

Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Pinealorgan von *Passer domesticus** **

A. OKSCHE und H. KIRSCHSTEIN

Anatomisches Institut der Universität Gießen, Lehrstuhl I
(Direktor: Prof. Dr. A. Oksche)

Eingegangen am 9. September 1969

Electron Microscopic Studies of the Pineal Organ in Passer domesticus

Summary. The pineal organ of *Passer domesticus* contains cells with an inner segment, rich in mitochondria, from which a bulbous 9 + 0 type cilium originates. These cilia are often grouped together and may form 200 Å thick lamellae. Concentric or irregular whorl-like lamellar complexes arise from a number of such cilia. The structure of the bulbous cilia corresponds to that of early developmental stages of the photoreceptor outer segment. The characteristic membrane invaginations of the retinal cones are absent in the bulbous cilia of the avian pineal organ; the lamellar complexes have a position ectopic to the cilia. Signs of degeneration are present at the lamellar bodies. The degenerated forms resemble structures that arise from disintegrating outer segment plates in the pineal photoreceptor cells of lower vertebrates. The receptor-like pinealocytes of *P. domesticus* appear rudimentary when compared with the fully differentiated pineal sensory cells. Definitive functional interpretations are not possible from such morphological comparisons. In the pineal stalk of *P. domesticus*, nerve tracts are present consisting of unmyelinated fibers of 0.12—1.50 µm diameter. These nerve tracts differ from autonomic nerves that traverse perivascularly the connective tissue of the pineal capsule and in places enter the pineal organ. In the pineal organ of *P. domesticus*, a cell type is also found containing 800—1,200 Å diameter granular vesicles which originate in the Golgi complex. The electron microscopic and neurohistological findings are discussed with reference to experiments by Gaston and Menaker (*i.e.* the effect of pinealectomy on the circadian locomotor rhythm of *P. domesticus*) and to electrophysiological results of Ralph and Dawson. Since, according to Menaker, the pineal organ of *P. domesticus* "is a crucial component of the endogenous time-measuring system", questions concerning the presence of a sensory apparatus and secretory activity in this organ assume a special significance.

Key-Words: Pineal organ — *Passer domesticus* — Receptor-like and secretory pinealocytes — Innervation.

Zusammenfassung. Das Pinealorgan von *Passer domesticus* enthält Zellen mit innengliedertem mitochondrienreichen Stift, der eine bulböse Zilie mit 9 + 0 Zilienfibrillen entsendet. Randzipfel solcher Zilien, die vielfach in Gruppen anzutreffen sind, können sich in etwa 200 Å starke Lamellen fortsetzen. Konzentrische und wirbelförmige Lamellenzüge, die von mehreren solchen Zilien ausgehen, bilden im Lumen „markscheidenartige“ oder auch ungeordnete Membranenkomplexe. Ein direkter Zusammenhang mit Zilien konnte nur bei einem Teil dieser Lamellenkörper ermittelt werden. Der Bauplan der bulbösen Zilien entspricht den frühen Entwicklungsstadien des Photorezeptoren-Außengliedes. Es fehlen aber die für die letzteren so charakteristischen Membranınvaginationen; die Lamellenkomplexe der Vogelepiphyse haben eine ektopische Lage zur bulbösen Zilie. Oft finden sich an den Lamellenkörpern Degenerationszeichen. Diese degenerativ veränderten Strukturen erinnern

* *Ultrastruktur des Pinealorgans (Aves) II.* Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

** Eine kurze Zusammenfassung der Ergebnisse wurde im "Seminar on Hypothalamic and Endocrine Functions in Birds", Tokio (19.—24. Mai 1969), vorgetragen.

an die Gebilde, die in den pinealen Lichtsinnesorganen der niederen Vertebraten aus zerfallenden Außengliedplättchen hervorgehen. Im Vergleich zu voll differenzierten pinealen Sinneszellen erscheinen die rezeptorenähnlichen Pinealocyten von *P. domesticus* rudimentär. Definitive funktionelle Schlüsse sind aus solchen morphologischen Vergleichen aber nicht möglich. Im Epiphysenstiel von *P. domesticus* verlaufen kräftige Nervenbahnen, die im Material dieser Studie ausschließlich aus marklosen Nervenfasern (Durchmesser 0,12—1,5 μm) bestehen. Diese Faserzüge sind von autonomen Nervenstämmchen zu unterscheiden, die perivascular die bindegewebige Hülle des Pinealorgans durchsetzen und stellenweise an das Parenchym vordringen. Im Pinealorgan von *P. domesticus* findet sich auch ein Pinealocyten-typ mit 800—1200 Å großen granulierten Vesikeln, die im Golgi-Apparat dieser Zellen entstehen. Die elektronenmikroskopischen und neurohistologischen Befunde werden mit Hinweis auf verhaltensphysiologische (Gaston und Menaker) und elektrophysiologische (Ralph und Dawson) Ergebnisse diskutiert. Da das Pinealorgan von *P. domesticus* nach Menaker eine zentrale Komponente der „biologischen Uhr“ beherbergt, sind Fragen nach einem sensorischen Eigenapparat und nach der sekretorischen Aktivität dieses Organs besonders aktuell.

Einleitung

Die Grundzüge der Fragestellung, die den Feinbau der Vogelepiphyse und seine funktionelle Bedeutung zum Gegenstand hat, wurden bereits von Oksche, Morita und Vaupel-von Harnack (1969) erörtert. Diese erste Mitteilung war dem Pinealorgan der Taube gewidmet. Im Vergleich zur Taube repräsentiert das Pinealorgan von *Passer domesticus* einen primitiveren, sackartigen Typ der Vogelepiphyse; es wurde von uns bereits früher elektronenmikroskopisch untersucht (Oksche und Vaupel-von Harnack, 1963/1965, 1966; Oksche, 1968).

Der erste Eindruck war, daß der pineale Sinnesapparat des Sperlings ausgesprochen rudimentär ist (Oksche und Vaupel-von Harnack, 1963/1965, 1966). In späteren systematischen, das Organ stufenweise analysierenden Untersuchungen (Oksche, 1968) wurden dann auch noch besser erhaltene Zellen vom Rezeptortyp und marklose, im Neuropil verlaufende Nervenfaserverstränge entdeckt (Oksche, 1968). Diese Strukturen stehen im Mittelpunkt der neuen Studien, die die Innervationsfrage (vgl. Quay und Renzoni, 1963, 1967) auch mit neurohistologischer Methodik zu lösen versuchen. Ueck (1969a) wird diese Befunde mit weiteren fluoreszenzmikroskopischen, neurohistologischen und elektronenmikroskopischen Beobachtungen ergänzen und vor allem die Frage einer afferenten Verbindung mit dem Zentralnervensystem prüfen.

Das Pinealorgan des Sperlings beherbergt zwar nicht den von Menaker (1968a, b, 1969) beschriebenen extraretinalen Photorezeptor, es spielt aber eine zentrale Rolle im endogenen System der Zeitmessung (Gaston und Menaker, 1968, 1969). Seine besondere Leistung ist in der Wahrung des circadianen lokomotorischen Rhythmus unter konstanten Bedingungen (z.B. in konstanter Dunkelheit) zu erblicken. Noch offen ist die Frage, wie das Licht hierbei auf das Pinealorgan wirkt. Zur Diskussion steht neben einer primären Lichtempfindlichkeit des Parenchyms (vgl. den *negativen* elektrophysiologischen Befund von Ralph und Dawson, 1968) auch eine Beeinflussung über das autonome (sympathische) Nervensystem.

Material und Methodik

Die *elektronenmikroskopischen* Abbildungen der Arbeit stammen vom Pinealorgan (*Epiphysis cerebri*) eines Sperlings (*Passer domesticus*, Prot.-Nr. 16/67), das aus unserem Material (vgl. Ueck, 1969a) für systematische Studien ausgewählt wurde. Von allen Teilen

dieses Organs liegen Schnittstufen vor. Im einzelnen sind die folgenden Angaben zur Technik zu beachten: 3 min nach Dekapitierung war das Pinealorgan *in situ* auf einer Seite vollständig freigelegt. Es wurde durch Auftropfen von 5%igem Glutaraldehyd (angesetzt mit Phosphat-Puffer nach Sörensen; pH 7,4) anfixiert, im Laufe von weiteren 8 min unter der Binokularlupe herauspräpariert und für 50 min in die Fixierungsflüssigkeit eingelegt. Auf ein mehrmaliges Auswaschen und Aufbewahrung in Phosphat-Saccharose-Puffer folgte Nachbehandlung mit 1%igem phosphatgepuffertem OsO_4 . Nach Entwässerung in aufsteigender Alkoholreihe wurde das Organ in Epon eingebettet. Anfertigung der Dünnschnitte mit LKB-Ultratome, Bleikontrastierung nach Karnovsky; Aufnahmen am Siemens-Elmiskop I, Strahlspannung 60 kV.

Lichtmikroskopische Kontrolle der Schnittstufen (Ultramikrotom-Dickschnitte) mit Methylenblau-Thionin nach Rüdeberg (1967).

Dem Vergleich dienten 10 μm -Paraffinserien, in erster Linie Silberimprägnationen nach Bodian-Ziesmer.

Befunde

I. Lichtmikroskopischer Teil

Das Pinealorgan des Sperlings (Abb. 1a) ist keulenförmig. Es hat ein verdicktes, gekammertes Ende und einen Stiel, der sich ventrikelwärts immer stärker verjüngt. Das Lumen erscheint im Paraffinmaterial weit. Die größte Wanddicke findet sich im Endstück, das den Meningen und dem Schädeldach zugekehrt ist. In diesem Abschnitt ist eine — zuweilen follikelartige — Kammerung des Parenchyms zu beobachten. Das Pinealorgan hat eine bindegewebige Hülle, die in der Nähe der Venensinus der Dura mater (vgl. Oksche, Morita und Vaupel-von Harnack, 1969) eine Verstärkung erfährt.

