al., 1992; Dacey and Petersen, 1992; Dacey, 1993b; Rodieck and Watanabe, 1993; Ghosh et al., 1996; Peterson and Dacey, 1999).

Im Gegensatz hierzu zeigten sich in dieser Studie bei der graphischen Darstellung der Dendritenbaum- und Zellkörperparameter, in Abhängigkeit von der Exzentrizität, nicht die typischen Gruppierungen der Ganglienzellen, die bei Dacey und Petersen (1992) sowie bei Rodieck und Watanabe (1993) anhand der Streudiagramme veranschaulicht wurden. Dies liegt zum einen daran, dass in dieser Studie die Exzentrizität sehr ungenau bestimmt wurde, und zum anderen daran, dass die fovealen GZ und die sehr zentralen Ganglienzellen nicht berücksichtigt werden konnten.

Die meisten zentralen Ganglienzellen, die in dieser Studie ausgewertet wurden, entstammten einem Bereich peripher der Fovea bzw. der Papille. Der Grund liegt darin, dass Aufnahmen der sehr zentral lokalisierten Ganglienzellen aufgrund der Netzhautdicke (infolge ausgeprägter Ganglienzellansammlung) sehr erschwert waren (Conradi and Sjöstrand, 1990; Curcio and Allen, 1990; Wässle et al., 1990). Außerdem überdeckte die intensive DiI-Diffusion zentral die Ganglienzellen.

Im Vergleich zu bisherigen Studien wurde in allen Retina-Quadranten eine Zunahme des Dendritenbaums und teilweise – mit zunehmender Entfernung von der Papille – dessen Verzweigungshäufigkeit beobachtet. Peripher konnten ebenfalls kleine GZ, die in ihrer Dendritenbaumgröße zentralen GZ ähnelten, neben sehr großen Ganglienzellen beobachtet werden. Eine Zunahme der Zellkörperparameter mit der Entfernung konnte nicht so eindeutig festgestellt werden, wie dies in bisherigen Studien (Leventhal et al., 1981; Dacey and Petersen, 1992; Dacey, 1993b; Ghosh et al., 1996) belegt wurde. Denn es kommen sowohl zentral GZ mit kleinen Zellkörpern als auch GZ mit sehr großen Zellkörpern nebeneinander vor. Auffällig war auch, dass einige Retinae vorwiegend kleine und andere vorwiegend große Zellkörper aufwiesen. Die großen Parasolzellen und Midgetzellen wiesen mehr Dendritenverzweigungen auf. Würde man dies in Abhängigkeit zur Dendritenbaumfläche setzen, wären die kleinen GZ dichter verzweigt. Von einer Einteilung der Ganglienzellen in „inner-stratified“ und „outer-stratified“ Midgetzellen sowie in „inner-stratified“ und „outer-stratified“ Parasolzellen (Dacey and Petersen, 1992; Dacey, 1993b u.a.) wurde in dieser Studie Abstand genommen, da hier keine eindeutige Schichtung der IPL bestimmt wurde.

Die meisten als „inner-stratified“ Midgetzellen klassifizierten GZ bei Dacey (1993b) wurden sowohl in dieser Studie als auch in den meisten bisherigen Studien zu den Parasolzellen gezählt. Damit lassen sich auch die minimalen Unterschiede der Zellkörperparameter zwischen den Midget- und den Parasolzellen erklären.

Schließlich wurde hier auch keine Unterteilung der Parasolzellen in Subpopulationen vorgenommen, wie bei Polyak (1941) und Thanos et al. (1991).

Eine graphische Darstellung der Midget- und Parasolzellenparameter aufgrund der bisherigen Definition und entsprechenden Gruppierung ist zwar in dieser Studie vorgenommen worden, war jedoch aufgrund der morphologischen Streubreite meines Erachtens nicht ausreichend. Ein Grund dafür liegt darin, dass eine eindeutige morphologische Klassifizierung in Midget- und Parasolzellen allein nicht möglich ist. Dass die so klassifizierten GZ tatsächlich in die entsprechenden Schichten des CGL projizieren oder die entsprechenden Aufgaben ausführen, kann nur aufgrund der Aussagen vorliegender Studien vermutet werden (Leventhal et al., 1981; 1993; Rodieck and Watanabe, 1993; Dacey and Petersen, 1992; Dacey, 1993b).

Eine Gruppierung der retinalen Ganglienzellen in Midgetzellen, Parasolzellen und koniozellulären GZ allein aufgrund ihrer Projektion in den entsprechenden Schichten des CGL, wie bisher vorgenommen, ist meiner Ansicht nach ebenfalls nicht ausreichend. Um eine bestimmte Klassifizierung vornehmen zu können, müssen meiner Meinung nach einheitliche, morphologische und physiologische Übereinstimmungen der Ganglienzellen gefunden werden. Die Klassifizierung der menschlichen Ganglienzellen wurde in vorliegenden Studien in Anlehnung an GZ anderer Säugtierarten, besonders an die der Primaten, vorgenommen. Sowohl bei Menschen als auch bei Primaten ergeben sich hinsichtlich der Dendritenbaumgröße der Midgetzellen keine signifikanten Unterschiede. Im Gegensatz hierzu, sind die menschlichen Parasolzellen und bistratifizierten Ganglienzellen größer als die der Primaten (Dacey and Petersen, 1992; Dacey, 1993b).

Die subjektive Auswahl, Klassifizierung und die unterschiedliche Beschreibung und Benennung der Ganglienzellen in bisherigen Studien hat dazu geführt, dass eine eindeutige, einheitliche Klassifizierung bestimmter ähnlicher GZ nicht vorgenommen wurde.

Die morphologische Beschreibung der GZ in bisherigen Studien basierte nur auf in vitro fixierten GZ. Eine Vorstellung über die Variabilität der Morphologie und somit Aktion der GZ „in vivo“ findet im Rahmen von physiologischen Experimenten statt. Des Weiteren wird es Aufgabe zukünftiger Experimente werden, die Interaktionen und Funktionen der retinalen Zellen zu entschlüsseln. Aufgrund der Beobachtung, dass die meisten GZ eine Art „Bewegungsabbruch“ bzw. Anzeichen eines in Aktion befindlichen „Merkmals“ an ihrem Dendritenbaum und in ihrem Axonverlauf zeigen, kann man solche Vermutungen annehmen. Man kann annehmen, dass die retinalen Ganglienzellen sich nicht nur in der Ganglienzellschicht in lediglich einer Ebene, sondern mit ihren Dendriten in unterschiedlichen Schichten der IPL „in vivo“ bewegen. Genau betrachtet sind die Dendriten der GZ niemals in einer gleichen Ebene lokalisiert. Da die Ganglienzellen „in vivo“ auch nicht starr sein können, wäre vermutlich eine Veränderung ihrer Position und Form möglich. In Abhängigkeit von der morphologischen Form des Axons, des Zellkörpers und des Dendritenbaums kann dieser Positionswechsel unterschiedlich groß sein. Bei den Dendriten kann man sogar annehmen, dass sie ständig ihre Länge und somit Form verändern, so dass sie eine unterschiedlich große Fläche beanspruchen. Mit den Veränderungen der Dendriten, besonders der primären Dendriten und Axone können unterschiedliche Positionen und unterschiedliche Verlaufsrichtungen angenommen werden. Eine Veränderung der Zellkörperform ist ebenfalls möglich, denn nur so kann man die mannigfaltigen Formen der Zellkörper erklären. Zu dieser Annahme komme ich, weil viele Zellen, die ich aufgenommen hatte, eine Art „Bewegungsabbruch“ zeigten. Bei manchen Ganglienzellen war dies stark ausgeprägt, bei anderen weniger. Dazu gehören die Ganglienzellen mit gebogenen und geknickten, hackenförmigen Dendriten. Die Dendriten solcher GZ ähneln „vom Wind aufgewirbelten Baumästen“.

Im Gegensatz dazu gibt es auch Ganglienzellen, die anscheinend einen ruhigen Verharrungszustand zeigen. Die Größe, die Fläche, der Umfang und der Durchmesser des Dendritenbaums und des Zellkörpers unterliegen höchstwahrscheinlich ständigen morphologischen Veränderungen.

4.4 Pathologische Veränderungen der Ganglienzellschicht

Die retinalen Ganglienzellen konnten im Rahmen mehrerer Erkrankungen, z. B. infolge von Systemerkrankungen wie Diabetes mellitus (Licht et al., 2000; Zhang et al., 2000), retinaler Ischämie (Selles et al., 1996; Joo et al., 1999) und besonders infolge eines Glaukoms (Glowinsky et al., 1991; Vickers et al., 1995; Wygnansky et al., 1995), durch Apoptose degenerieren und zugrunde gehen. Beim Glaukom kommt es im Rahmen des Krankheitsprozesses zur Schädigung aller Ganglienzelltypen. Vor allem werden größere Ganglienzellen zuerst geschädigt (Quigley et al., 1987). Hierfür gibt es verschiedene Begründungen. Zum einen vermutet man bei größeren Ganglienzellen ein stärkeres Nährstoffdefizit bei hohen Augeninnendruckwerten und/oder verminderter okulärer Perfusion. Zum anderen konnte gezeigt werden, dass größere Ganglienzellen sensibler gegenüber der Glutamatvermittelten Neurotoxizität sind (Caprioli and Kitano, 1993; Dreyer et al., 1994; Osborne et al., 1999). Demnach sind die meisten Parasolzellen betroffen, aber auch die größeren koniozellulären Zellen und Midgetzellen (Johnson, 1994). Die kleinen bistratifizierten Ganglienzellen (small bistratified ganglion cells) weisen besonders frühe pathologische Veränderungen auf. Bei der Alzheimerschen Erkrankung kommt es besonders zu einer Abnahme der zentralen Ganglienzelldichte (Lu et al., 2000).

In dieser Studie konnten aufgrund der Morphologie der GZ, die zahlreiche postmortale Degenerationserscheinungen zeigten, keine Rückschlüsse über pathologische Mechanismen bzw. Veränderungen „in vivo“ gezogen werden.

Durch die morphologische Mannigfaltigkeit und aufgrund der zahlreichen Degenerationserscheinungen in allen Retinae und innerhalb einer Retina ist bzw. wird eine Unterscheidung degenerierter GZ infolge lokaler und systemischer Erkrankungen sehr erschwert.

Zum gegenwärtigen Zeitpunkt und aufgrund der Beobachtungen in dieser Studie ist die hier angewendete, neuroanatomische Technik der Fluoreszenzfärbung allein nicht geeignet, aussagekräftige Rückschlüsse über degenerierte Ganglienzellen infolge bestimmter systemischer oder lokaler Erkrankungen zu machen.

5 Literaturverzeichnis

Bartlett WP, Banker GA (1984) An electronmicroscopic study of the development of axona and dendrites by hippocampal neurons in cultures. *J. Neurosci.* 4: 1944–1953

Boycott BB, Dowling JE (1969) Organization of the primate retina: Light microscopy. *Philosophical transactions of the Royal Society, London, Series B* 255: 109–184

Boycott BB, Wässle H (1974) The morphological types of ganglion cells of the domestic cat's retina. *J. Physiol. (Lond)* 240: 397–419

Boycott BB, Hopkins JM, Sperling HG (1987) Cone connections of the horizontal cells of the rhesus monkey's retina. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 229: 345–379

Boycott BB, Wässle H (1991) Morphological classification of bipolar cells of the primate retina. *European Journal of Neuroscience* 3: 1069–1088

Bunt AH, Hendrickson AE, Lund JS, Lund RD, Fuchs AF (1975) Monkey retinal ganglion cells: morphometric analysis and tracing of axonal projections with a consideration of the peroxidase technique. *J. Comp. Neurol.* 164: 265–286

Cajal SR (1893) *La rétine des vertébrés. La Cellule* 9: 119–257, translated into English by McGuire D, Rodieck RW, in: *The Vertebrate Retina. Principles of Structure and Function*, San Francisco, California: W.H. Freeman, 1973.