In versilberten Schnittserien fallen zahlreiche imprägnierte Faserstrukturen (Abb. 1b—g) auf. In der dorsalen, zum Schädeldach gerichteten Wand des *Endstückes* erkennt man scharf gezeichnete Ösenfasern (Abb. 1b). Diese Strukturen, die in tiefere Wandschichten eindringen, gehen von Zellen aus, die am Ufer der Lichtung liegen. Es gelang nicht, synaptische Endformationen dieser Fasern zu sichern. Longitudinal orientierte Faserzüge (Abb. 1c) sind das hervorstechendste Strukturmerkmal der noch relativ dicken Wand des *mittleren Epiphysendrittels*. Diese axialen Bündel werden senkrecht von den Ösenfasern der Uferzellen gekreuzt. Zwischen den Perikaryen sind hier auch noch reticuläre Faserformationen sichtbar. Zahlreiche feine, sich verzweigende Nervenstämmchen beobachtet man in der lockeren bindegewebigen *Kapsel* (Abb. 1d, e). Sie haben vielfach eine perivascularäre Lage. An einigen Stellen ist zu erkennen, daß sie in die Epiphysenwand eindringen. Zu einem anderen System gehören die Faserkabel, die im hirnnahen, stark verjüngten Teil des *Epiphysenstiels* innerhalb des Parenchyms verlaufen (Abb. 1f). Die in einem tangential gestreiften

Abb. 1 a—g. Pinealorgan von *Passer domesticus* und seine Innervation. Bouin. Bodian-Ziesmer. Lückenlose 10 μm -Schnittserie (a—g). a *Übersichtsbild* (Montage aus 4 Einzelaufnahmen). Vergr. 65fach. 1 Distales Drittel: Verdicktes Endstück. L Lumen. 2 Mittleres Drittel: Stiel. 3 Proximales Drittel: Verjüngter Stielabschnitt. 4 Stielverbindung mit der Basalplatte (5) des Plexus chor. ventr. III (6). 7 Bindegewebige Hülle. 8 Gefäße. 9 Cerebellum. *Vergrößerte Ausschnitte*: b—f 560fach; g 225fach. c—g um 90° gedreht. b Äußere Endstückwand (I in a). ↑ Ausläufer der lumennahen Zellen (nervöse Natur nicht gesichert). c Dorsale Stielwand (II in a). × Versilbertes Fasergeflecht; * Nervenbündel. d, e Perivascularäre Nervenfasern (*) in der bindegewebigen Hülle (III in a). f Nervenstrang (*) im Stiel. (IV in a). g Nervenfaser (*) im bindegewebsreichen Verbindungsstück (V in a)

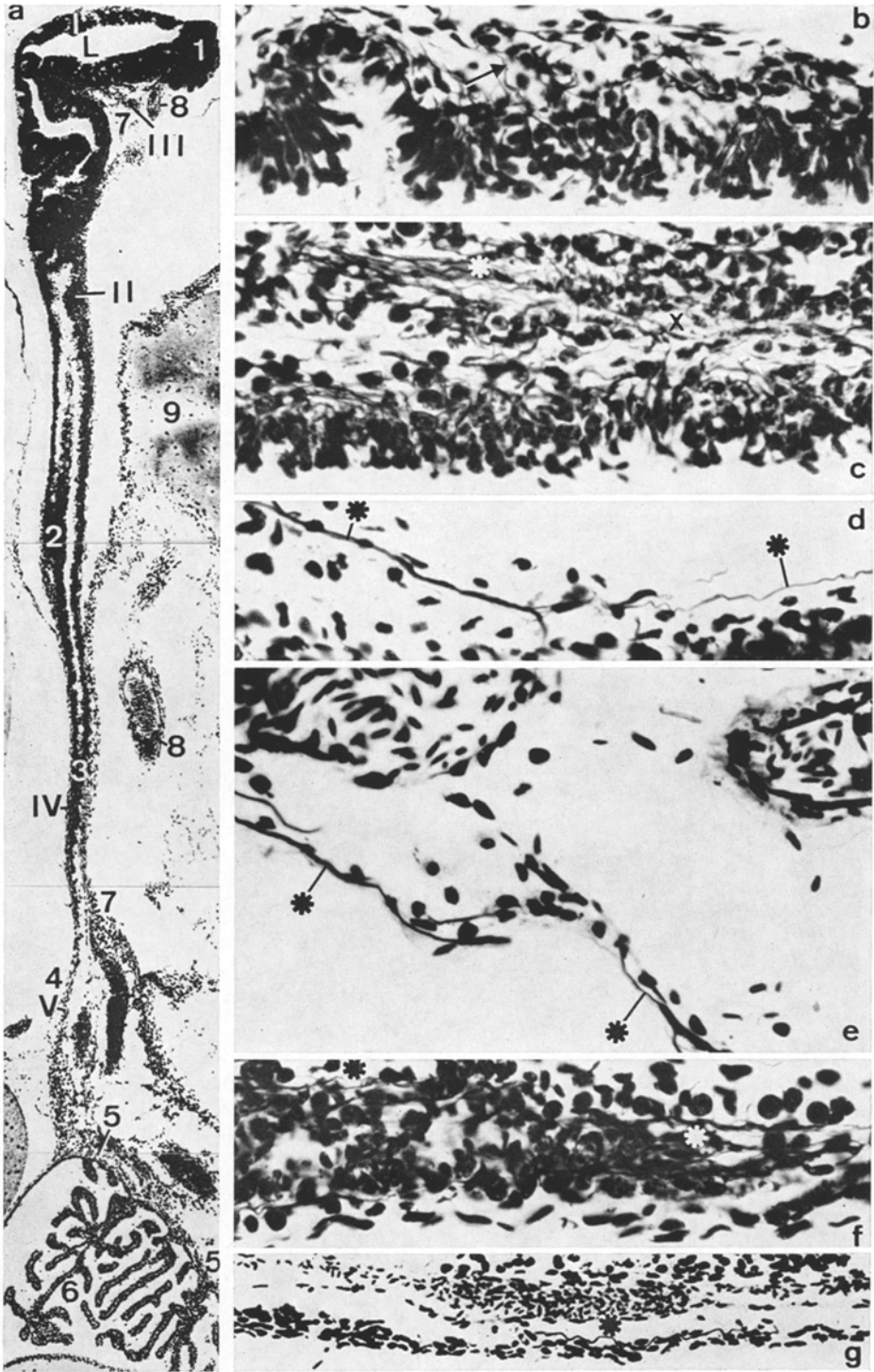


Abb. 1a-g

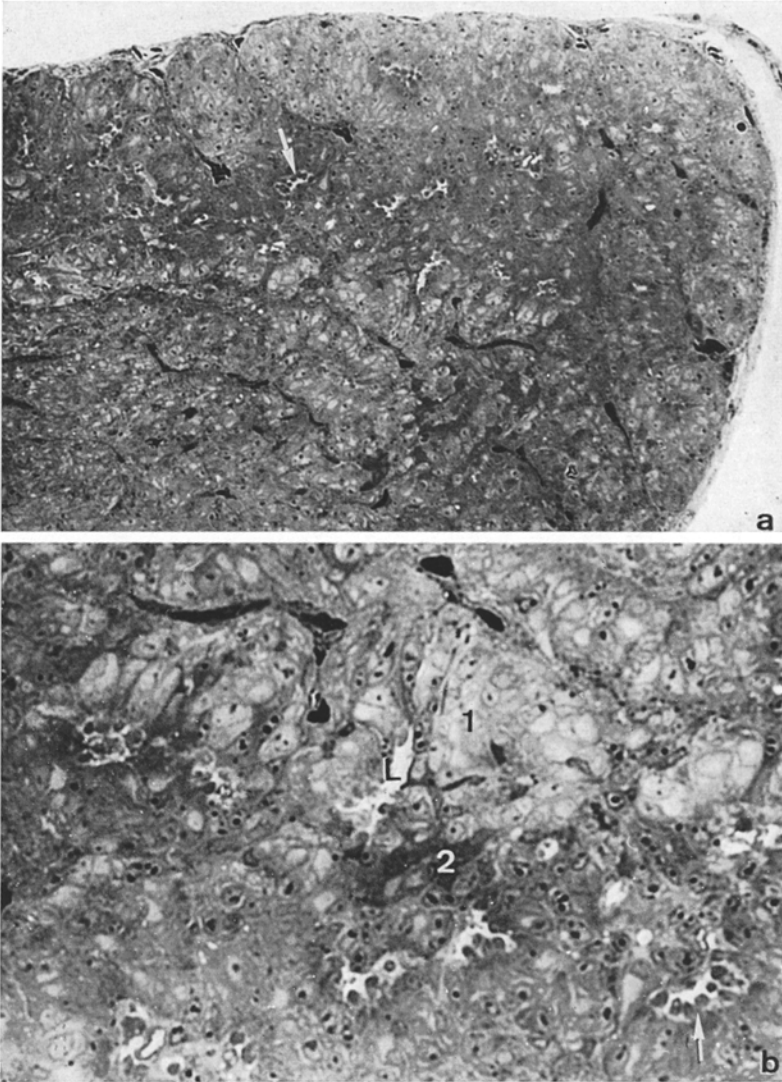


Abb. 2a u. b. Pinealorgan von *Passer domesticus*. Lobulär strukturiertes Endstück. Ultramikrotom-Dickschnitt (Epon-Einbettung). Methylenblau-Thionin (Rüdeberg, 1967). Beachte, daß das Lumen (*L*) wesentlich enger erscheint als im Paraffin-Material (Abb. 1). ↑ Stiftartige Zellfortsätze; 1 helle, 2 dunkle Parenchymelemente. Vergr. a 225fach; b 560fach

Stielabschnitt dargestellte Nervenfasern (Abb. 1g), die vom Bindegewebe umgeben ist, dürfte auch noch zu den Faserzügen des stark reduzierten Epiphysenstiels gehören.