Calkins DJ, Thornton JE, Pugh EN (1992) Monochromatism determined at a long-wavelength/middle-wavelength cone-anatagonistic locus. *Vision Res.* 32: 2349–2367

Calkins DJ, Schein SJ, Tsukamoto Y, Sterling P (1994) M and L cones in macaque fovea connect to midget ganglion cells by different numbers of excitatory synapses. *Nature* 371: 70–72

Calkins DJ, Meszler LB, Hendry SHC (1997) Multiple ganglion cell types express the a subunit of type II calmodulin-dependent protein kinase in the primate retina. *Soc. for Neurosci. Abstr.* 23p. 729

Calkins DJ, Tsukamoto Y, Sterling P (1998) Microcircuitry and mosaic of a blue/yellow ganglion cell in the primate retina. *J. Neurosci.* 18: 3373–3385

Caprioli J, Kitano S (1993) Large retinal ganglion cells are more susceptible to excitotoxic and hypoxic injury than small cells. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 34: 1429–1434

Carroll EW, Wong-Riley MT (1984) Quantitative light and electron microscopic analysis of cytochrome oxidase-rich zones in the striate cortex of the squirrel monkey. *J. Comp. Neurol.* 222: 1–17

Casagrande VA (1994) A third parallel visual pathway to primate area V1. *Trends Neurosci.* 17: 305–310

- Conradi N, Sjöstrand J (1993) A morphometric and stereologic analysis of ganglion cells of the central human retina. *Graefes Arch. Clin. Exp. Ophthalmol.* 231: 169–174
- Cowey A, Stoerig P, Bannister M (1994) Retinal ganglion cells labelled from pulvinar nucleus in macaque monkeys. *Neuroscience* 61: 691–705
- Creutzfeldt OD, Lee BB, Elepfandt A (1979) A quantitative study of chromatic organisation and receptive fields of cells in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. *Exp. Brain Res.* 35(3): 527–45
- Croner LJ, Kaplan E (1995) Receptive fields of P and M ganglion cells across the primate retina. *Vision Research* 35: 7–24
- Curcio CA, Allen KA (1990) Topography of ganglion cells in human retina. *J. Comp. Neurol.* 300: 5–25
- Dacey DM, Petersen MR (1992) Dendritic field size and morphology of midget and parasol ganglion cells of the human retina. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 89: 9666–9670
- Dacey DM (1993a) Morphology of a small-field bistratified ganglion cell type in the macaque and human retina. *Visual Neuroscience* 10: 1081–1098
- Dacey DM (1993b) The mosaic of midget ganglion cells in the human retina. *Journal of Neuroscience* 13: 5334–5355
- Dacey DM, Lee BB (1994) The “blue-on” opponent pathway in primate retina originates from a distinct bistratified ganglion cell type. *Nature* 367: 731–735
- Dacey DM, Lee BB, Stafford DM, Smith VC, Pokorny J (1996) Horizontal cells of the primate retina: cone specificity without spectral opponency. *Science* 271: 656–659
- Dacey DM (2000) Parallel pathways for spectral coding in primate retina. *Ann. Rev. Neurosci.* 23: 743–775
- Dacey DM, Peterson BB, Gamlin PD, Robinson FR (2001) Retrograde photofilling reveals the complete dendritic morphology of diverse new ganglion cell types that project to the lateral geniculate nucleus in macaque monkey. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 42: S 114
- Deetjen P, Speckmann E-J (Hrsg) (1994): *Physiologie*. 2. Auflage, München-Wien-Baltimore: Urban & Schwarzenberg
- De Monasterio FM, Gouras P (1975) Functional properties of ganglion cells of the rhesus monkey retina. *J. Physiol. (Lond)*, 251: 167–195
- Derrington AM, Krauskopf J, Lennie P (1984) Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *J. Physiol. (Lond)*, 357: 241–265

- Diller L, Packer OS, Verweij J, Matthew J, McMahon MJ, Williams DR, Dacey DM (2004) L and M Cone Contributions to the Midget and Parasol Ganglion Cell Receptive Fields of Macaque Monkey Retina. *Journal Neuroscience* 24 (5): 1079–1088
- Dogiel AS (1891) Über die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. *Archiv für Mikroskopie und Anatomische Entwicklungsmechanik* 38: 317–344
- Dreher B, Fukada Y, Rodieck RW (1976) Identification, classification and anatomical segregation of cells with X-like and Y-like properties in the lateral geniculate nucleus of Old-World primates. *J. Physiol.* 258: 433–452
- Dreyer EB, Pan ZH, Storm S, Lipton SA (1994) Greater sensitivity of larger retinal ganglion cells to NMDA- mediated cell death. *Neuroreport* 5: 629–631
- Dudel J, Menzel R, Schmidt R F (Hrsg) (1996) *Neurowissenschaft*. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag
- Famiglietti EV, Kolb H (1976) Structural basis for ON- and OFF-center responses in retinal ganglion cells. *Science* 194: 193–195
- Freed MA, Sterling P (1988) The ON-alpha ganglion cell of the cat retina and its presynaptic cell types. *J. Neurosci.* 8: 2303–2320
- Gallego A, Cruz J (1965) Mammalian retina: Associational nerve cells in ganglion cell layer. *Science* 50: 1313–1314
- Ghosh KK, Goodchild AK, Sefton AE, Martin PR (1996) The morphology of retinal ganglion cells in the new world monkey, the marmoset *Callithrix jacchus*. *Journal of Comparative Neurology* 366: 76–92
- Glovinsky Y, Quigley, HA, Dunkelberger GR (1991) Retinal ganglion cell loss is size dependent in experimental glaucoma. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 32: 484–491
- Godement P, Vanselow J, Thanos S, Bonhoeffer F (1987) A study in developing visual systems with a new method of staining neurones and their processes in fixed tissue. *Development* 101: 697–713
- Goodchild AK, Ghosh KK, Martin PR (1996) Comparison of photoreceptor spatial density and ganglion cell morphology in the retina of human, macaque monkey, cat, and the marmoset *Callithrix jacchus*. *J. Comp. Neurol.* 366: 55–75
- Hendry SH, Yoshioka T (1994) A neurochemically distinct third channel in the macaque dorsal lateral geniculate nucleus. *Science* 264: 575–7
- Honig MG, Hume RI (1986) Fluorescent carbocyanine dyes allow living neurons of identified origin to be studied in long-term cultures. *J. Cell. Biol.* 103: 171–187
- Honrubia FM, Elliott JH (1968) Efferent innervation of the retina. I. Morphologic study of the human retina. *Archives of Ophthalmology* 80: 98–103

- Honrubia FM, Elliott JH (1970) Efferent innervation of the retina. II. Morphologic study of the monkey retina. *Investigative Ophthalmology* 9: 971–103
- Irvin GE, Casagrande VA, Norton TT (1993) Center/surround relationships of magnocellular, parvocellular, and koniocellular relay cells in primate lateral geniculate nucleus. *Visual Neurosci.* 10: 363–373
- Jacoby R, Stafford D, Kouyama N, Marshak D (1996) Synaptic Inputs to ON Parasol Ganglion Cells in the Primate Retina. *J. Neurosci.* 16: 8041–8056
- Janssen P, Naskar R, Moore S, Thanos S, Thiel HJ (1997) Evidence for glaucoma-induced horizontal cell alterations in the human retina. *German J. Ophthalmol.* 5: 378–385
- Johnson CA (1994) Selective versus nonselective losses in glaucoma. *J. Glaucoma* 3: (Suppl. 1) S. 32–44
- Joo CK, Choi JS, Ko HW, Park KY, Sohn S, Chun MH, Oh YJ, Gwag J (1999) Necrosis and apoptosis after retinal ischemia: involvement of NMDA-mediated excitotoxicity and p53. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 40: 713–720
- Kaplan E, Lee BB, Shapley R (1990) New views of primate retinal function. In: Osborne N, Chader G (Hrsg.) *Progress in Retinal Research* 9: 273–336
- Kolb H (1970) Organization of the outer plexiform layer of the primate retina: electron microscopy of Golgi-impregnated cells. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Series B* 258: 261–283
- Kolb H, Dekorver L (1991) Midget ganglion cells of the parafovea of the human retina: A study by electron microscopy and serial section reconstructions. *Journal of Comparative Neurology* 303: 617–636
- Kolb H, Linberg K, Fisher SK (1992) Neurons of the human retina: A Golgi study. *Journal of Comparative Neurology* 318: 147–187
- Kolb H, Nelson R (1993) Off-alpha and off-beta ganglion cells in cat retina: II. Neural circuitry as revealed by electron microscopy of HRP stains. *J. Comp. Neurol.* 329: 85–110
- Kolb B, Whishaw IQ (1997) *Neuropsychologie*. Heidelberg-Berlin: Spektrum Akademischer Verlag
- Kouyama N, Marshak D W (1992) Bipolar cells specific for blue cones in the macaque retina. *Journal of Neuroscience* 12: 1233–1252
- Lee BB, Martin PR, Valberg A (1988) The physiological basis of heterochromatic flicker photometry demonstrated in the ganglion cells of the macaque retina. *J. Physiol.* 404: 323–347

- Lee BB, Martin PR, Valberg A, Kremers J (1993) Physiological mechanisms underlying psychophysical sensitivity to combined luminance and chromatic modulation. *J. Opt. Soc. Am A.* 10: 1403–1412
- Lee, BB (1996) Receptive field structure in the primate retina. *Vision Research* 36: 631–644
- Lee BB (2000) Das Sehen von Farbe und Form: Signalverarbeitung in der Netzhaut von Affen und Menschen.
http://www.mpibpc.mpg.de/reports/MPINews/Artikel/00_2000/00_04.pdf
- Lee, BB (2004) Paths to colour in the retina. *Clin. Exp. Optom.* 87: 239–248
- Lennie P (1980) Parallel visual pathways: A review. *Vis. Res.* 20: 561–594
- Lennie P, D’Zmura M (1988) Mechanisms of color vision. *CRC Critical reviews in neurobiology* 3: 333–400
- Lennie P, Trevarthen C, Van Essen D, Wässle H (1990) Parallel processing of visual information. In: Spillman L, Werner JS (Hrsgb.): *Visual Perception: The Neurophysiological Foundations*, New York: Academic Press, 103–128
- Lennie P, Haake PW, Williams DR (1991) The design of chromatically opponent receptive fields. In: Landy MS, Movshon JA (Hrsgb.): *Computational Models of Visual Processing*, Cambridge, MA: MIT Press, 71–82
- Leventhal AG, Rodieck RW, Dreher B (1981) Retinal ganglion cell classes in the Old World monkey: Morphology and central projections. *Science* 213: 1139–1142
- Lieth E, Gardner TW, Barber AJ, Antonetti DA (2000) Retinal neurodegeneration: early pathology in diabetes. *Clin. Exp. Ophthalmol.* 28: 3–8
- Livingstone MS, Hubel DH (1984) Specificity of intrinsic connections in primate primary visual cortex. *J. Neurosci.* 4: 2830–2835
- Lu DC, Rabizadeh S, Chandra S, Shayya RF, Ellerby LM, Xin Ye, Salvesen GS, Koo EH, Bredesen DE (2000) A second cytotoxic proteolytic peptid derived from amyloid β -Protein precursor. *Nat. Med.* 4: 397–404
- Lynch JJ, Silveira LC, Perry VH, Merigan VH (1992) Visual effects of damage to P ganglion cells in macaques. *Vis. Neuroscience* 8: 575–583
- Masland RH (2001) The fundamental plan of the retina. *Nature Neuroscience* 4: 877–884
- Martin PR, Lee BB, White AJR, Solomon SG, Rüttiger L (2001) Farbensehen am Rand des Gesichtsfelds. *Nature* 410: 933–936
- Merigan WH, Eskin TA (1986) Spatio-temporal vision of macaques with severe loss of P beta retinal ganglion cells. *Vision Res.* 26: 1751–1761