Einzelheiten über die Nervenbahn des Epiphysenstiels und ihre Ausstrahlung s. Ueck (1969a), vgl. Quay und Renzoni (1963). Ueck (1969a, b) hat außerdem beobachtet, daß im Pinealorgan von *Passer domesticus* neben gelb fluoreszierenden Parenchymzellen grün fluoreszierende adrenerge Nervenfasern vorkommen. Die stärksten Züge dieser autonomen

Elemente finden sich in der gefäßreichen bindegewebigen Hülle und in den von ihr ausgehenden Septen.

Die Fäden oder Stifte, die sich von einem Teil der Uferzellen in die Epiphysenlichtung erstrecken, lassen sich im Paraffinmaterial nicht genauer identifizieren (vgl. Oksche und Vaupel-von Harnack, 1966). In Ultramikrotom-Dickschnitten (Abb. 2a, b) erscheinen sie als kegelförmige Gebilde, deren Endknopf von wolkgigen Strukturen umhüllt ist. In solchen Schnitten sind noch die folgenden Einzelheiten zu erkennen: 1. Alle Lumenabschnitte sind wesentlich enger als im Paraffinmaterial; 2. Das Parenchym des verdickten Endstücks weist zahlreiche follikuläre Kammern auf; 3. Es lassen sich dunkle und helle Pinealocyten unterscheiden.

II. Elektronenmikroskopischer Teil

Die ersten elektronenmikroskopischen Aufnahmen vom Pinealorgan des Sperlings (Oksche und Vaupel-von Harnack, 1963/1965) enthielten keine sensorischen Außengliedstrukturen. In den Kammern des Endstücks wurden lediglich mitochondrienreiche innengliedartige Zellfortsätze, aber keine Lamellenkomplexe beobachtet. Der Nachweis unregelmäßiger Lamellenkörper gelang bei Spatzen erst in einer weiteren Epiphysenstudie (Oksche und Vaupel-von Harnack, 1966); diese Gebilde entsprachen den bei Enten und Tauben beschriebenen Membranenwirbeln (vgl. Oksche und Vaupel-von Harnack, 1963/1965). Marklose Nervenbündel des Epiphysenstiels wurden bei *Passer domesticus* erst vor kurzem elektronenmikroskopisch dargestellt (Oksche, 1968); sie konnten aber noch nicht bis zum Gehirn verfolgt werden (vgl. Quay und Renzoni, 1963). Im gleichen Material fanden sich auch bulböse Zilien mit eigenartigen Beziehungen zu den Lamellenkörpern. Die funktionelle Bedeutung des geschilderten Apparats blieb unklar.

1. Pinealzellen vom Rezeptortyp

Der Bauplan dieser Zellen erinnert stärker als bei der Taube (Oksche, Morita und Vaupel-von Harnack, 1969) an Frühstadien oder Rudimente pinealer Lichtsinneszellen. Sie sind in allen Teilen des systematisch untersuchten Pinealorgans (Prot.-Nr. 16/67) anzutreffen. Die Beurteilung ihrer Feinstruktur wird durch Formvarianten und verschiedene Schnittebenen erschwert. An manchen Stellen lassen sich typische Stadien erst nach längerer Suche finden. Für die Beschreibung dieses Zelltyps wird im folgenden eine Region gewählt, die sich vom mittleren Epiphysendrittel bis zum stark verjüngten Stielabschnitt erstreckt.

Der Epiphysenstiel von *Passer domesticus* ist so dünn, daß bei 1000facher elektronenoptischer Vergrößerung mit einer Aufnahme ein vollständiges Querschnittsbild gewonnen werden kann (Abb. 3a). Die Auflösung einer solchen bzw. nur unwesentlich stärkeren Aufnahme (Abb. 3b; Aufnahmevergrößerung 1500fach, Nachvergrößerung auf 3750fach) reicht aus, um die folgenden Struktureinheiten zu erkennen: 1. Das zentrale Lumen enthält zirkuläre Lamellenkörper oder unregelmäßige Lamellenwirbel. 2. Nur wenige Zellagen (durchschnittlich drei Kernreihen) bilden die Stielwand. 3. In der Außenschicht der Wand verlaufen kabelartig gebündelte marklose Nervenfasern.

Ein Teil der lumennahen Zellen fällt durch besondere Formmerkmale auf (Abb. 4). Diese Elemente haben eine kegelförmige Gestalt. Sie entsenden einen mit Mitochondrien prall gefüllten, innengliedartigen Stift in die Lichtung, die mit wirbelartigen Membranenkomplexen gefüllt ist. Weitere Struktureinheiten sind einer stärker vergrößerten Übersichtsaufnahme (Abb. 5) zu entnehmen.

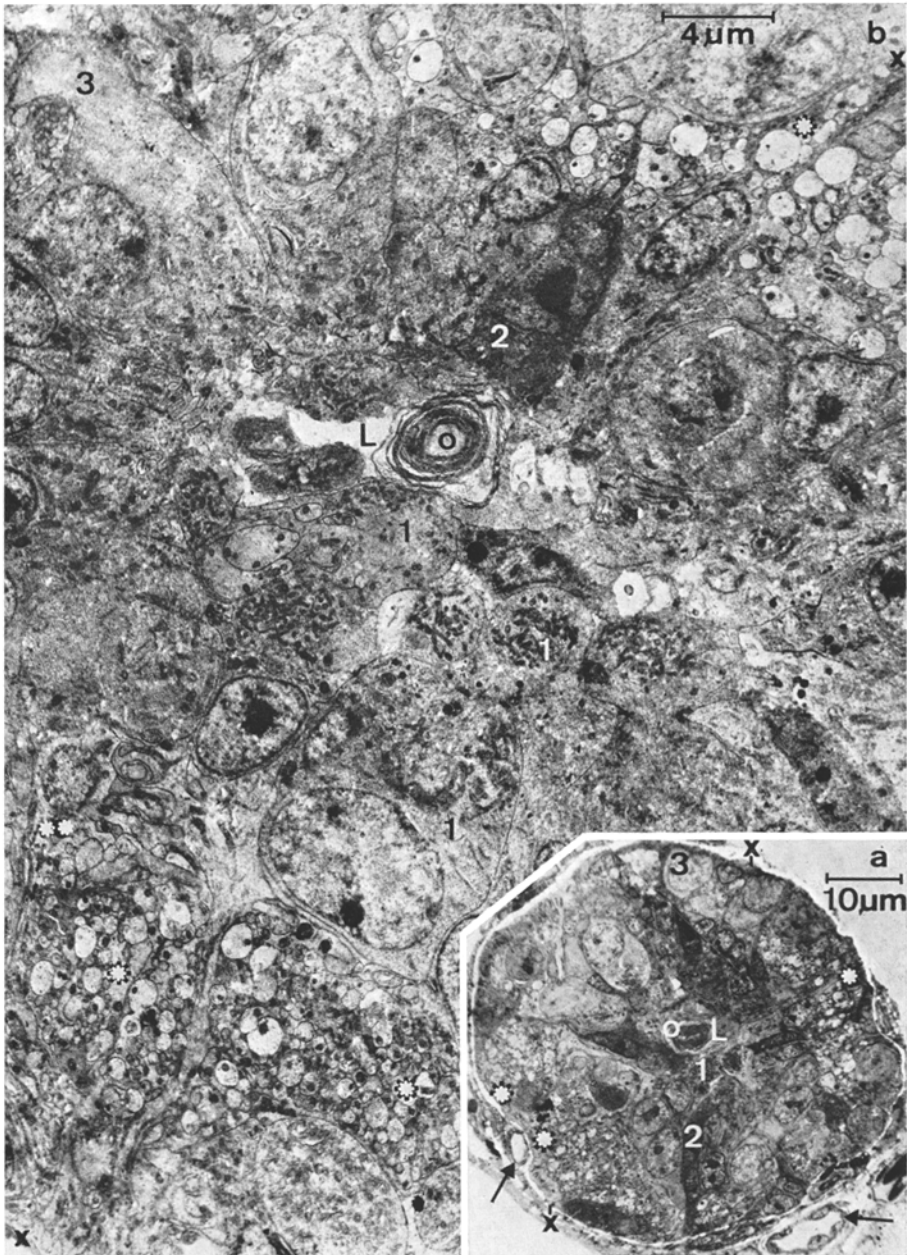


Abb. 3 a u. b. Pinealorgan von *Passer domesticus* (Stielabschnitt). Elektronenmikroskopische Übersichtsaufnahmen (a und b: eng benachbarte Schnitte einer Serie). Vergr. a 1000fach (Kontaktabzug); b 3750fach (Aufnahmevergrößerung 1500fach). L Lumen mit konzentrischem Lamellenkomplex (o). 1 Pinealocyt vom Rezeptortyp. 2 kleine, dunkle Spindelzelle. 3 große, helle Zelle; * marklose Nervenfaserbündel (Bahnen); ** Neuropil; × äußere Parenchymgrenze; ↑ Kapselgefäße

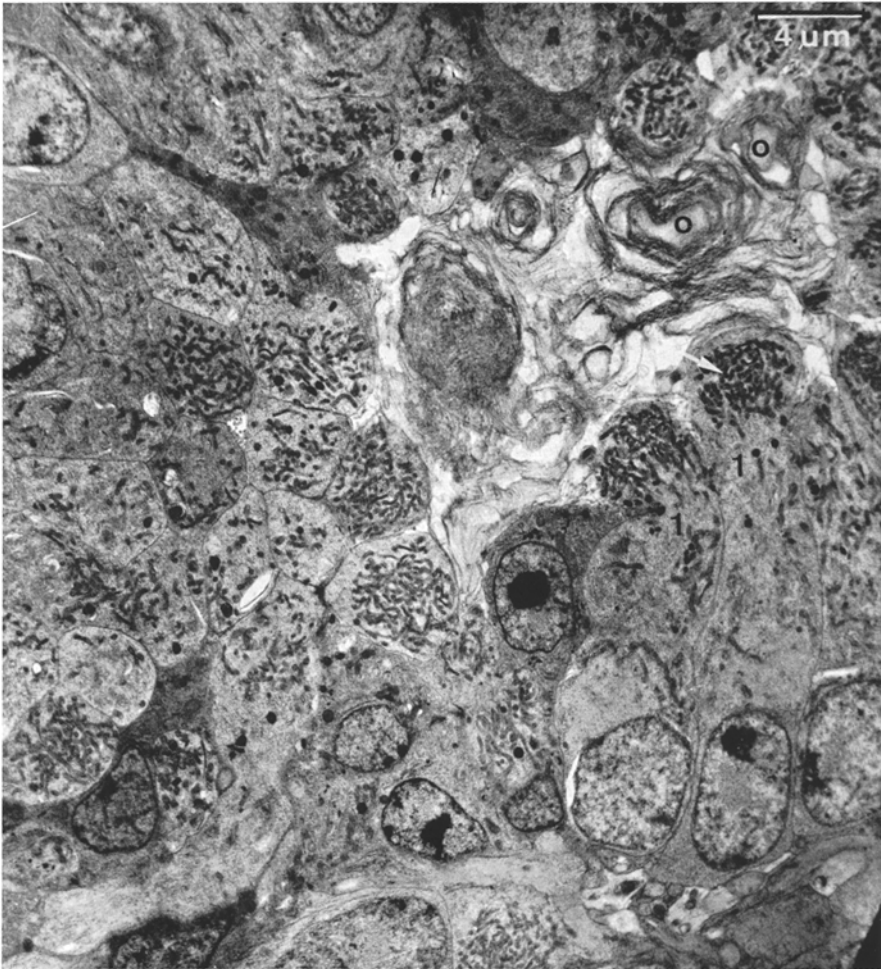


Abb. 4. Pinealocyten vom Rezeptortyp (1), die in ihren innengliedartigen Stiften zahlreiche Mitochondrien (↑) enthalten. Im Lumen unregelmäßige Lamellenkomplexe (o). Übersicht. Vergr. 3600fach

Die Frage nach dem Zusammenhang zwischen den innengliedartigen Stiftfortsätzen und den Membranenwirbeln ist nicht leicht zu beantworten. Bei solchen Untersuchungen geht man am besten von rezeptorenartigen Zellen mit einer axial getroffenen bulbösen Zilie aus (Abb. 6). In Abb. 6 ist diese cytoplasmareiche, von Zilienfibrillen durchsetzte Keule etwa $1,7 \mu\text{m}$ lang und an ihrem verdickten Ende etwa $0,5 \mu\text{m}$ breit. Sie erreicht eine Gruppe von quer oder schräg geschnittenen bulbösen Zilien, die im Innern $9+0$ Zilienfibrillen enthalten. Am anderen Lumenufer berührt dieser Verband ein gekapptes mitochondrienreiches Stiftende („Innenglied“). Von diesem apikalen, mit Mikrovilli besetzten Zellpol führen einige lamelläre Brücken in den wirren Lamellenkomplex, der das Innere des Lumens ausfüllt. Die Periode dieser Lamellen liegt bei etwa

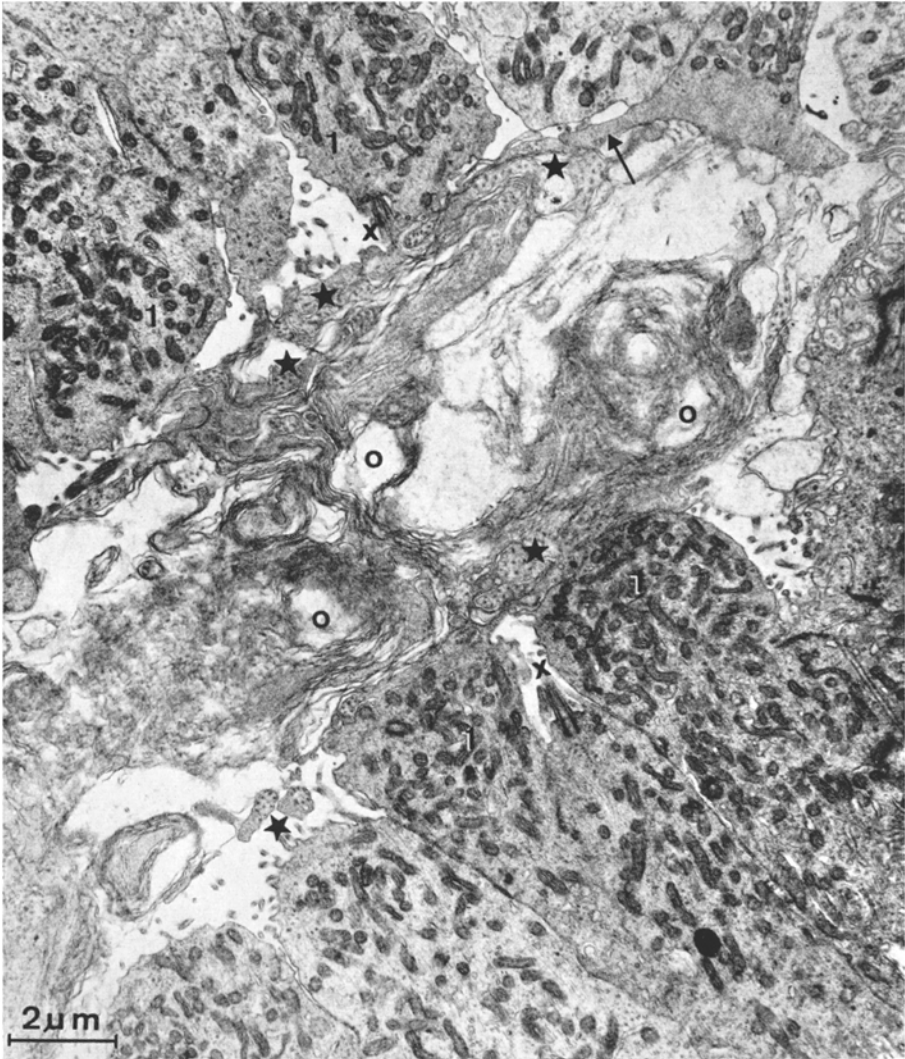


Abb. 5. Pinealocyten vom Rezeptortyp (I). ★ Bulböse Zilien mit engen Beziehungen zu unregelmäßigen Lamellenwirbeln (o); × Axial getroffene Zilien; ↑ Zungenförmiger Zellfortsatz. Vergr. 7200fach

200 Å; stärker aufgetriebene Stellen haben einen Membranenabstand von 250 bis 350 Å, besonders dichte — einen Durchmesser von nur 170 Å. Profile bulböser Zilien umschließen den Lamellenwirbel nicht nur von außen; sie finden sich auch im Innern der Formation, zwischen den einzelnen Membranenzügen. Dort, wo sich zwei Zilien berühren, kommt eine Plasmalemm-Doppellinie zustande. Ein einfaches Nebeneinander solcher Grenzlinien kann aber nicht das Bild konzentrischer Lamellenverbände erzeugen. An einigen Stellen scheint eine Kontinuität des Ziliencytoplasmas mit den Lamellen vorzuliegen. Um diese Verhältnisse zu klären, sind Aufnahmen mit höherer Auflösung erforderlich.

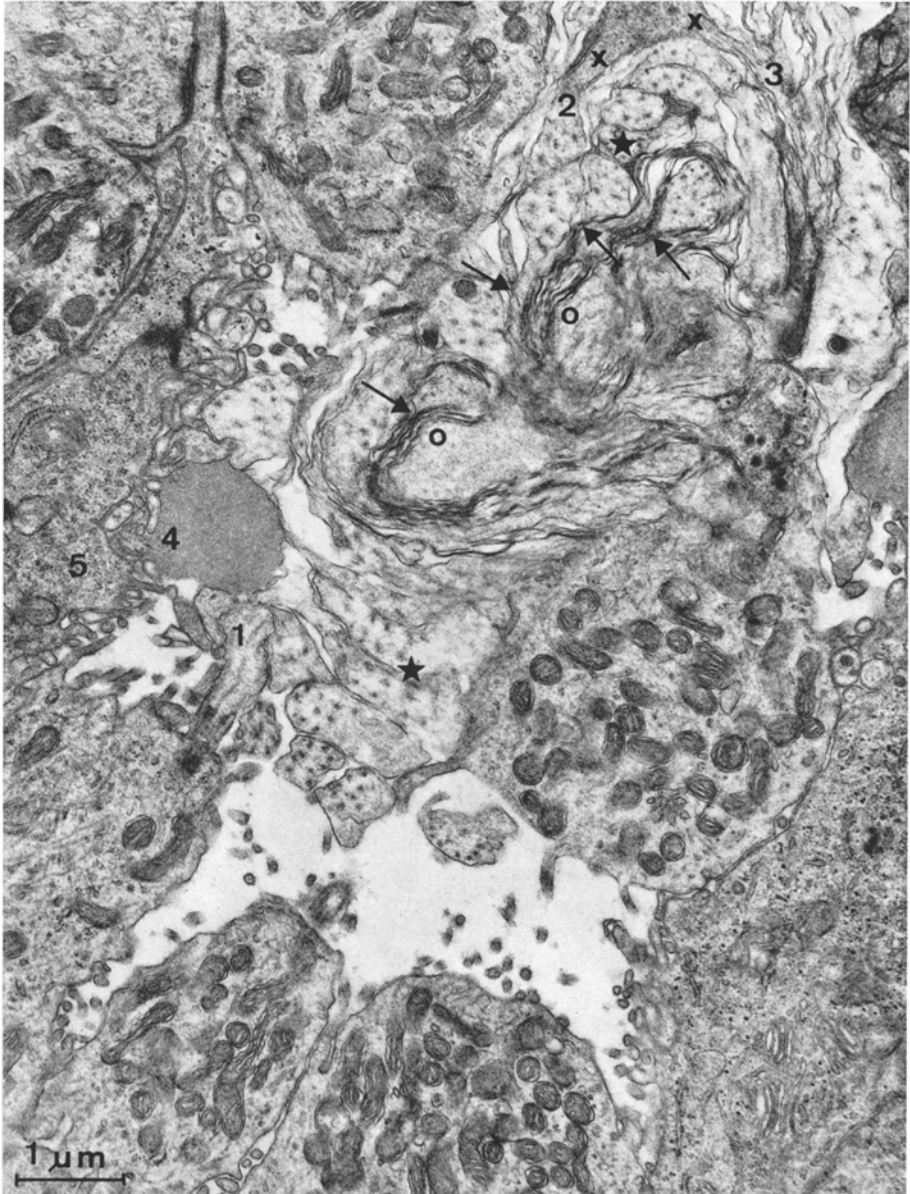


Abb. 6. Pinealocyten vom Rezeptortyp. Die bulböse Zilie (1) einer dieser Zellen ist axial getroffen. ★ Profile gruppenartig zusammengefaßter bulböser Zilien. ↑ Beachte die Beziehungen solcher Zilien zu den Lamellenwirbeln (o). × Zungenartige Zellausläufer, die sich in eine Zilie (2) bzw. in Lamellenkomplexe (3) fortsetzen. 4 Feinkörniges Material am apikalen, mit Mikrovilli besetzten Pol einer Stützzelle (5). Vergr. 14400fach