- Merigan WH (1989) Chromatic and achromatic vision of macaques: role of the P pathway. *J. Neuroscience* 9:776–783
- Merigan WH, Katz, LM (1990) Spatial resolution across the macaque retina. *Vision Res.* 30: 985–991
- Merigan WH, Katz LM, Maunsell JHR (1991) The effects of parvocellular lateral geniculate lesions on the acuity and contrast sensitivity of macaque monkeys. *J. Neuroscience* 11: 994–1001
- Mey J (1990) Vergleichende Untersuchungen zum Wachstum embryonaler und regenerierender Axone aus der Netzhaut des Haushuhn, *Gallus domesticus*. Dissertation
- Nowakowski RS, Rakic P (1979) The mode of migration of neurons to the hippocampus: a Golgi and electron microscopic analysis of foetal rhesus monkey. *J. Neurocytol.* 8: 697–718
- Osborne NN, Wood JPM, Chidlow G, Bae JH, Melena J, Nash MS (1999) Ganglion cells death in glaucoma: what do we really know? *Br. J. Ophthalmol.* 83: 980–986
- Peichl L, Wässle H (1981) Morphological identification of on- and off-centre brisk transient (Y) cells in the cat retina. *Proceedings of the Royal Society, London, Series B* 212: 139–153
- Peichl L (1989) Alpha and delta ganglion cells in the rat retina *J. Comp. Neurol.* 286: 120–139
- Perry VH, Cowey A (1981) The morphological correlates of X- and Y-like retinal ganglion cells in the retina of the monkeys. *Experimental Brain Research* 43: 226–228
- Perry VH, Oehler R, Cowey A (1984a) Retinal ganglion cells that project to the dorsal lateral geniculate nucleus in the macaque monkey. *Neurosci.* 12: 1101–1123
- Perry VH, Cowey A (1984b) Retinal ganglion cells that project to the superior colliculus and pretectum in the macaque monkey. *Neurosci.* 12: 1125–1137
- Perry VH, Cowey A (1985) The ganglion cell and cone distributions in the monkey's retina: implications for central magnification factors. *Vision Res.* 25: 1795–1810
- Peterson BB, Dacey DM (1998) Morphology of human retinal ganglion cells with intraretinal axon collaterals. *Visual Neuroscience* 15: 377–387
- Peterson BB, Dacey DM (1999) Morphology of wide-field, monostriated ganglion cells of the human retina. *Visual Neuroscience* 16: 107–120
- Polyak SL (1941) *The Retina*. Chicago: University of Chicago Press
- Quigley HA, Sanchez RM, Dunkelberger GR, L'Hernault NL, Baginski TA (1987) Chronic glaucoma selectively damages large optic nerve fibers. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 28: 913–920

- Quigley HA, Nickells RW, Kerrigan LA, Pease ME, Thibault DJ, Zack DJ (1995) Retinal ganglion cell death in experimental glaucoma and after axotomy occurs by apoptosis. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 36: 774–786
- Rodieck RW (1973) *The Vertebrate Retina: Principles of Structure and Function*. San Francisco: W. H. Freeman
- Rodieck RW, Brening RK (1983) Retinal ganglion cells: Properties, types, genera, pathways and trans-species comparisons. *Brain Behav. Evol.* 23: 121–164
- Rodieck RW, Binmoeller KF, Dineen J (1985) Parasol and midget ganglion cells of the human retina. *Journal of Comparative Neurology* 233: 115–132
- Rodieck RW (1988) The Primate Retina. In: Steklis HD, Erwin J (Hrsg.): *Comparative Primate Biology*, New York: Alan R. Liss, Vol. 4, Neuroscience, 203–278
- Rodieck RW, Brening RK, Watanabe M (1993) The origin of parallel visual pathways. In: Shapley R, Lam DMK (Hrsg.): *Contrast sensitivity, Proceedings of Retina Research Foundation Symposia*, Cambridge, MA: MIT Press, 117–144
- Rodieck RW, Watanabe M (1993) Survey of the morphology of macaque retinal ganglion cells that project to the pretectum, superior colliculus, and parvocellular laminae of the lateral geniculate nucleus. *Journal of Comparative Neurology* 338: 289–303
- Schall JD, Perry VH, Leventhal AG (1986) Retinal ganglion cell dendritic fields in old world monkeys are oriented radially. *Brain Res.* 368: 18–23
- Schiller PH, Logothetis NK, Charles ER (1990) Functions of the colour-opponent and broad-band channels of the visual system. *Nature* 343: 68–70
- Selles-Navarro I, Villegas-Perez MP, Salvador-Silva M, Ruiz-Gomez JM, Vidal-Sanz M (1996) Retinal ganglion cell death after different transient periods of pressure-induced ischemia and survival intervals: a quantitative in vivo study. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 37: 2002–2014
- Shapley R, Perry VH (1986) Cat and monkey retinal ganglion cells and their visual functional roles. *Trends in Neurosciences* 9: 229–235
- Silveira LCL, Perry VH (1991) The topography of magnocellular projecting ganglion cells (M-ganglion cells) in the primate retina. *Neuroscience* 40: 217–237
- Silveira LCL, Yamada ES, Perry VH, Piçanco-Diniz CW (1994) M and P retinal ganglion cells of diurnal and nocturnal New-World monkeys. *Neuroreport* 5: 2077–2081
- Thanos S, Bonhoeffer F (1987) Axonal arborization in the developing chick retinotectal system. *J. Comp. Neurol.* 261: 155–164

Thanos S (1988) Alterations in the morphology of ganglion cell dendrites in the adult rat retina after optic nerve transection and grafting of peripheral nerve segments. *Cell Tissue Res.* 254: 599–609

Thanos S, Rohrbach JM, Thiel HJ (1991) Postmortem preservation of ganglion cells in the human retina. A morphometric investigation with the carbocyanine dye DiI. *Retina* 11 (3): 318–327

Tratsk KS, Thanos S (2003) UV irradiation causes multiple cellular changes in cultured human retinal pigment epithelium cells. *Graefes Arch. Clin. Exp. Ophthalmol.* 241 (10): 852–859

Valberg A, Lee BB, Tigwell DA (1986) Neurons with strong inhibitory S-cone inputs in the macaque lateral geniculate nucleus. *Vision Res.* 26: 1061–1064

Vickers JC, Schumer RA, Podos SM, Wang RF, Riederer BM, Morrison JH (1995) Differential vulnerability of neurochemically identified subpopulations of retinal neurons in a monkey model of glaucoma. *Brain Res.* 680: 23–35

Watanabe M, Rodieck RW (1989) Parasol and midget ganglion cells of the primate retina. *Journal of Comparative Neurology* 289: 434–454

Wässle H, Grünert U, Boycott BB, Rohrenbeck J (1990) Retinal ganglion cell density and cortical magnification factor in the primate. *Vision Res.* 30: 1897–1911

Werblin FS, Dowling JE (1969) Organization of the retina of the mudpuppy, *Necturus maculosus*. II. Intracellular recording. *Journal of Neurophysiology* 32: 339–355

Werblin F (1991) Synaptic connections, receptive fields, and patterns of activity in the tiger salamander retina. *Investigative Ophthalmology and Visual Science* 32: 459–483

Wiesel TN, Hubel DH (1966) Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. *J. Neurophysiol.* 29: 1115–1156

Wyganski T, Desatnik H, Quigley HA, Glovinsky Y (1995) Comparison of ganglion cell loss and cone loss in experimental glaucoma. *Am J. Ophthalmol.* 120: 184–189

Yamada ES, Silveira LCL, Perry VH, (1996) Morphology, dendritic field size, somal size, density, and coverage of M and P ganglion cells of dichromatic Cebus monkeys. *Visual Neuroscience* 13: 1011–1029

Yamada ES, Marshak DW, Silveira LCL, Casagrande VA (1998) Morphology of P and M retinal ganglion cells of the bush baby. *Vision Research* 38: 3345–3352

Zhang L, Ino-ue M, Dong K, Yamamoto M (2000) Retrograde axonal transport impairment of large- and medium-sized retinal ganglion cells in diabetic rat. *Curr Eye Res.* 20: 131–136

Zrenner E, Gouras P (1981) Characteristics of the blue sensitive cone mechanism in primate retinal ganglion cells. *Vision Res.* 21: 1605–1609

6 Anhang

6.1 Tabellenverzeichnis mit morphometrischen Daten der Ganglienzellen

6.1.1 Midgetzellen

Midgetzellen vom superioren/inferioren Retina-Quadranten

Zellkörperparameter					Dendritenbaumparameter				
	Umfang (μm)	Fläche (μm^2)	kleiner Durchmesser (μm)	großer Durchmesser (μm)	Umfang (μm)	Fläche (μm^2)	kleiner Durchmesser (μm)	großer Durchmesser (μm)	Verzweigung
1.	91,80	545,83	24,17	31,70	343,20	6062,9	72,81	130,05	8
2.	117,63	793,51	26,85	42,41	305,31	4185,1	69,43	108,62	13
3.	84,58	420,74	18,73	31,89	234,75	2163,6	27,56	94,34	5
4.	102,74	675,41	28,34	33,45	452,56	10737,5	92,14	160,92	20
5.	91,21	536,57	25,61	29,72	294,35	4460,3	61,08	108,97	6
6.	89,36	510,61	22,40	33,45	287,79	2965,9	45,14	120,13	5
7.	83,47	426,07	20,39	29,40	475,37	11984,7	88,76	163,96	21
8.	79,71	391,44	21,88	27,16	297,13	4357,6	48,12	115,26	4
9.	97,11	565,02	24,73	35,34	501,55	14275,6	104,64	189,05	26
10.	92,20	533,65	24,13	30,43	625,2	21340,2	111,89	241,83	38
11.	72,55	340,52	19,78	25,13	545,09	14091,9	111,86	219,93	22
12.	93,57	528,59	23,02	32,66	524,90	12275,2	92,97	205,53	9
13.	77,29	373,57	20,34	28,45	471,52	12010,9	117,25	162,69	9
14.	82,58	422,58	23,16	27,47	504,16	11808,2	105,76	205,24	16
15.	77,15	312,30	14,34	31,85	647,12	22525,5	118,78	225,23	38
16.	89,81	494,98	24,39	31,08	492,46	13567,0	128,5	165,45	15
17.	91,45	498,24	21,39	32,83	505,48	15090,75	113,28	184,89	21
18.	78,47	368,11	20,82	25,10	388,83	8946,8	102,65	123,58	17
19.	90,36	510,70	21,95	32,48	304,72	5139,5	59,86	125,12	12
20.	85,99	475,64	23,80	28,47	429,57	10741,7	113,87	137,21	14
21.	80,78	462,38	23,23	26,23	566,89	15818,0	102,04	226,92	23
22.	95,00	567,00	26,00	32,00	522,26	13542,6	133,47	180,72	17
23.	78,66	387,06	19,65	29,17	579,36	19781,3	139,44	201,08	22
24.	77,45	379,30	20,45	25,76	508,03	16280,0	130,81	176,63	27
25.	61,82	244,62	16,89	22,04	351,98	6683,6	77,44	125,38	10
26.	93,25	570,41	22,70	34,69	360,61	6714,3	74,7	140,79	14
27.	81,57	430,11	21,34	27,99	329,80	5538,4	69,15	126,62	10
28.	90,01	523,87	23,91	29,22	361,00	7659,0	85	121	14
29.	93,08	563,78	23,87	32,21	576,20	19203,4	132,42	201,44	19
30.	98,74	573,34	21,34	37,93	748,44	29544,1	180,78	269,86	18
31.	77,61	395,60	20,84	26,08	500,47	15760,8	128,9	168,4	22
32.	87,95	526,12	24,48	29,58	179,99	1751,5	40,18	60,25	3
33.	61,90	235,70	13,80	24,20	760,00	30312,1	172,60	274,30	21
34.	61,90	235,70	13,80	24,20	760,00	30312,1	172,60	274,30	21
35.	80,20	408,98	22,60	25,90	380,90	6326,5	75,8	149,10	8
36.	98,40	601,00	25,70	32,30	650,40	24734,8	157,1	231,60	16
37.	90,00	513,50	21,10	32,80	547,50	15838,2	112,6	221,30	13
38.	95,40	547,40	22,80	32,69	506,90	13120,0	119,5	178,60	15
39.	92,20	524,10	23,10	31,20	702,50	29235,5	163	241,70	39
40.	97,00	576,20	26,80	30,50	621,00	22758,6	144	224,20	24