Abb. 7 zeigt einen Lamellenkörper, dessen konzentrische Membranlagen wesentlich regelmäßiger sind als die in Abb. 6 vorhandenen Wirbel. Dieser Lamellenkörper ist eng mit Gruppen von bulbösen Zilien vergesellschaftet. Eine

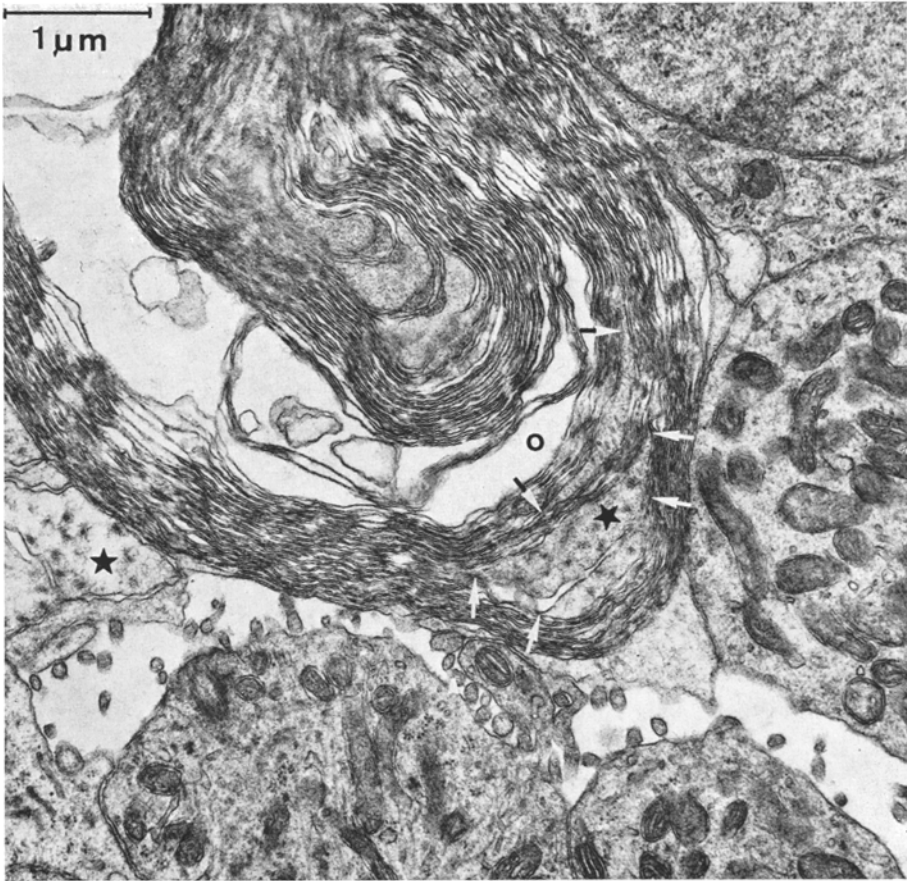


Abb. 7. Lamellenkörper (o) und bulböse Zilien (★). ↑ Zipfelförmig ausgezogene Randpartien dieser Zilien laufen in Lamellen aus, die sich in die konzentrischen Membranformationen des Lamellenkörpers einordnen. Vergr. 19600fach

Vorstellung, wie solche Lamellenverbände entstehen, vermitteln die mit Pfeilen gekennzeichneten Stellen. Hier kann man erkennen, daß ein Zipfel der abgeplatteten Zilienbulbi in eine 200—250 Å starke Lamelle ausläuft, die sich anschließend in den konzentrischen Strukturverband eines Lamellenkörpers einordnet. Lagern sich solche von mehreren Zilien ausgehende Lamellen aneinander, so entsteht ein markscheidenartiges Bild, das bei entsprechenden Wicklungen zu den komplexeren konzentrischen oder auch wirbelartigen Lamellenkörpern führt.

Dieses Bauprinzip ist auch an einem kleineren zirkulären Lamellenkörper zu erkennen (Abb. 8a). Die Kontinuität der drei deutlich gezeichneten Zilienprofile

Abb. 8a—d. Bulböse Zilien und andere außengliedartige Strukturen. 1 Pinealocyten vom Rezeptortyp; 2, 3 Centriolen. a Vergr. 1200fach. ★ Zilien und o konzentrische Lamellenzüge. b Vergr. 14400fach. ↑ Bulböse Zilie, die in einen im Lumen liegenden Komplex (×) eintaucht. o Lamellenzüge. c Vergr. 16200fach. ↑ Bulböse Zilie. (Axialschnitt). ★ Gruppenartig angeordnete Zilien (Quer- und Schrägschnitte). 4 Zilienwurzeln. d Vergr. 17500fach. ↑ Bulböse Zilie. ★ Anschnitte benachbarter Zilien

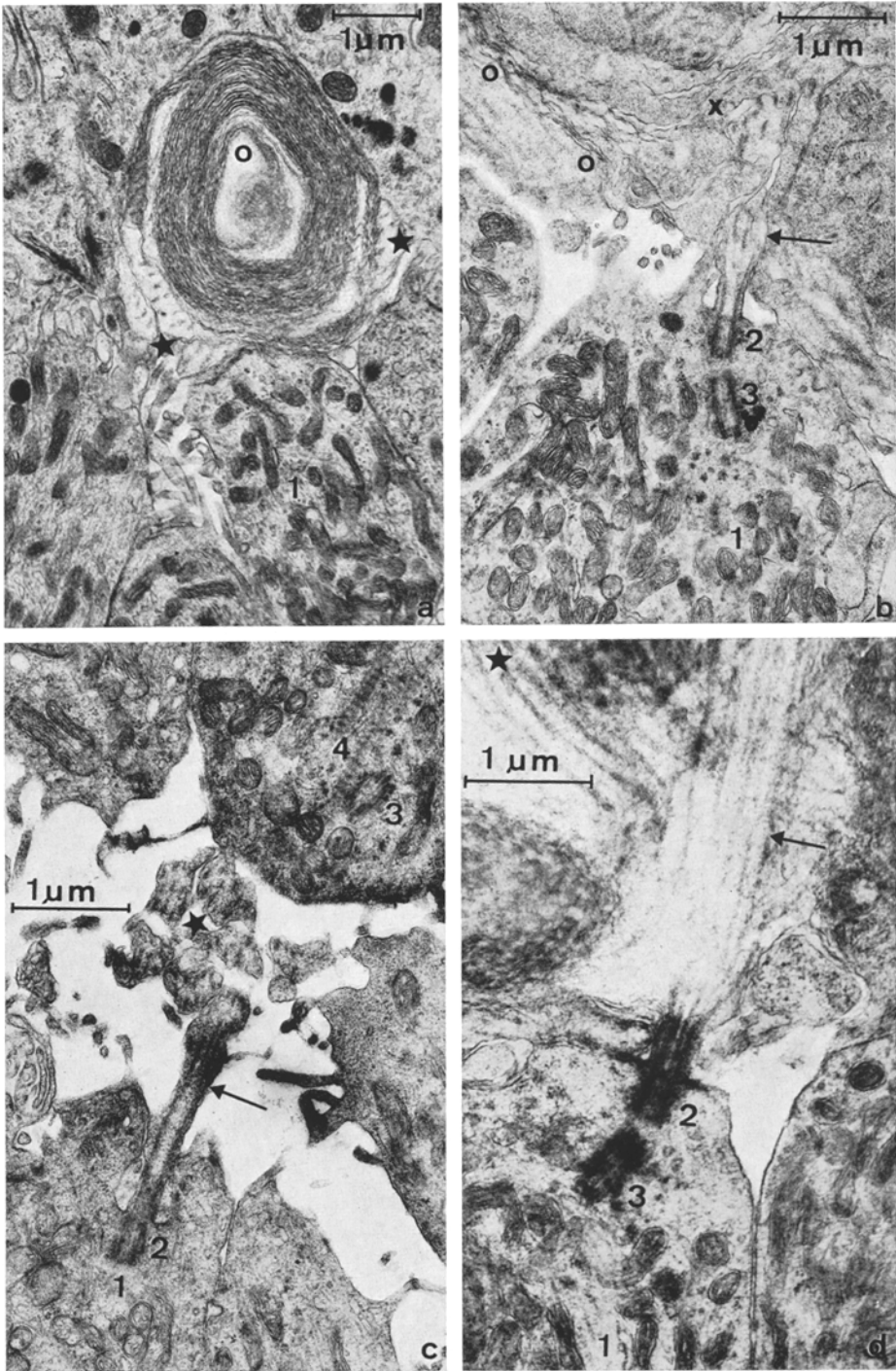


Abb. 8a—d

mit den innengliedartigen Stiften läßt sich aber in dieser Schnittebene nicht sichern. Aufschlußreich sind weitere Aufnahmen (Abb. 8b—d) mit axial geschnittenen Zilienapparaten. Abb. 8b zeigt, daß die bulbösen Zilien von einem charakteristischen Centriolenpaar ausgehen. Die Endkeule dieser Zilie taucht in einen Komplex ein, der aus zahlreichen anderen, in verschiedenen Ebenen verlaufenden Zilien und Lamellenzügen besteht. An einer der longitudinal getroffenen Zilien wurde eine Länge von $2,3 \mu\text{m}$ gemessen. Bulböse Zilien dieser Länge sind nur selten gestreckt. Schon eine leichte Verbiegung kann zur Folge haben, daß ein Zilienendstück aus der Schnittebene verschwindet. Die kurz erscheinenden bulbösen Zilien dürften vielfach nur den proximalen Teil des ganzen Apparates darstellen. Es ist durchaus möglich, daß in Abb. 8c zumindest einige der schräg angeschnittenen Zilienprofile (★) noch zu dem mit einem Pfeil gekennzeichneten Stamm gehören. Das Eintauchen einer bulbösen Zilie in einen unentwirrbaren Zilienknäuel demonstriert Abb. 8d.

Die wiedergegebene Abbildungsfolge (Abb. 5—8) berechtigt zu den folgenden Schlüssen: Lange cytoplasmareiche Zilien mit $9 + 0$ Zilienfibrillen und einem gebogenen Verlauf bilden im Epiphysenlumen mehrfach verknäuelte Komplexe. Die Lamellen gehen in der Regel von seitlichen Zilienzipfeln, zuweilen aber auch von besonders strukturierten Abschnitten des apikalen Zellpols aus. Ihre Windungen füllen den Raum zwischen den Zilien und formieren sich zu zirkulären oder wirbelartigen Zügen.

Wie bei den physiologisch funktionstüchtigen pinealen Rezeptoren der Anuren (Oksche und von Harnack, 1963; Dodt, 1966) und der Lacertilier (Oksche und Kirschstein, 1968; Hamasaki und Dodt, 1969), sind auch an den Lamellenkörpern der Spatzenepiphyse Degenerationszeichen zu beobachten. Ihre verschiedenen Strukturvarianten, die als Phasen eines Prozesses gedeutet wurden, sind im Pinealorgan der Taube detailliert beschrieben worden (Oksche, Morita und Vaupel-von Harnack, 1969). In unserem Spatzenmaterial sind sie weder so häufig noch so groß und verschiedengestaltig wie bei der Taube. Abb. 9a—c vermitteln eine Vorstellung von diesen Gebilden. In Abb. 9 fallen auf: 1. Die mit einem granulären Material gefüllten Vakuolen, die u. a. auch an den Fortsatz eines Makrophagen denken lassen (Abb. 9a), 2. das Lysosom in einem von irregulären Lamellenzügen umgebenen Zellfortsatz (Abb. 9b) und 3. granuläre Massen im Zentrum eines Lamellenkörpers (Abb. 9c).

2. Andere Zelltypen (Abb. 10, 11)

Neben den mitochondrienreichen rezeptorenähnlichen Pinealocyten („Stiftzellen“) liegen am Epiphysenlumen auch noch Zellen, deren Oberfläche dicht mit Mikrovilli besetzt ist. Sie entsprechen den in pinealen Sinnesorganen der niederen Vertebraten beschriebenen *Stützzellen*. Zu dieser Gruppe sind bei *Passer domesticus* auch die dunklen, spindelförmigen Elemente zu rechnen, deren Zellkern oft in der mittleren Kernreihe des Epiphysenstiels anzutreffen ist. Dieser Zelltyp darf nicht mit einer gedrungenen Form der Stiftzellen verwechselt werden, deren mitochondrienreiche Protrusionen kleine Mikrovilli tragen. Die rezeptorenähnlichen Pinealocyten der Spatzenepiphyse sind so groß, daß der von den Centriolen ausgehende Zilienapparat nicht immer in der Schnittebene liegt. Andererseits

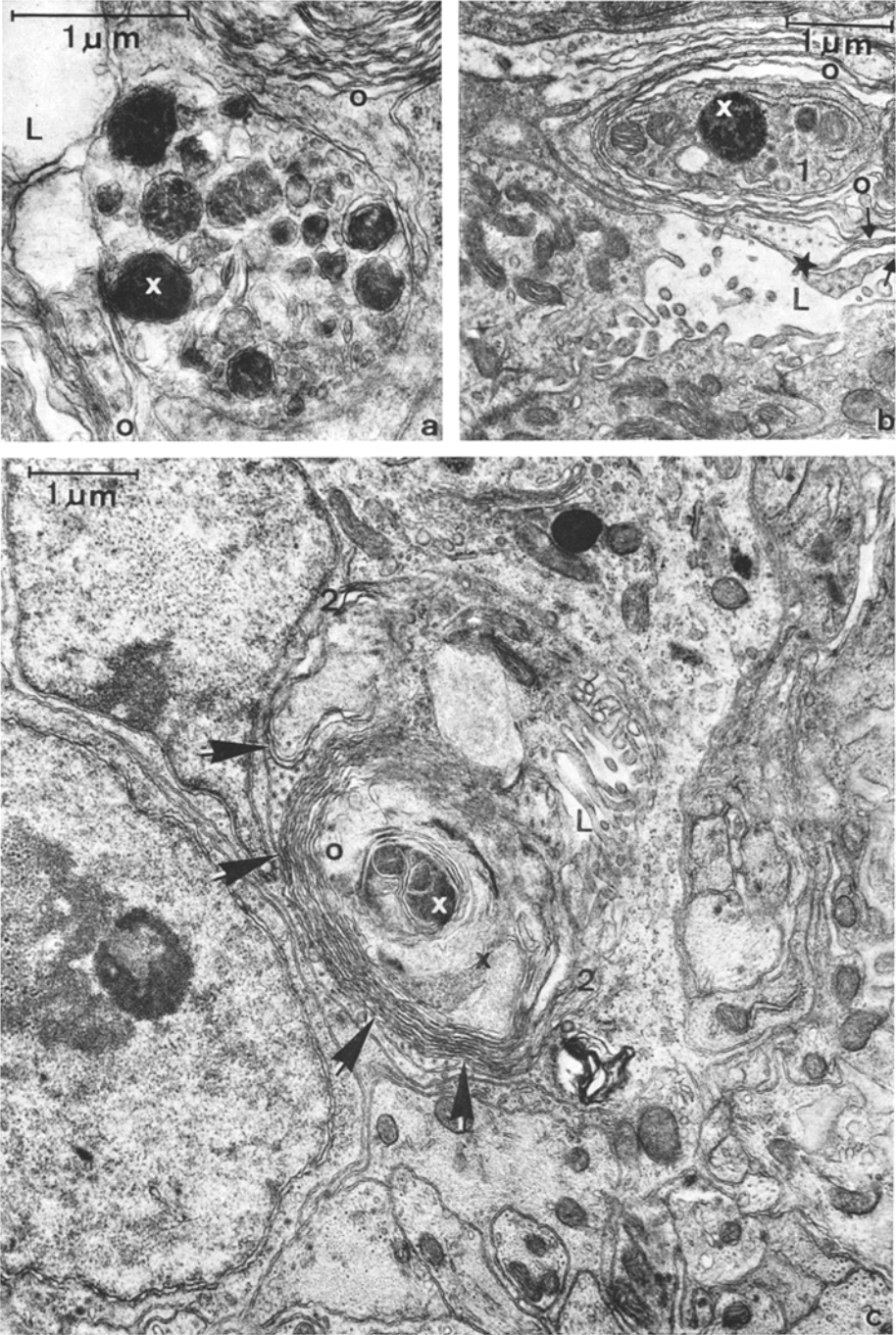


Abb. 9a—c. Zeichen eines Strukturzerfalls oder -abbaus im Epiphysenlumen (L). a Vergr. 24300fach. × Mit dichtem Material gefüllte Zisternen in einem zirkulären, membranbegrenzten Profil. o Anliegende Lamellenwirbel. b Vergr. 14400fach. Von zirkulären Lamellenzügen (o) umgebener Zellfortsatz (I) mit einem Lysosom (×). ★ Bulböse Zilien, deren Zipfel (↑) in Lamellen auslaufen. c Vergr. 15000fach. Unregelmäßiger Lamellenkomplex (o) in einem kleinen Lumen. × Feinkörnige Substanz verschiedener Dichte. ↑ Zilienzipfel, die in Lamellen auslaufen. 2 Stellen, an denen die Lamellen nicht vom apikalen Cytoplasma abgrenzbar sind