41.	101,46	647,76	26,65	34,21	420,66	11098,2	115,59	138,65	14
42.	87,65	461,37	20,86	30,01	557,44	16950,49	122,91	201,52	22
43.	83,40	443,04	20,39	29,84	601,26	19399,54	111,35	225,78	20
44.	96,81	527,47	22,04	33,94	366,89	7809,62	96,12	123,75	11
45.	72,34	328,38	17,79	24,21	750,92	28349,19	132,66	306,93	20
46.	79,12	391,55	20,26	28,19	618,78	22644,61	148,4	210,63	26
47.	75,26	336,58	19,27	26,49	718,8	31999,87	181,93	251,34	24
48.	96,65	613,02	25,77	32,03	355,39	7035,16	87,19	131,77	28
49.	107,84	758,15	29,17	37,65	784,23	28508,94	186,63	274,8	27
50.	102,57	616,73	25,33	37,35	646,81	20144,53	103,52	238,86	10
51.	91,61	508,47	20,35	34,19	524,78	15387,65	111,62	191	19
52.	95,27	561,53	26,05	30,16	637,77	23944,74	162,48	218,28	24
53.	78,89	401,00	22,31	25,21	633,75	19539,38	124,42	245,62	18
54.	85,99	479,69	23,64	28,93	617,92	19989,96	137,18	240,33	29
55.	87,96	489,70	23,62	29,02	563,24	19399,87	150,6	184,76	18
56.	90,17	491,38	25,27	28,67	475,98	12342,79	120,01	170,12	9
57.	63,65	279,14	18,02	20,91	554,60	17825,45	130,99	200,83	21
58.	67,44	292,40	19,03	22,90	685,46	27622,63	173,94	249,9	23
59.	71,10	361,81	21,10	23,20	621,30	16929,5	120,9	256	11
60.	70,30	297,60	17,20	24,40	562,30	16982,0	134,6	198,4	12
61.	70,30	297,30	17,10	26,50	526,60	14954,0	106,8	194,1	9
62.	62,70	238,80	17,10	21,00	625,10	22105,9	160,9	212	12
63.	69,70	299,20	19,40	21,50	512,00	14375,8	126,8	187,7	11
64.	78,20	397,50	21,20	25,70	423,60	9606,1	147,8	87,2	7
65.	74,00	355,50	20,30	22,90	535,30	12434,4	115,9	194,1	9
66.	81,87	405,72	20,75	28,34	482,91	14059,2	122,61	174,85	18
67.	91,36	508,13	23,14	31,18	865,94	41978,72	174,5	324,29	39
68.	87,40	491,00	23,10	30,50	605,20	19208,8	133,7	227,1	9
69.	65,40	286,20	17,00	22,10	649,50	24936,2	169,6	211	16
70.	77,50	314,50	18,80	23,20	815,40	37937,8	200,1	291,1	17
71.	83,07	386,50	19,50	28,20	427,30	10695,0	101	156,1	21
72.	67,50	285,40	16,00	24,30	595,90	14066,8	81,7	245,9	20
73.	78,00	375,50	20,00	27,20	966,50	54137,3	222,8	335,9	25
74.	111,40	779,70	27,80	38,00	836,20	40292,1	200,5	300,9	28
75.	97,10	578,50	25,50	33,10	631,30	17872,7	128,7	251	20
76.	85,30	405,50	21,00	28,50	541,90	17838,0	128,8	186,8	18
77.	80,30	402,10	20,00	28,60	690,80	29289,8	171,8	232,3	23
78.	73,20	365,40	20,20	24,20	603,90	22045,6	156,4	200,5	16
79.	90,80	438,60	19,10	34,60	498,90	14450,8	130,4	173,1	13
80.	81,70	412,20	19,40	29,80	461,90	13228,4	120,7	158,4	17
81.	73,30	224,10	17,80	24,50	586,80	17560,4	135,9	216,4	11
82.	83,40	437,90	22,30	26,90	617,00	19627,5	144,9	211,1	18
83.	111,10	768,80	30,60	35,00	661,30	24377,9	179	225,6	28
84.	107,10	683,40	29,80	33,40	583,00	18055,3	142,7	201,5	22
85.	99,00	592,30	24,40	34,70	422,80	9884,5	93,7	163,1	12
86.	66,20	278,70	16,40	24,90	627,20	21764,0	136,4	235,5	31

Midgetzellen vom medialen (nasalen) Retina-Quadranten

Zellkörperparameter					Dendritenbaumparameter				
	Umfang (µm)	Fläche (µm ²)	kleiner Durchmesser (µm)	großer Durchmesser (µm)	Umfang (µm)	Fläche (µm ²)	kleiner Durchmesser (µm)	großer Durchmesser (µm)	Verzweigung
1.	104,21	684,29	29,38	35,58	211,03	2825,08	58,46	70,86	8
2.	64,11	234,62	14,79	21,85	384,54	7785,56	97,36	130,31	12
3.	89,8	479	24	28	511,81	9952,54	81,57	205,53	12
4.	55,11	192,24	14,56	18,5	120,38	798,17	24,68	48,13	3
5.	60,93	202,92	16,12	18,81	271,72	3073,53	51,61	105,31	6
6.	82,91	441,81	23,23	26,66	310,7	3451,82	44,23	133,21	6
7.	86,05	471,6	23,87	27,81	231,2	3036,43	57	82,95	8
8.	111,4	812,23	31,18	35,88	306,02	4736,99	68,99	110,73	8
9.	74,63	351,31	20,2	24,86	493,31	14155,76	123,94	166,79	16
10.	87,19	459,01	21,4	31,29	478,92	13452,92	107,64	179,13	11
11.	92,79	524,77	26,08	31,17	350,91	7074,96	69,92	125,15	13
12.	79,05	372,11	19,78	28,8	252,24	2793,72	55,13	95,05	5
13.	116,02	847,3	27,16	41,24	477,67	12013,06	90,09	187,13	14
14.	94,68	553,66	23,07	34,18	479,63	11052	96,93	183,2	9
15.	63,43	259,47	15,91	22,22	141,4	1205,77	34,81	51,71	7
16.	97,11	565,02	24,73	35,34	501,55	14275,6	104,64	189,05	26
17.	92,2	533,65	24,13	30,43	625,2	21340,22	111,89	241,83	38
18.	72,55	340,52	19,78	25,13	545,09	14091,91	111,86	219,93	22
19.	93,57	528,59	23,02	32,66	524,9	12275,22	92,97	205,53	9
20.	77,29	373,57	20,34	28,45	471,52	12010,93	117,25	162,69	9
21.	82,58	422,58	23,16	27,47	504,16	11808,24	105,76	205,24	16
22.	77,15	312,3	14,34	31,85	647,12	22525,45	118,78	225,23	38
23.	89,81	494,98	24,39	31,08	492,46	13567,03	128,5	165,45	15
24.	91,45	498,24	21,39	32,83	505,48	15090,75	113,28	184,89	21
25.	78,47	368,11	20,82	25,1	388,83	8946,81	102,65	123,58	17
26.	90,36	510,7	21,95	32,48	304,72	5139,47	59,86	125,12	12
27.	85,99	475,64	23,8	28,47	429,57	10741,72	113,87	137,21	14
28.	80,78	462,38	23,23	26,23	566,89	15817,99	102,04	226,92	23
29.	95	567	26	32	522,26	13542,63	133,47	180,72	17
30.	78,66	387,06	19,65	29,17	579,36	19781,31	139,44	201,08	22
31.	77,45	379,3	20,45	25,76	508,03	16280,03	130,81	176,63	27
32.	61,82	244,62	16,89	22,04	351,98	6683,63	77,44	125,38	10
33.	79,35	421,12	22,51	26,57	397,58	7903,93	73,19	163,48	13
34.	96	580,5	23	33,6	385,57	8591,38	95,86	142,25	10
35.	89,62	529,83	24,48	29,71	118,46	748,6	23,42	43,47	4
36.	88,67	494,31	23,93	30,43	475,47	9202,15	82,81	192,59	14
37.	83,47	443,04	23,5	27,47	415,3	7325,77	70,65	159,54	12
38.	83,3	425,95	20,15	28,45	685,26	27801,82	163,99	231,8	15
39.	89,26	497,12	24,47	29,49	508,48	15627,33	125,03	191,09	22
40.	74,31	340,97	18,37	26,08	544,35	15304,23	104,15	209,07	21
41.	83,63	450,91	22,24	27,99	401,52	9085,57	106,29	132,38	21
42.	87	495	21	30	839,34	36304,16	151,33	304,74	34

43.	91	507,8	25	28,5	373,13	8181,05	92,5	134,66	13
44.	87,12	417,41	21,26	28,03	490,26	14285,61	115,52	164,15	13
45.	97,89	546,58	22,87	34,95	531,25	14450,19	138,7	176,58	15
46.	85,99	479,69	23,64	28,93	617,92	19989,96	137,18	240,33	29
47.	87,96	489,7	23,62	29,02	563,24	19399,87	150,6	184,76	18
48.	90,17	491,38	25,27	28,67	475,98	12342,79	120,01	170,12	9
49.	112,44	796,26	30,93	35,43	622,46	22874,51	148,84	231,57	25
50.	81,36	413,59	21,06	26,33	461,54	7818,16	71,13	194,07	8
51.	87,56	462,27	22,65	28,73	416,18	9658,12	82,07	157,88	21
52.	70,78	317,7	18,94	22,46	565,6	18506,14	131,91	192,93	39
53.	91,87	510,27	23,89	30,82	313,72	5571,25	78,5	109,36	13
54.	69,11	282,28	18,49	23,32	469,54	13450,22	116,68	167,18	15
55.	86,74	482,05	23,25	28,23	700,43	25285,89	145,74	261,94	15
56.	89,32	474,18	22,94	31,38	667,92	25289,83	156,43	244,85	31
57.	86,7	507,23	22,76	29,2	504,2	14155,88	109,53	171,2	12
58.	91,68	515,21	22,61	32,06	549,7	16867,08	134,66	202,14	20
59.	96,29	425,62	17,77	39,03	474,06	12503,32	108,69	180,15	16
60.	108,03	722,74	27,16	37,85	629,15	22252,83	153,11	223,03	13
61.	97,66	635,05	26,23	32,76	458,69	12353,24	112,52	162,25	12
62.	76,7	364,7	21,1	27	232,11	2805,52	44,3	85,07	8
63.	76,7	364,7	21,1	27	232,11	2805,52	44,3	85,07	8

Midgetzellen vom lateralen (temporalen) Retina-Quadranten

Zellkörperparameter					Dendritenbaumparameter				
	Umfang (µm)	Fläche (µm ²)	kleiner Durchmesser (µm)	großer Durchmesser (µm)	Umfang (µm)	Fläche (µm ²)	kleiner Durchmesser (µm)	großer Durchmesser (µm)	Verzweigung
1.	70,55	298,7	17,5	23,29	149,54	1192,43	39,58	51,15	5
2.	70,71	310,61	17,93	23,82	114,97	642,02	23,04	45,46	4
3.	138,85	1047,97	27,16	51,62	208,2	1781,7	39,3	79	8
4.	81,54	383,8	19,11	28,74	228,1	2814,18	51,04	84,21	14
5.	104,89	644,5	27,51	34,31	290,44	3742,98	63,91	113,18	3
6.	86,54	478,68	22,37	29,58	209,81	2328,87	49,04	69,44	10
7.	67,9	287,12	17,1	24,09	312,61	5364,17	72,28	119,2	5
8.	124,05	873,49	28,09	43,62	168,24	1624	45,63	54,4	17
9.	74,47	322,19	17,7	25,62	428,43	10030,22	85,66	152,83	7
10.	78,48	389,53	21,12	25,21	97,66	479,92	19,01	39,02	21
11.	54,43	177,28	13,89	18,76	72,83	252,04	12,33	30,2	3
12.	91,51	483,06	19,26	35,3	177,47	1909,21	44,3	61,72	2
13.	78,24	403,81	22,04	25,71	101,71	405,04	26,22	33,3	5
14.	74,21	341,19	17,87	28,73	677,72	28168,19	171,22	249,37	21
15.	64,73	264,3	16,71	21,85	305,89	5178,91	81,68	97,61	9
16.	119,05	932,63	30,42	39,78	279,43	3950,51	50,93	104,45	7
17.	82,65	423,48	22,6	28,23	304,54	4998,25	71,82	105,97	23
18.	87,56	496,22	22,29	32,24	252,97	4020,54	63,69	89,16	9
19.	127,33	1075,17	34,53	41,52	226,16	2869,6	56,18	76,86	8
20.	118,82	907,56	32,14	38,59	363,01	7442,23	79,98	135,12	7
21.	108,5	671,8	23,6	39,8	431,05	10124,09	119,88	137,62	15
22.	122,6	978,5	21,2	43,3	392,88	8304,82	83,25	132,56	17
23.	78,1	391,44	21,01	26,05	608,86	19770,74	122,34	225,5	21
24.	89,85	493,52	22,46	32,31	447,3	10562,19	89,88	173,06	19
25.	75,26	346,02	17,77	27,99	408,74	9097,26	91,11	153,9	13
26.	83,14	421,01	22,5	27,08	353,84	7095,76	75,32	129,96	12
27.	93,51	549,28	23,35	31,71	152,65	1397,93	36,15	51,3	6
28.	63,48	245,86	14,48	24,18	421,54	10247,19	113,98	146,47	16
29.	93,29	558,5	23,81	33,75	353,91	6475,21	62,98	141,16	10
30.	98,68	544,33	24,97	33,67	899,2	51881,46	237,72	297,63	66
31.	91,05	526,91	22,13	34,14	581,8	20951,59	146,72	203,54	30
32.	77,13	366,49	19,92	25,86	549,75	16972,3	122,52	193,54	21
33.	96,58	614,14	26,14	31,69	410,32	6875,42	94,89	147,05	14
34.	66,49	287	16,5	23,15	1010,01	51438,64	193,05	389,67	9
35.	109,6	690,14	25,86	41,24	560,29	13946,67	97,83	237,05	20
36.	94,19	576,15	25,91	29,93	527,31	14758,22	100,05	206,74	18
37.	82,52	447,65	23,4	26,49	611,7	21963,24	154,76	214,17	32
38.	81,38	400,32	21,07	30,22	542,22	15108,18	103,95	195,93	12
39.	73,01	345,91	18,98	24,83	543,18	16743,42	124,02	181,18	15
40.	97,27	584,24	25,07	33,67	538,8	17990,82	142,33	186,73	35
41.	96,09	591,55	24,21	32,72	319,83	5265,92	72,31	120,37	11
42.	72,32	340,29	17,77	24,56	344,17	7187,49	95,38	108,9	13
43.	76,47	328,26	17,85	25,48	757,36	31106,6	183,44	257,63	23
44.	80,2	404,5	21,3	26,9	500,95	14855,68	127,73	182,56	18

45.	81,27	429,66	21,02	26,95	924,31	50535,47	263,38	304,27	35
46.	83,07	441,47	21,11	29,22	921,47	49687,72	217,4	333,46	24
47.	80,46	423,48	23,13	25,71	840,01	40595,07	197,3	277,88	30
48.	94,95	564,12	27,24	30,01	425,81	8053,68	68,61	161,16	50
49.	90,79	520,61	25,48	30,1	784,32	36314,37	185,11	273,45	21
50.	92,89	492,84	24,5	29,68	842,93	43689,73	200,06	290,61	16
51.	90,56	553,32	25,26	29,16	549,22	17952,37	149,7	181,05	12
52.	87,43	440,57	18,15	32,23	713,54	26049,89	143,01	265,54	27
53.	76,83	382,34	20,84	25,81	1177,92	71526,52	255,22	404,24	14

6.1.2 Parasolzellen

Parasolzellen vom superioren/inferioren Retina-Quadranten

Zellkörperparameter					Dendritenbaumparameter				
	Umfang (µm)	Fläche (µm ²)	kleiner Durchmesser (µm)	großer Durchmesser (µm)	Umfang (µm)	Fläche (µm ²)	kleiner Durchmesser (µm)	großer Durchmesser (µm)	Verzweigung
1.	71,94	305,39	15,73	26,09	482,45	14359,48	133,03	155,13	27
2.	98,94	502,96	23,53	35,67	361,84	7050	87,51	136,94	11
3.	62,91	232,6	14	22,76	250,13	3332,55	51,28	87,25	13
4.	89,8	497,23	21,49	30,15	292,51	4816,13	65,27	105,5	16
5.	76,83	371,09	20,45	25,47	420,44	9969,07	97,83	149,81	15
6.	82,52	454,73	22,25	27,03	358,86	7447,74	79,93	121,46	13
7.	94,65	587,73	24,79	32,32	628,39	21391,15	136,5	243,38	22
8.	90,3	471,93	22,03	30,38	463,38	11595,65	88,77	180,7	21
9.	96,48	635,95	27,16	31,52	345,57	6159,98	73,89	114,15	7
10.	101,94	678,9	27,42	33,46	602,2	22471,38	131,82	225,21	21
11.	94,31	538,49	23,19	34,73	434,66	9670,82	113,41	153,07	14
12.	101,94	678,9	27,42	33,46	602,2	22471,38	131,82	225,21	21
13.	94,31	538,49	23,19	34,73	434,66	9670,82	113,41	153,07	14
14.	98,84	603,35	26,86	32,86	356,71	6610,45	75,28	141,45	12
15.	163,6	1747,66	43,92	53,36	233,02	3031,48	58,25	86,17	6
16.	83,95	448,55	22,98	28,41	526,69	17008,16	111	190,32	35
17.	86,38	461,93	23,08	28,34	572,19	20657,39	137,04	201,28	37
18.	83,53	462,04	23,27	27,16	542,94	16386,6	101,9	209,75	26
19.	70,91	296,34	16,01	27,08	482,79	14495,16	128,73	162	19
20.	75,65	338,61	18,97	26,69	549,95	17303,38	124,85	196,9	13
21.	95,37	569,4	25,68	32,08	532,3	16461,81	133,02	178,52	22
22.	77,09	384,47	20,64	27,16	745,29	25444,4	117,95	309,92	28
23.	78,47	388,86	20,45	26,14	378,26	7959,47	77,64	133,35	12
24.	86,54	466,31	21,97	28,87	586,27	15693,43	91,8	235,57	21
25.	88,11	461,25	23,42	29,49	670,06	26925,97	168,35	238,38	25
26.	86,22	497,03	21,71	30,63	528,54	16232,37	117,73	184,63	22
27.	87,65	508,36	24,48	30,09	526	16539,83	138,73	170,6	22
28.	87	452	18	31	673	26141	174	224	16
29.	92,02	530,05	24,89	29,06	548,64	17054,93	114,84	216,63	23
30.	85,05	442,08	21,67	28,44	400,12	8972,87	79,57	149,7	17
31.	78,56	416,74	21,34	27,43	550	19394,14	136,39	181,75	28
32.	79,67	374,24	21,36	26,61	549,89	15908,82	124,59	216,03	16
33.	88	485	21,5	32	650	25818	165	220	22
34.	99,05	595,14	26,02	33,2	564,2	18754,7	128,74	200,22	29
35.	82,35	448,1	23,5	26,5	629,45	20896,73	145,14	214,81	24
36.	92,72	557,93	25,15	29,88	447,06	9637,77	96,99	156,69	16
37.	84,53	427,3	21,69	28,23	612,02	18431,27	102,21	217,6	10
38.	75,2	366	20,3	26,3	785,3	29044	156,1	292,7	13
39.	89,06	511,28	23,23	32,08	742,53	32459,89	171,07	265,1	34
40.	81,83	399,99	22,21	26,01	433,11	10512,05	111,15	151,67	22
41.	89,85	522,97	24,84	29,16	533,44	15516,03	120,33	192,87	15
42.	79,3	409,65	20,6	28,1	494,3	9723,2	73,4	200,3	13
43.	89,4	484,6	28,3	25	321,7	4565	124,6	63,8	8
44.	75,75	387	21,2	25	363,5	8271,8	89,6	125,7	18
45.	93,2	554,4	25,8	30,1	473	12716,8	120,2	159,2	13
46.	78	358,5	20,2	24,6	430	6974,8	58,1	177,5	16