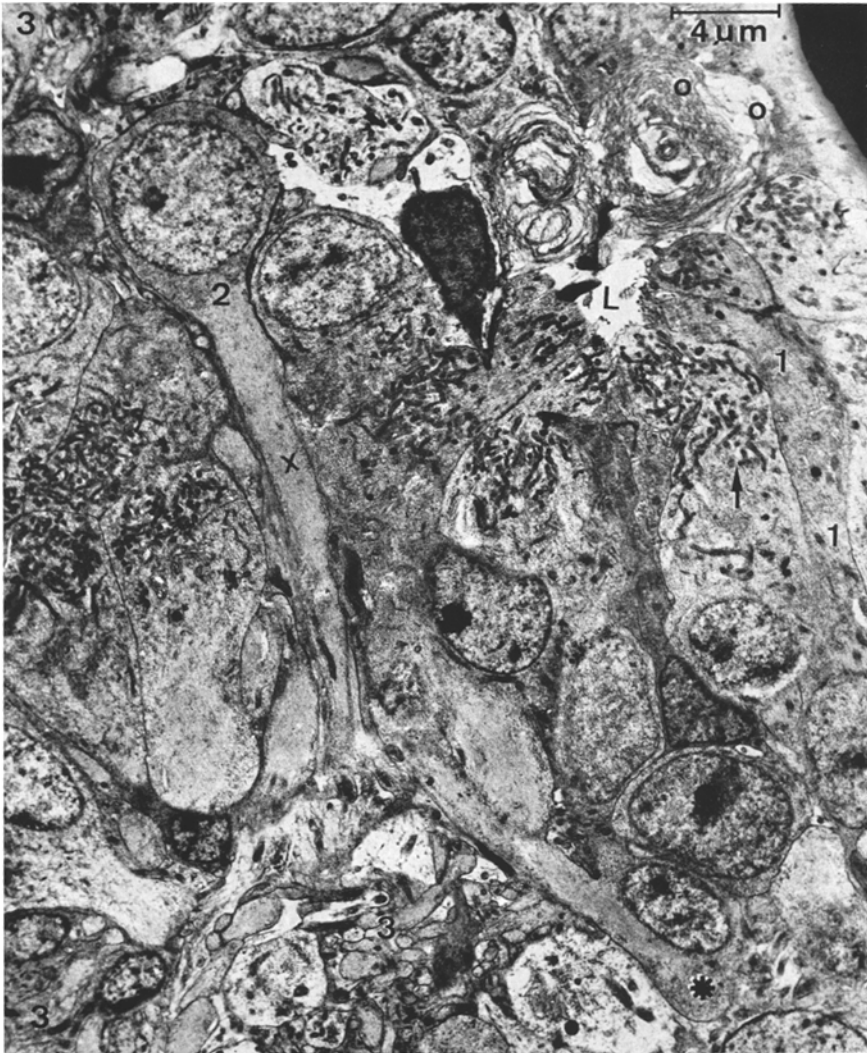


Abb. 10. Struktur der Stielwand (Übersicht). Verschiedene lumennahe Zelltypen. ↑ Pinealocyt vom Rezeptortyp. o Lamellenkomplexe im Lumen (L). 1 Stützzelle. 2 Zelle mit einem langen, filamenthaltigen Fortsatz (x); ihre dem Lumen zugekehrte Oberfläche zeigt keine besondere Differenzierung. 3 Neuropil. * Markierung, s. Anschluß in Abb. 11.
Vergr. 3600fach

glauben wir nach Stufenuntersuchungen annehmen zu dürfen, daß ein Teil der Stützzellen wirklich keinen außengliedähnlichen Abschnitt besitzt.

In diese *Formenreihe* gehört offenbar auch noch eine weitere Zellgruppe mit nahezu glatter Oberfläche und lumennahem Zellkern (Abb. 10). Das Perikaryon dieser Zellen ist mit dicht gebündelten Filamenten ausgefüllt. Ähnliche, wenn auch schwächere Filamentzüge sind in einem Teil der mitochondrienreichen Stützzellen zu beobachten. Filamenthaltige Zellfortsätze lassen sich bis in die

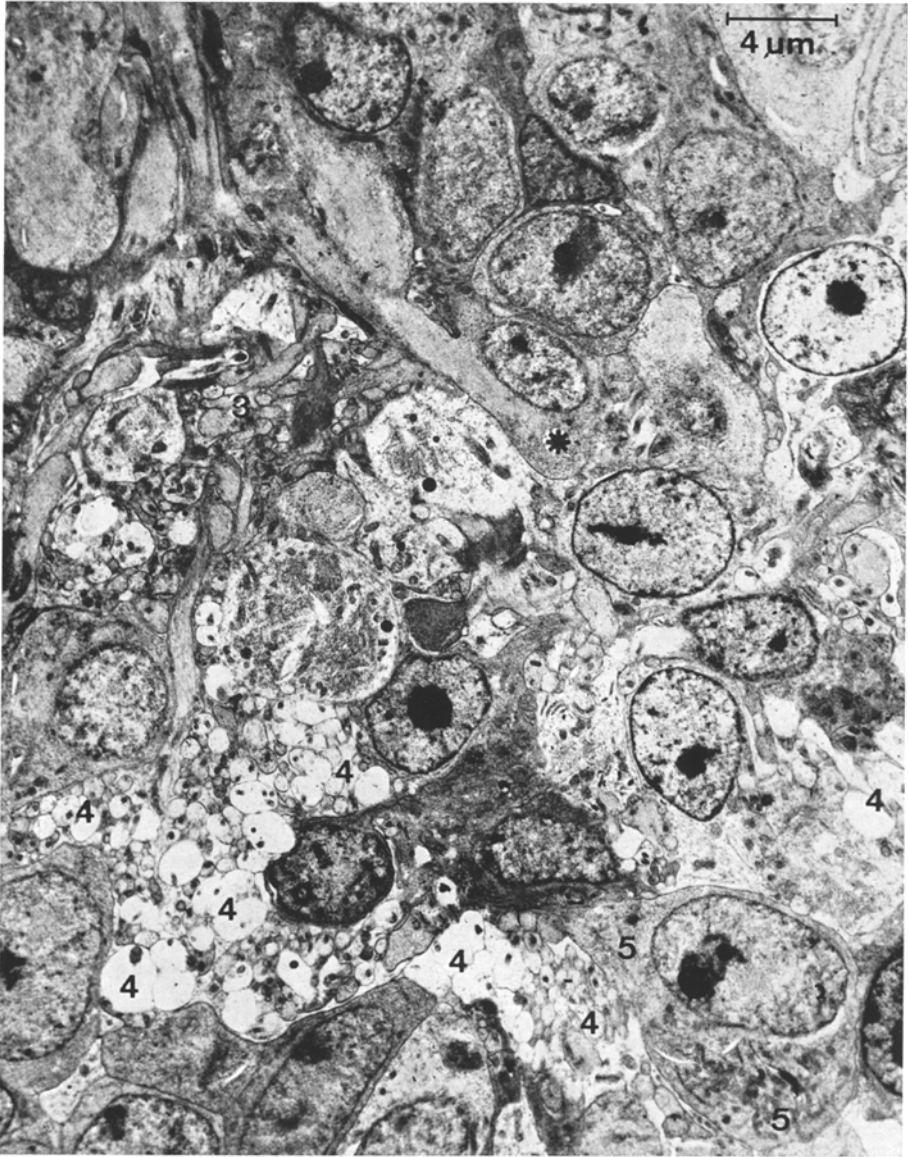


Abb. 11. Struktur der Stielwand (Übersicht). * Anschluß an Abb. 10: Tiefere Wandschicht. 3 Neuropil; 4 gebündelte marklose Nervenfasern; 5 große, helle Zelle (Nervenzelle?) (vgl. Fußnote 1, S. 231). Vergr. 3600fach

äußere, von Nervenbündeln eingenommene Schicht des Epiphysenstiels verfolgen (Abb. 11). Diese Schicht enthält noch den Oligodendrocyten vergleichbare *Begleitzellen* der *marklosen Axone* und „*epitheliale*“ randständige Elemente. Bei solchen epithelähnlichen Zellbildern besteht aber die Gefahr, daß sie auf eine schräge Schnitfführung zurückgehen und in einer anderen Ebene doch noch ein kegelförmiger Fortsatz in das Lumen hineinragt.

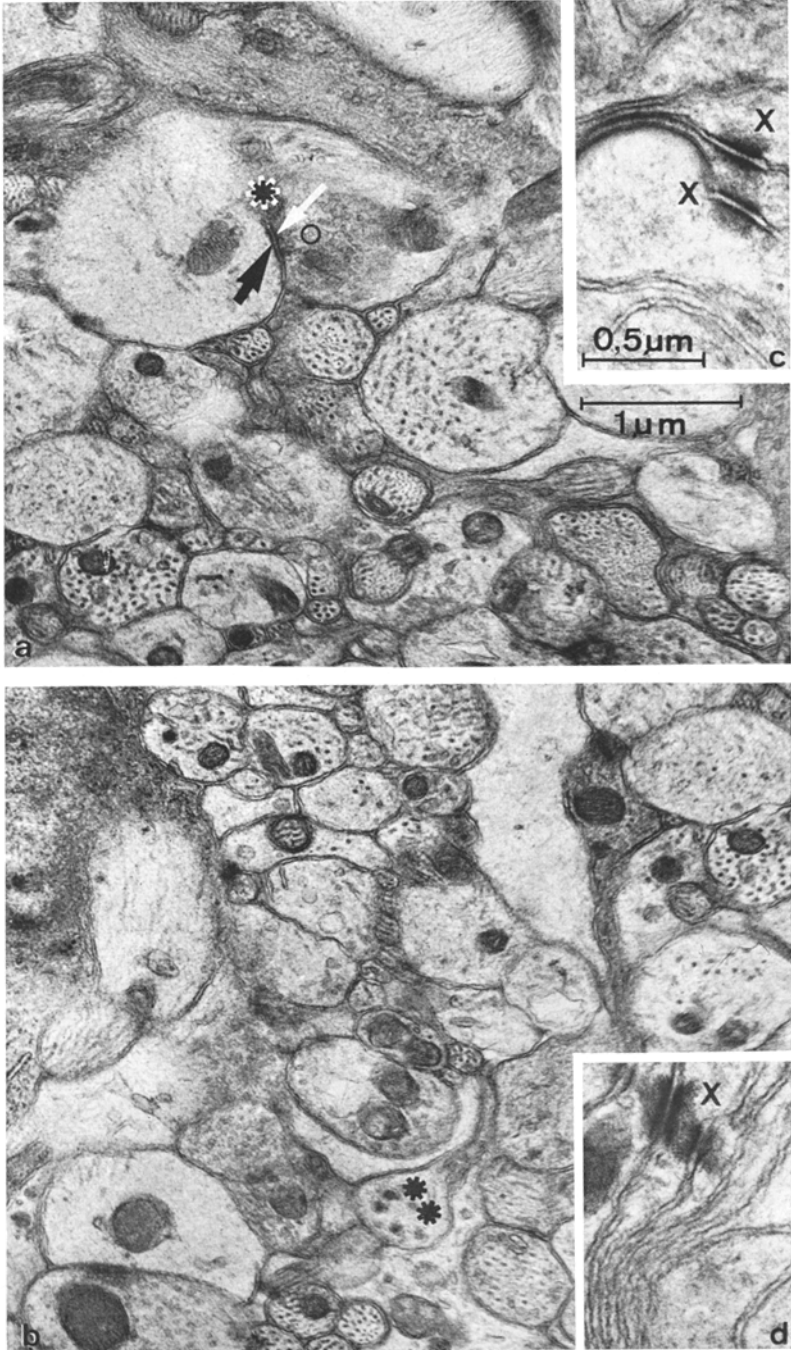


Abb. 12a—d. Marklose Nervenbündel des Epiphysenstiels bei stärkerer Vergrößerung (a, b Vergr. 21 600fach). Ein Teil dieser Axone zeigt sehr deutliche Neurotubuli. In a: * Synapsenähnliche Verbindung zweier Fortsätze; beachte die Membranverdickung (↑) beiderseits und kleine Bläschen (o) in dem einen Fortsatzprofil. Solche Stellen dürfen nicht mit Desmosomen (×) verwechselt werden, die in einigen Neuropilabschnitten zwischen schalenartig gelagerten hellen Zellausläufern zu beobachten sind (c, d Vergr. 32 000fach). In b: ** Marklose Nerven-faser mit granulierten Vesikeln (Durchmesser etwa 900 Å)