47.	81,32	373,34	18,49	30,82	683,7	23542,39	130,19	263,69	19
48.	69,17	263,62	17,1	26,08	550,7	12596,85	75,47	228,04	16
49.	81,87	396,61	16,43	31,39	650,2	23273,26	140,14	246,5	30
50.	68,64	281,5	15,76	22,69	736,34	33185,44	153,9	273,63	33
51.	79,37	381,55	20,65	28,06	421,82	9023,85	100,05	146,04	10
52.	93,02	541,3	25,26	30,73	400,58	9515,91	108,27	130,4	18
53.	110,15	694,07	28,97	36,16	428,91	10362,42	80,73	157,69	16
54.	98,64	605,71	25,16	32,91	592,42	22301,17	158,13	190,78	22
55.	106,89	732,97	29,71	34,14	419,29	8836,11	86,92	165,7	7
56.	87,56	497,79	22,98	31,47	639	25511,07	170,64	208,22	15
57.	97,76	569,06	23,8	33,02	461,02	12153,7	111,29	158,38	18
58.	82,19	379,86	20,39	26,66	548,1	16599,19	131,77	190,11	22
59.	92,85	552,88	24,73	29,84	740,21	25588,52	140,78	305,5	15
60.	110,78	656,86	23,13	42,61	973,52	60147,05	240,92	353,35	57
61.	89,8	526,8	24,2	28,9	1044,15	62752,91	221,75	360,35	43
62.	100,11	630,11	25,55	33,69	951,46	50854,52	188,28	348,12	35
63.	69,27	296,11	19,11	22,36	897,2	51132,75	242,09	309,7	33
64.	91,64	497	22,87	32,47	642,36	24395,99	150,99	226,98	21
65.	89,51	513,64	25	28,76	754,32	31013,4	187,25	248,08	27
66.	91,97	533,31	25,2	32,08	1175,34	70634,7	228,45	415,27	48
67.	211,98	2701,76	54,71	71	957,18	57907,1	261,86	315,32	41
68.	78,82	387,84	20,23	27,09	723,46	27963,14	151,09	278,01	32
69.	82,52	409,99	19,92	28,76	960,2	50691,4	230,01	339,24	35
70.	67,31	299,48	18,44	23,53	924,76	49603,63	195,96	346,69	46
71.	60,8	218,99	16,42	21,12	866,6	45828,16	219,24	299,68	33
72.	67,03	264,86	18,02	22,1	818,34	29754,42	134,79	333	14
73.	78,56	395,83	20,64	25,22	995,31	61493,49	262,5	332,87	55
74.	97,35	548,15	20,46	36,04	816,16	41165,37	190,07	281,64	51
75.	76,92	335,46	16,56	26,88	640,35	22916,89	164,04	225,92	18
76.	102,99	666,76	25,4	35,67	699,64	25437,32	135,3	269,96	21
77.	83,86	472,95	21,81	28,97	935,1	51072,5	229,2	331,6	58
78.	81,8	426,18	21,81	27,69	789,21	40554,26	203,78	273,53	44
79.	90,14	473,73	20,18	33,2	785,09	35190,88	169,29	265,39	34
80.	80,06	389,76	21,76	26,69	947,95	54926,43	222,92	345,5	66
81.	86,48	440,46	19,8	31,7	942,29	51380,3	188,95	349,16	49
82.	81,34	429,89	20,75	28,71	769,34	36732,03	202,57	253,39	29
83.	66,95	282,28	17,1	23,34	720,64	30560,13	153,06	267,58	36
84.	77,12	378,85	21,12	25,13	924,06	53452,29	209,47	325,75	57
85.	84,64	427,64	22,08	28,62	902,23	47168,98	191,35	330,24	45
86.	86,47	468	24,17	28,19	560,04	14625,67	110,25	214,6	16
87.	92,46	569,63	26,27	29,84	649,96	21383,5	155,32	231,68	28
88.	73,26	298,25	16,28	26,25	487,94	14885,92	130,21	169,47	39
89.	85,04	439,44	22,29	29,87	715,16	33153,63	172,99	251,29	58
90.	107,63	713,75	27,5	36,92	800,85	39305,74	182,56	286,64	56
91.	75,61	325	18,78	26,84	595,97	22106,92	156,48	208,96	30
92.	87,82	474,86	23,13	31,3	980,25	52036,94	250,53	326,07	45
93.	84,71	452,15	20,78	29,06	905,04	38407,4	167,35	379,33	24
94.	98,71	601,44	23,81	34,13	1171,55	81171,82	318,17	393,81	31
95.	101,59	683,17	27,35	33,56	1300,14	115448,85	344,01	423,46	59
96.	87,9	460,13	20,92	32,41	984,29	55844,9	236,38	369,54	16
97.	87,72	464,74	21,48	31,06	641,56	17796,89	115,35	259,78	15
98.	87,72	464,74	21,48	31,06	641,56	17796,89	115,35	259,78	15
99.	92,07	537,25	24,4	30,66	847,52	43786,86	223,64	300,42	17

100.	88,83	499,25	21,95	30,79	815,8	38385,82	209,15	285,94	28
101.	92,03	536,01	22,96	33,14	913,21	51361,3	235,66	325,57	36
102.	85,23	444,95	20,96	29,22	605,11	19899,57	123,86	213,54	23
103.	90,53	480,14	22,63	32,52	460,3	9833,71	112,03	156,69	25
104.	95,37	564,23	24,2	32,18	587,78	18835,53	137,78	218,12	15
105.	109,51	683,73	28,21	38,6	736,61	29703,16	203,03	235,65	16
106.	100,41	605,94	25,58	35,99	616,19	23352,4	163,92	202,53	25
107.	110,2	706,89	29,77	33,96	738,96	28762,1	161,94	283,07	17
108.	86,22	495,77	23,13	28,96	825,81	36048,07	143,1	314,12	28
109.	83,73	437,08	22,58	26,23	1052,45	69058,82	251,49	368,71	23
110.	73,29	336,24	17,74	28,5	655,71	25321,87	151,93	243,3	14
111.	72,38	336,13	18,11	25,29	466,86	12156,85	91,39	176,18	9
112.	83,47	454,4	22,54	27,62	584,35	18900,06	153,26	197,14	31
113.	95,4	589,75	24,18	32,94	793,66	36922,47	224,31	255,49	41
114.	108,39	746,01	28	35,29	692,95	27511,89	171,62	246,52	30
115.	106,59	685,08	25,78	40,1	665,7	25662,61	171,92	207,38	37
116.	95,9	589,41	24,18	33,67	592,58	17152,73	136,78	214,9	10
117.	104,46	722,85	27,83	35,4	707,66	26811,98	152,59	260,72	33
118.	103,19	661,36	25,05	36,8	623,88	19681,93	129,37	226,01	31
119.	98,12	583,45	26,77	33,97	502,47	14056,72	97,13	183,67	18
120.	98,87	619,88	27,8	32,66	481,01	12485,11	115,72	166,82	16
121.	96,29	576,93	26,79	32,11	792,64	39097,88	183,27	284,23	33
122.	76,34	365,92	19,78	26,25	769,06	32258,33	177,37	259,35	15
123.	92,53	479,92	22,55	30,76	755,68	24779,33	117,12	321,4	18
124.	93,53	480,92	23,55	31,76	756,68	24780,33	118,12	322,4	19
125.	94,53	481,92	24,55	32,76	757,68	24781,33	119,12	323,4	20
126.	95,53	482,92	25,55	33,76	758,68	24782,33	120,12	324,4	21
127.	96,53	483,92	26,55	34,76	759,68	24783,33	121,12	325,4	22
128.	97,53	484,92	27,55	35,76	760,68	24784,33	122,12	326,4	23
129.	98,53	485,92	28,55	36,76	761,68	24785,33	123,12	327,4	24
130.	99,53	486,92	29,55	37,76	762,68	24786,33	124,12	328,4	25
131.	68,8	311,6	17,1	22,4	958,9	46148,6	187,8	367,1	15
132.	68,8	289,4	17,8	22,2	666,1	22876,3	133	264,6	15
133.	65,2	272,7	17,6	20,8	720,8	28120	154,2	252,5	16
134.	69,86	303,2	17,1	23,1	443	11180,8	102,7	152,9	11
135.	71,7	282	16,6	27,2	931,7	45304	199,6	361	15
136.	72,7	303	16,3	26,7	594,8	15619	132	224,5	13
137.	71,5	339,8	20,3	23,9	730,7	27002,3	165,9	271,3	17
138.	77	346,8	17,7	27,5	762,8	31448,7	166,3	278,9	11
139.	71,5	343,1	20,4	23,5	956,6	47972,3	204,4	341,4	15
140.	84,17	447,09	23,63	25,58	757,83	33617,24	159,29	264,78	27
141.	84	424,5	20	31,3	758,2	29317,7	155,5	281,5	12
142.	78,56	386,72	21,57	26,6	771,94	37005,65	172,72	285,61	27
143.	86,26	436,07	18,15	32,73	955,24	52988,45	232,23	353,96	40
144.	90,63	463,5	20,44	32,52	750,31	33656,81	192,31	251,31	21
145.	81,23	409,09	22,46	26,32	766,76	31551,32	155,62	256,5	34
146.	82,42	418,53	20,65	30,78	972,14	55400,95	213,76	353,84	17
147.	110,57	715,21	24,64	42,87	1053,9	68378,7	259,8	354,6	26
148.	96,9	563	34,7	42	1178,4	68634,3	223,2	442,1	11
149.	109,58	741,06	29,2	37,29	1085,34	62828,57	230,37	379,37	21
150.	88,3	496,5	25,1	28	941,1	47735,3	175	332,5	42
151.	81,9	453,2	22,5	25,8	1099,3	70097,8	285,1	384,6	51
152.	66	270,9	16	24,4	890,2	49440,9	211,8	321,6	35

153.	74,34	331,07	18,22	27,33	1092,36	69075	259,34	369,09	25
154.	93,96	459,23	19,18	36,16	1242,67	95396,05	319,57	440,98	26
155.	95,19	543,09	24,48	32,29	1030,84	60842,92	228,69	369,33	33
156.	81,62	437,42	21,34	28,03	1004	60053,4	255,9	339,78	34
157.	77	389,9	20,7	28	816,1	35155,5	145	312,6	25
158.	100	549	20	38	934,9	43859	177,7	368,7	25
159.	91,7	482,6	20,4	34	906,3	49946	217,2	333,8	35
160.	81	389,5	20,1	27,7	1027,8	54717,9	255	353,2	38
161.	90,63	522,63	25,37	29,06	1149,3	71771,25	248,28	435,77	42
162.	100	611,1	25,7	34,9	1003,4	51360,7	208,2	376,8	26
163.	91,3	555,2	25,1	28,6	1005,6	66089,6	269,1	331,4	47
164.	92,66	519,6	24,48	31,7	751,58	30972,93	138,01	281,66	21

Parasolzellen vom medialen (nasalen) Retina-Quadranten

Zellkörperparameter					Dendritenbaumparameter				
	Umfang (μm)	Fläche (μm^2)	kleiner Durchmesser (μm)	großer Durchmesser (μm)	Umfang (μm)	Fläche (μm^2)	kleiner Durchmesser (μm)	großer Durchmesser (μm)	Verzweigung
1.	71,43	278,57	18,22	24,99	171,78	1603,09	40,82	63,52	7
2.	84,84	321,52	15,57	31,46	396,14	7921,47	70,67	153,74	20
3.	79,35	370,53	20,45	27,03	522,63	11135,75	83,26	221,22	18
4.	81,83	415,72	21,84	26,5	404,72	9761,32	96,46	136,62	15
5.	94,4	483,63	23,13	31,44	406,37	8968,32	94,83	148,61	18
6.	88,9	435,51	20,55	32,41	456,28	11685,59	92,56	168,52	20
7.	89,8	497,23	21,49	30,15	292,51	4816,13	65,27	105,5	16
8.	76,83	371,09	20,45	25,47	420,44	9969,07	97,83	149,81	15
9.	82,52	454,73	22,25	27,03	358,86	7447,74	79,93	121,46	13
10.	94,65	587,73	24,79	32,32	628,39	21391,15	136,5	243,38	22
11.	100,67	648,88	26,73	32,79	289,16	4801,97	72,58	102,12	9
12.	88,47	525	24,93	28,64	626,69	21938,62	144,62	233,57	31
13.	87,75	478	23,94	28,84	284,37	4087,32	67,04	109,32	9
14.	82,09	418,65	20,8	29,59	482,03	12697,58	126,35	151,74	17
15.	80,39	402,46	21,52	26,5	525,28	16007,08	125,98	197,49	12
16.	97,89	586,26	25,77	33,9	441,15	8327,87	65,29	177,37	8
17.	85,76	416,74	20,45	28,12	564,75	18101,1	136,82	193,41	18
18.	70,63	294,09	18,82	23,08	633,99	22071,39	159,14	221,64	30
19.	91,45	557,26	23,97	31,7	572,22	19920,93	155,24	184,07	36
20.	80,3	416,62	22,49	27,06	533,81	16356,59	119,71	185,83	21
21.	73,26	298,25	16,28	26,25	487,94	14885,92	130,21	169,47	39
22.	83,95	448,55	22,98	28,41	526,69	17008,16	111	190,32	35
23.	86,38	461,93	23,08	28,34	572,19	20657,39	137,04	201,28	37
24.	83,53	462,04	23,27	27,16	542,94	16386,6	101,9	209,75	26
25.	70,91	296,34	16,01	27,08	482,79	14495,16	128,73	162	19
26.	75,65	338,61	18,97	26,69	549,95	17303,38	124,85	196,9	13
27.	95,37	569,4	25,68	32,08	532,3	16461,81	133,02	178,52	22
28.	77,09	384,47	20,64	27,16	745,29	25444,4	117,95	309,92	28
29.	78,47	388,86	20,45	26,14	378,26	7959,47	77,64	133,35	12
30.	86,54	466,31	21,97	28,87	586,27	15693,43	91,8	235,57	21
31.	88,11	461,25	23,42	29,49	670,06	26925,97	168,35	238,38	25
32.	86,22	497,03	21,71	30,63	528,54	16232,37	117,73	184,63	22
33.	87,65	508,36	24,48	30,09	526	16539,83	138,73	170,6	22
34.	87	452	18	31	673	26141	174	224	16
35.	64,5	252,04	16,31	21,85	465,99	10933,96	98,75	176,3	16
36.	80,13	415,84	20,92	27,33	496,27	15044,66	122,34	169,39	20
37.	104,76	724,54	29,57	33,23	431,67	11065,71	102,67	144,42	17
38.	69,4	318,14	19,26	21,97	424,13	9818,76	104,17	142,77	19
39.	74,14	303,53	16,77	28,42	446,21	11290,1	105,81	163,48	14
40.	59,1	221,58	15,62	20,53	198	2055,58	53,4	71,28	7
41.	74,44	345,46	19,07	25,39	465,1	11520,33	108,31	164,22	12
42.	85,86	432,47	19,78	28,42	507,49	15744,24	133,92	165,25	22
43.	114,12	819,98	28,62	36,99	434,87	11374,3	111,36	142,3	20

44.	90,17	530,5	24,33	29,29	420,25	10556,12	100,7	159,05	19
45.	91,51	538,26	23,74	31,63	477,29	11682,89	94,11	195,43	12
46.	65,15	279,36	17,94	21,44	947,91	44059,82	242,45	333,46	18
47.	103,99	619,99	28,5	32,6	454,95	12145,83	94,51	163,95	7
48.	83,63	439,22	22,55	28,93	784,35	34372,7	167,33	284,74	25
49.	87,33	504,31	22,52	30,78	438,1	9402,48	80,21	171,84	18
50.	70,28	312,97	17,85	23,24	503,27	13767,58	109,66	188,64	18
51.	76,43	377,16	21,7	24,22	600,47	15865,09	125,02	223,29	18
52.	78,59	387,17	21,37	26,88	470,15	9149,2	69,21	188,13	17
53.	84,35	423,82	22,6	29,39	531,61	17001,53	134,32	170,83	18
54.	62,21	235,52	16,21	21,85	638,52	21456,8	133,96	232,62	15
55.	85,76	483,18	23,47	28,62	643,01	22460,7	161,03	217,69	13
56.	85,84	409,54	23,14	27,19	677,44	25113,1	137,13	261,46	22
57.	83,53	489,47	23,13	28,19	757,09	35304,31	202,25	251,46	27
58.	98,9	625,72	26,04	31,97	804,09	39354,98	194,16	273,87	36
59.	88,6	489,2	22	30,1	730,51	30181,84	149,54	260,46	35
60.	92	507,3	24,6	29,5	569,9	19952,19	157,92	193,36	30
61.	87,49	491,61	23,13	29,72	532,78	16057,89	123,51	198,83	18
62.	76,83	367,16	19,63	25,27	785,97	36830,51	212,91	266,92	31
63.	85,99	417,97	22,46	27,59	708	27451,41	180,85	253,66	25
64.	78,12	376,38	21,38	25,94	800,45	41499,37	214,11	275,31	44
65.	97,17	579,63	24,29	36,54	670,28	28466,33	171,2	224,1	36
66.	75,97	358,84	18,5	27,29	876,74	30717,51	152,24	346,14	23
67.	98,51	582,89	23,8	33,4	753,93	35930,48	198,84	249,23	43
68.	91,35	471,82	21,39	34,73	383,94	8707,62	108,58	120,6	12
69.	90,4	415,61	19,13	32,21	836,3	42407,37	195,67	281,31	46
70.	94	546,8	22,09	34,46	711,44	24432,3	165,3	265,2	27
71.	85,72	420,33	22,45	27,39	731,21	26843,45	136,03	279,18	34
72.	103,91	649,11	27,83	34,73	776,08	33850,74	201,9	263,16	27
73.	99	573,56	22,83	36,45	716,45	29151,75	154,93	275,52	19
74.	92,46	569,63	26,27	29,84	649,96	21383,5	155,32	231,68	28
75.	85,04	439,44	22,29	29,87	715,16	33153,63	172,99	251,29	58
76.	107,63	713,75	27,5	36,92	800,85	39305,74	182,56	286,64	56
77.	75,61	325	18,78	26,84	595,97	22106,92	156,48	208,96	30
78.	87,82	474,86	23,13	31,3	980,25	52036,94	250,53	326,07	45
79.	84,71	452,15	20,78	29,06	905,04	38407,4	167,35	379,33	24
80.	98,71	601,44	23,81	34,13	1171,55	81171,82	318,17	393,81	31
81.	101,59	683,17	27,35	33,56	1300,14	115448,85	344,01	423,46	59
82.	87,72	464,74	21,48	31,06	641,56	17796,89	115,35	259,78	15
83.	75,49	333,77	18,33	27,39	430,37	9494,77	117,59	136,9	6
84.	87,9	460,13	20,92	32,41	984,29	55844,9	236,38	369,54	16
85.	92,07	537,25	24,4	30,66	847,52	43786,86	223,64	300,42	17
86.	88,83	499,25	21,95	30,79	815,8	38385,82	209,15	285,94	28
87.	92,03	536,01	22,96	33,14	913,21	51361,3	235,66	325,57	36
88.	85,23	444,95	20,96	29,22	605,11	19899,57	123,86	213,54	23
89.	90,53	480,14	22,63	32,52	460,3	9833,71	112,03	156,69	25
90.	95,37	564,23	24,2	32,18	587,78	18835,53	137,78	218,12	15

91.	109,51	683,73	28,21	38,6	736,61	29703,16	203,03	235,65	16
92.	100,41	605,94	25,58	35,99	616,19	23352,4	163,92	202,53	25
93.	110,2	706,89	29,77	33,96	738,96	28762,1	161,94	283,07	17
94.	86,22	495,77	23,13	28,96	825,81	36048,07	143,1	314,12	28
95.	83,73	437,08	22,58	26,23	1052,45	69058,82	251,49	368,71	23
96.	93,18	477,33	20,76	31,34	671,2	28567,28	187,37	217,51	36
97.	85,99	484,97	23,17	29,11	761,35	35895,74	178,62	278,04	40
98.	83,96	401,56	19,65	27,57	596,98	19963,43	147,43	201,5	18
99.	79,94	431,13	22,58	26,55	570,69	18688,82	133,86	207,82	19
100.	66,98	287,34	19,11	22,29	483,95	13748,81	121,95	171,24	22
101.	74,47	361,31	21,34	24,65	505,73	16455,96	119,76	175,41	18
102.	94,03	554,11	22,97	31,9	488,93	14023,56	119,9	169,15	13
103.	87,46	493,97	21,12	32,73	574,61	19320,62	123,05	200,46	31
104.	90,47	485,31	23,43	28,64	481,46	13870,9	110,96	162,97	21
105.	69,08	298,36	19,49	23,25	647,21	25624,95	152,58	228,69	28
106.	67,51	306,23	18,91	22,41	1119,91	78007,68	286,41	383,62	9
107.	104,42	693,17	28,48	34,77	836,45	43388,56	190,76	287,88	33
108.	73,66	313,87	16,59	25,96	339,24	3626,63	41,79	145,1	17
109.	69,53	277,79	14,42	28,5	656,8	25542,77	155,15	233,61	39
110.	72,84	333,1	19,73	24,97	472,62	10042,59	85,99	180,44	11
111.	80,46	384,25	16,63	30,63	494,12	11528,54	115,06	186,14	15
112.	76,47	375,7	20,51	25,95	533,53	15442,96	117,31	205,42	24
113.	100,72	619,88	26,55	33,3	596,8	20271,1	140,4	214,7	14

Parasolzellen vom lateralen (temporalen) Retina-Quadranten

Zellkörperparameter					Dendritenbaumparameter				
	Umfang (µm)	Fläche (µm ²)	kleiner Durchmesser (µm)	großer Durchmesser (µm)	Umfang (µm)	Fläche (µm ²)	kleiner Durchmesser (µm)	großer Durchmesser (µm)	Verzweigung
1.	58,19	209,44	15,09	19,94	203,79	2334,04	49,26	69,71	12
2.	71,3	309,83	19,36	22,98	155,99	1238,18	32,52	55,89	7
3.	59,69	225,51	14,67	21,23	291,16	4698,88	71,24	106,72	15
4.	97,83	659,22	26,76	32,25	307,2	4282,59	50,74	122,01	10
5.	117,69	844,94	28,34	42,68	305,47	4405,24	77,76	103,84	7
6.	96,36	614,59	27,16	30,35	422,21	8569,34	90,66	154,9	19
7.	78,72	372,78	19,63	28,12	444,31	7786,46	59,35	180,78	17
8.	69,92	263,96	14,78	25,29	347,43	6316,36	87,52	114,89	10
9.	73,43	361,31	20,45	23,55	451,19	9981,55	86,7	169,75	19
10.	72,41	341,19	18,88	23,26	336,14	6121,87	91,75	115,33	16
11.	78,86	410,67	21,12	26,32	343,67	7524,18	96,08	111,33	16
12.	78,63	389,98	20,24	28,27	357,96	7422	88,97	123,1	9
13.	66,36	293,64	18,97	22,04	297,79	5023,88	69,48	99,65	8
14.	74,77	328,49	17,08	27,69	348,27	6459,02	71,13	138,2	12
15.	84,02	464,18	23,3	28,09	766,26	36117,77	187,64	259,66	47
16.	78,59	376,27	19,78	27,78	689,37	27963,48	165,72	222,81	27
17.	116,7	807,95	30,3	38,03	767,66	37711,53	197,35	256,38	50
18.	91,32	549,62	25,15	31,04	513	15935	116,7	182,5	28
19.	74,02	345,8	18,89	24,66	430,97	8332,36	65,05	169,28	14
20.	83,3	449,79	23,12	28,62	441,66	12297,48	108,97	152,21	24
21.	98,25	633,25	28	30,97	250,19	3327,48	50,87	95,35	14
22.	81,6	399,54	20,37	28,97	338,01	6102,87	70,62	132,86	15
23.	88,83	537,02	26,08	28,45	383,98	8635,89	106,29	121,11	16
24.	103,06	697,9	28,37	32,74	395,01	9296,35	90,86	146,78	13
25.	74,63	366,82	20,86	25,27	271,61	3773,22	67,23	102,66	8
26.	77,52	347,71	17,23	27,03	405,79	10383,44	101,47	139,89	17
27.	101,46	688,56	28,5	31,89	418,98	10455,39	100,27	148,53	22
28.	106,53	674,4	25,06	35,86	806,12	38060,14	186,09	279,73	39
29.	100,77	594,58	20,75	38,27	871,92	40589,45	186,64	311,32	35
30.	113,39	707,45	21,9	42,2	868,28	31211,03	125,83	355,15	26
31.	106,8	710,6	26	38,4	804,09	37769,54	170,55	281,98	47
32.	78,2	405,61	20,12	26,95	399,52	9335,92	101,74	144,93	24
33.	87,42	502,62	24,46	29,33	309,91	4462,35	58,98	113,56	8
34.	89,26	532,08	25,05	28,38	616,77	23164,55	149,1	205,17	25
35.	96,88	595,93	24,54	35,8	352,54	6215,29	71,26	128,03	5
36.	99,33	609,76	24,66	36,28	519,71	14611,06	97,27	208,96	16
37.	97,14	584,13	22,46	34,98	416,55	9779,3	104,73	146,76	13
38.	92,37	498,24	21,79	31,39	799,93	28173,7	135,54	304,55	26
39.	83,3	462,8	23,1	28,4	803,84	39189,39	233,77	264,44	27
40.	70,8	344,7	19	26,1	481,87	13755,44	113,89	165,44	28
41.	84,87	435,29	22,46	28,93	558,97	17244,24	128,91	198,51	23
42.	81,01	426,29	20,5	27,25	510,07	14117,65	122,32	184,17	24
43.	80,42	405,38	22,46	25,98	430,12	11568,67	116,83	149,15	22
44.	84,12	436,52	22,12	27,26	501,92	13354,67	111,55	185,46	26
45.	85,66	483,85	21,78	28,93	453,21	12117,28	106,15	167,48	22
46.	77,68	412,58	21,79	26,08	719,07	29256,63	177,45	248,04	27

47.	90,08	512,85	23,08	28,74	529,34	14889,97	122,67	195,03	29
48.	86,1	457,32	21,95	30,43	569,04	12575,94	80,33	243,92	26
49.	91,94	530,17	23,57	32,08	719,46	28744	146,91	266,73	41
50.	81,34	366,49	22,32	27,36	624,69	20304,17	135,7	244	31
51.	79,79	371,43	20,93	25,02	620,63	23535,64	155,92	215,09	22
52.	89,63	482,5	22,11	30,62	578,37	17227,27	100,05	216,86	23
53.	98,94	635,05	27,24	32,45	774,34	33670,87	204,06	272	27
54.	85,82	477,78	23,65	28,07	1087,9	73831,33	296,2	351,83	38
55.	96,55	619,65	24,84	32,56	947,61	46671,42	206,72	325	30
56.	81,73	453,27	22,88	27,39	641,31	26837,27	167,73	219,44	42
57.	76,2	380,87	20,86	24,35	412,59	10103,97	107,63	143,08	12
58.	79,94	404,03	22,42	25,81	519,24	12759,19	83,87	213,73	28
59.	81,93	418,65	22,15	26,11	536,7	16983,77	111,15	195,47	25
60.	94,75	542,2	23,36	33,57	648,63	22225,18	129,93	235,19	26
61.	84,11	417,41	21,36	28,07	753,52	31786,84	159,37	250,36	43
62.	92,56	544,11	24,66	30,93	744,45	35568,49	202	253,21	54
63.	88,9	516,11	21,79	30,84	634,6	25366,6	159,2	223	36
64.	103,58	615,83	24,06	36,17	869,83	42395,23	232,04	296,44	47
65.	100,51	619,2	25,74	34,14	858,14	41286	190,44	303,41	36
66.	101,85	521,51	22,57	35,43	654,18	21150,79	124,91	261,2	29
67.	98,68	641,35	27,74	33,2	847,23	44334,12	195,03	285,04	60
68.	93,15	558,38	24,69	30,71	821,74	37133,47	185,86	285,23	46
69.	92,07	499,03	21,35	33,11	1057,16	68831,84	260,79	363,45	21
70.	115,78	812,56	29,85	39,45	1180,48	60340,41	245,15	430,01	20
71.	105,38	738,7	28,93	34,73	733,45	30026,59	181,79	238,07	29
72.	93,02	532,64	25,74	28,92	632,74	21265,24	145,85	232,2	15
73.	80,95	411,45	23,02	26,49	784,27	37875,55	215,27	267,84	15
74.	74,21	348,72	17,56	25,26	1032,25	65048,73	246,23	369,47	28
75.	77,73	359,29	19,25	25,13	1020,03	58383,87	222,46	361,6	37
76.	75,39	383,35	20,42	25,09	733,47	30709,64	187,85	250,07	24
77.	64,82	283,18	17,53	21,17	814,75	37956,94	192,12	307,69	37
78.	108,26	742,3	27,7	36,73	1091,11	76260,25	277,34	389,79	34
79.	72,02	335,12	18,11	24,48	911,94	51859,82	212,64	329,99	56
80.	99	617,07	26,59	34,3	771,31	32593,56	158,08	281,24	33
81.	104,2	598,56	24,88	37,11	1202,56	82581,09	261,36	423,76	64
82.	84,16	425,17	20,48	30,28	962,41	55496,41	203,99	348,07	54
83.	95,14	629,66	26,04	31,95	724,99	33488,3	187,53	251,34	21
84.	85,52	467,21	23,94	28,5	659,52	25808,08	160,44	212,9	32
85.	87,92	420,9	17,01	34,18	898,32	50796,51	228,64	301,15	55
86.	88,99	442,14	20,28	32,06	590,98	21418,35	157,67	199,56	26
87.	78,73	395,94	21,12	26,08	636,08	24106,28	155,91	224,77	18
88.	92,98	550,29	25,06	29,91	837,04	37080,64	164,86	309,23	34
89.	76,04	379,86	20,63	25,32	999,95	56667,91	228,61	366,86	58
90.	78,72	367,16	19,11	27,16	867,09	37837,55	163,91	311,76	30
91.	79,35	399,42	20,45	26,88	735,15	35338,6	179,26	272,41	23
92.	80,46	423,37	21,85	27,8	918,91	48710,69	242,46	300,08	42
93.	87,26	480,14	22,23	29,29	996,19	57231,24	223,16	359,66	38
94.	77,91	391,89	19,11	27,21	889,89	53663,07	236,38	296,06	46
95.	84,02	448,78	20,21	31,04	1115,89	66688,24	251,05	443,35	16
96.	92,53	547,03	22,85	32,45	1152,97	74076,4	275,25	420,64	39
97.	80,88	400,1	20,43	27,75	985,16	58893,02	270,28	314,85	41
98.	88,93	501,16	23,93	30,66	1301,84	100469,5	296,06	439,22	46

99.	82,35	438,77	20,39	29,87	1138,41	75495,69	277,28	401,67	32
100.	96,94	559,17	24,4	33,02	1249,26	94572,8	301,17	460,39	50
101.	95,17	573,11	26,08	31,44	1117,19	74695,71	235,04	416,36	29
102.	89,03	490,03	22,97	30,35	879,55	41499,82	169,56	350,32	34
103.	109,67	718,69	25,24	39,37	795,31	39202,99	205,02	258,1	39
104.	70,97	323,99	19,11	23,57	986,92	41001,8	147,32	382,55	15
105.	95,24	538,6	24,62	31,83	809,89	34052,19	155,05	300,99	18
106.	105,94	731,62	29,62	35,8	806,52	37731,77	189,56	288,91	27
107.	127,98	1042,55	31,72	43,15	2039,7	224618	428,7	770,4	10
108.	91,74	562,77	23,13	31,44	1074,44	41988,61	143,2	448,59	14
109.	78	422,24	23,05	25,39	976,36	55723,26	205,45	375,37	56
110.	103,84	622,57	27,34	35,41	627,43	25450,02	180,36	200,56	56
111.	105,1	679,57	25,84	36,55	686,99	27747,97	183,65	226,25	35

6.1.3 Wide-field-Zellen: Wide-field-Zellen von allen Retinaregionen

Zellkörperparameter					Dendritenbaumparameter				
	Umfang (μm)	Fläche (μm^2)	kleiner Durchmesser (μm)	großer Durchmesser (μm)	Umfang (μm)	Fläche (μm^2)	kleiner Durchmesser (μm)	großer Durchmesser (μm)	Verzweigung
1.	118,38	805,09	26,37	43,8	1994,2	236015	497,1	689,1	20
2.	96,31	603,04	26,26	32,86	2342,14	337495,41	632,93	765,87	15
3.	120,12	570,6	30	40	2836,14	260502	782	1026	18
4.	104,16	312,14	25,6	41,2	11632,4	82631,2	428	525,6	11
5.	88,73	484,76	24,54	27,51	1608,78	95598,36	256,4	679	5
6.	106,56	568,09	21,74	38,92	1892,89	166021,49	315,77	782,82	12
7.	84,03	437,27	22,27	28,4	1912,98	202043,76	359,27	743,1	14
8.	103	656,7	24	37	1426	64500	366	888	25
9.	95,98	620,06	26,1	31,27	2012,98	208135,06	401,57	786,15	9
10.	123,2	885	29	45	766	70200	320	560	7
11.	121,7	823,7	27	44,5	1324	96809	318	437	6
12.	87,9	460,13	20,92	32,41	984,29	55844,9	236,38	369,54	16
13.	95,59	427,86	23,27	32,86	2155,39	237125,63	457,39	731,68	14
14.	104,8	322	26,2	37	1946,6	106628,14	426,4	692	14
15.	83,73	437,08	22,58	26,23	1052,45	69058,82	251,49	368,71	23
16.	118,2	891,9	32,4	40,5	1124,8	69966	239,8	418,7	15
17.	120	846	26,5	44,6	1333,1	110929	325,7	437,2	15
18.	122,5	407,2	24,8	46,6	2222,02	127292	522	722	11
19.	102,54	319,2	28,12	33,2	1956,6	112333,2	431,4	718,2	8
20.	91,2	450,4	18,9	36,2	2290,4	144200,16	528,14	808,14	12
21.	76,1	366,1	19,3	25,9	1304,6	104287	341,9	452,9	6
22.	67,51	306,23	18,91	22,41	1119,91	78007,68	286,41	383,62	9
23.	87,2	456,1	23,3	28,9	1257,5	94354,5	343,19	445,57	15
24.	81	417,4	21,8	27,8	1089,98	67622,3	229,6	432,2	12
25.	61,9	243,2	15,8	20,9	1173,07	73293	215,9	445,8	17
26.	84,7	481,4	23,8	28	1372,17	115336	333,6	492,4	9
27.	90	234,96	21,62	32,6	1810	92880	444,1	621,4	16
28.	93	268,9	20,5	32,56	1858,52	100620,6	412,2	642	13
29.	89	256	22,18	30,4	2166	134580	484,2	779,9	9
30.	102,2	294,16	25,8	37,2	1786,12	92160	456,2	656,18	13
31.	93,24	164,75	21,33	33,12	1915,2	57735,6	345	736,8	10
32.	93	274,38	25,4	30,52	2107,06	134896,2	519	715,4	8
33.	96	273,94	24,2	34,38	1670,4	123136,4	408,6	799,4	12
34.	58,4	194	12	22	1079,28	76964,77	269,37	411,58	17
35.	85,1	421,9	19,9	31,3	913,5	43974,1	207	340,5	8
36.	100,09	533,15	23,16	36,81	1468,62	121314,78	343,31	595	14
37.	128	1044,6	31,7	43,2	2039,75	224617,76	428,66	770,43	19
38.	84,81	450,26	22,51	29,4	1955,02	212567,33	407,48	683,72	8
39.	117,2	413,94	30,2	40,6	2306,8	151713,2	477,8	825,52	15
40.	81,8	418,8	21,6	29,2	1051,24	51495,0	228	376	9
41.	122,23	945,33	28,4	47,57	1291,17	89419,25	276,44	491,57	11
42.	72,8	173	18	27	1598,7	70594,6	350	549,8	10
43.	113,23	828,98	29,27	39,89	1418,43	122061,54	342,33	529,67	15
44.	76,83	382,34	20,84	25,81	1177,92	71526,52	255,22	404,24	14
45.	115,4	345,2	19,6	44,2	2108,98	117073	365,6	841,38	17
46.	98,99	605,05	25,16	35,26	1931,4	100589,2	370,4	711	19
47.	162	880	39,8	57	2038,18	133127,8	567,5	658,2	25

Danksagung

Großer Respekt und Achtung gilt insbesondere den unbekanntem Organspendern. Denn um ihnen gerecht zu werden, wurde diese Dissertation zu Ende geschrieben.

Mein ausdrücklicher Dank gilt Prof. Dr. Dr. Solon Thanos, Leiter der Experimentellen Ophthalmologie der Universitäts-Augenklinik Münster, für die Bereitstellung des Themas und der Retinae.

Mein Dank gilt den Mitarbeitern des Instituts für Experimentelle Ophthalmologie für die Hilfestellung und Ratschläge bei Problemen.