Einige besonders große, einen hellen runden Kern und deutlichen Nucleolus aufweisende Zellen des Epiphysenstiels lassen an *Nervenzellen* denken. Bei der genaueren Strukturuntersuchung entdeckt man hier Filamente, die sich nicht von den Faserstrukturen der Stifftzellen unterscheiden; die Formationen des endoplasmatischen Reticulums sind dagegen nur schwach ausgebildet. An diesen Perikaryen wurden im vorliegenden Material keine Synapsenstrukturen beobachtet. Ihre gelegentlich erkennbaren, kegelförmig abgehenden Zellausläufer konnten nicht bis zu den randständigen Nervenkeblen verfolgt werden.

3. Nervenfasern des Epiphysenstiels

Abb. 11, die sich unmittelbar an den lumennahen Ausschnitt der Abb. 10 anschließt, führt in die äußere, nervenfaserreiche Stielschicht (vgl. Abb. 3). Diese randständigen Faserformationen sind nicht mit den üblichen Neuropilstrukturen identisch; sie haben vielmehr den Charakter von Nervenbahnen. In dem hier beschriebenen Pinealorgan (Prot.-Nr. 16/67) finden sich nur marklose Nervenfasern. Ueck (1969a) hat aber im Stiel anderer Spatzenepiphysen auch markhaltige Nervenfasern beobachtet, die wir bereits im Epiphysenstiel der nordamerikanischen Ammer *Zonotrichia leucophrys gambeli* beschrieben haben (s. Oksche, 1968). Die marklosen Axone im Pinealtrakt von *Passer domesticus* variieren in ihrem Durchmesser von 0,1 bis zu 1,4 μm . Ein unterschiedliches Aussehen erhalten sie dadurch, daß ihre Mikrotubuli und Neurofilamente bzw. Kombinationen der beiden in verschiedener Zahl und Verteilung vorkommen (Abb. 12a, b)¹. In Abb. 12a liegen Anzeichen für einen synaptischen Kontakt vor; außer der beiderseitigen Membranverdickung finden sich in dem einen Fortsatzprofil etwa 300 Å große Bläschen. Diese Stellen sind nicht mit Desmosomenstrukturen zu verwechseln, die dort vorkommen, wo dünne Glialamellen das Neuropil durchsetzen.

Granulierte Vesikel enthaltende Nervenfasern sind in den Faserkeblen des Epiphysenstiels nur selten anzutreffen. Sie geben aber den Anlaß zur Frage, ob und wie adrenerge Nervenfasern in das Epiphysenparenchym eindringen. Solche autonomen, das Parenchym durchsetzenden Elemente müssen von den Ausläufern sekretorischer Pinealocyten abgegrenzt werden.

4. Sekretionszeichen

Im Neuropil der Spatzenepiphyse beobachtet man zahlreiche Profile mit 400—1200 Å großen granulierten Vesikeln (Abb. 13a). Da die Mehrheit dieser Vesikel Durchmesserwerte zwischen 800 und 1000 Å aufweist, dürfte zumindest ein Teil der kleineren Bläschen Randschnitte darstellen. Zur Feinstruktur der granulären Vesikel s. Abb. 13c—e. Da manche dieser granulähaltigen Fortsatzprofile in ihrem Kaliber autonomen Faserelementen entsprechen, kann auf Grund der Einschlüsse allein nicht gefolgert werden, daß sie zu sekretorischen Pinealo-

¹ Schwierigkeiten bereitet die Tatsache, daß auch die peripheren Fortsätze der ufernahen Pinealocyten sich stark verzweigen. Bei einem Teil der helleren Profile, die keine Mikrotubuli enthalten (s. Abb. 11), entsteht nach Strukturvergleichen der Verdacht, daß sie zu Pinealocytenausläufern gehören (vgl. Ueck, 1969a). Solche Pinealocyten leiten sich von primären, mit einem axonartigen Fortsatz ausgestatteten Sinneszellen ab. Es überrascht, daß die Ausläufer dieser radiär angeordneten Stielzellen nicht mit entsprechenden Formationen im Neuropil endigen, sondern sich dem Verlauf eines longitudinalen Nervenstranges anschließen.

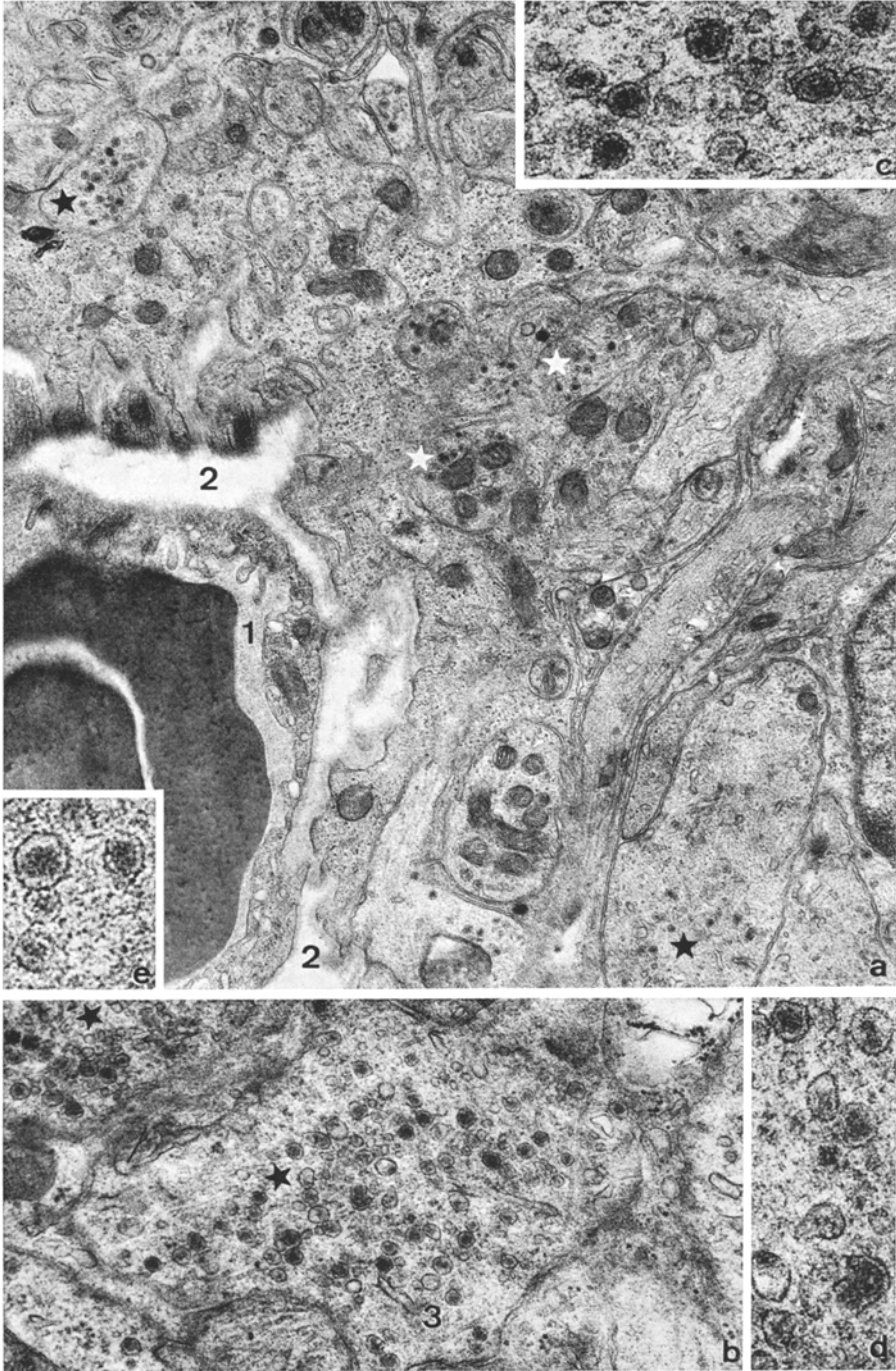


Abb. 13a—e. Sekrethaltige Strukturen. a Mit granulierten Vesikeln (Durchmesser 560 bis 780 Å) gefüllte Profile (★) in der Nachbarschaft eines Gefäßes (1). 2 Perivaskulärer Raum. Vergr. 20700fach. b Granulierte Vesikel (★ Durchmesser 800—1000 Å) in kernnahen Parenchymstrukturen. 3 Zisternen des endoplasmatischen Reticulums. Vergr. 24000fach. c, d, e Feinstruktur der granulierten Vesikel. Vergr. c, d 55000fach; e 100000fach

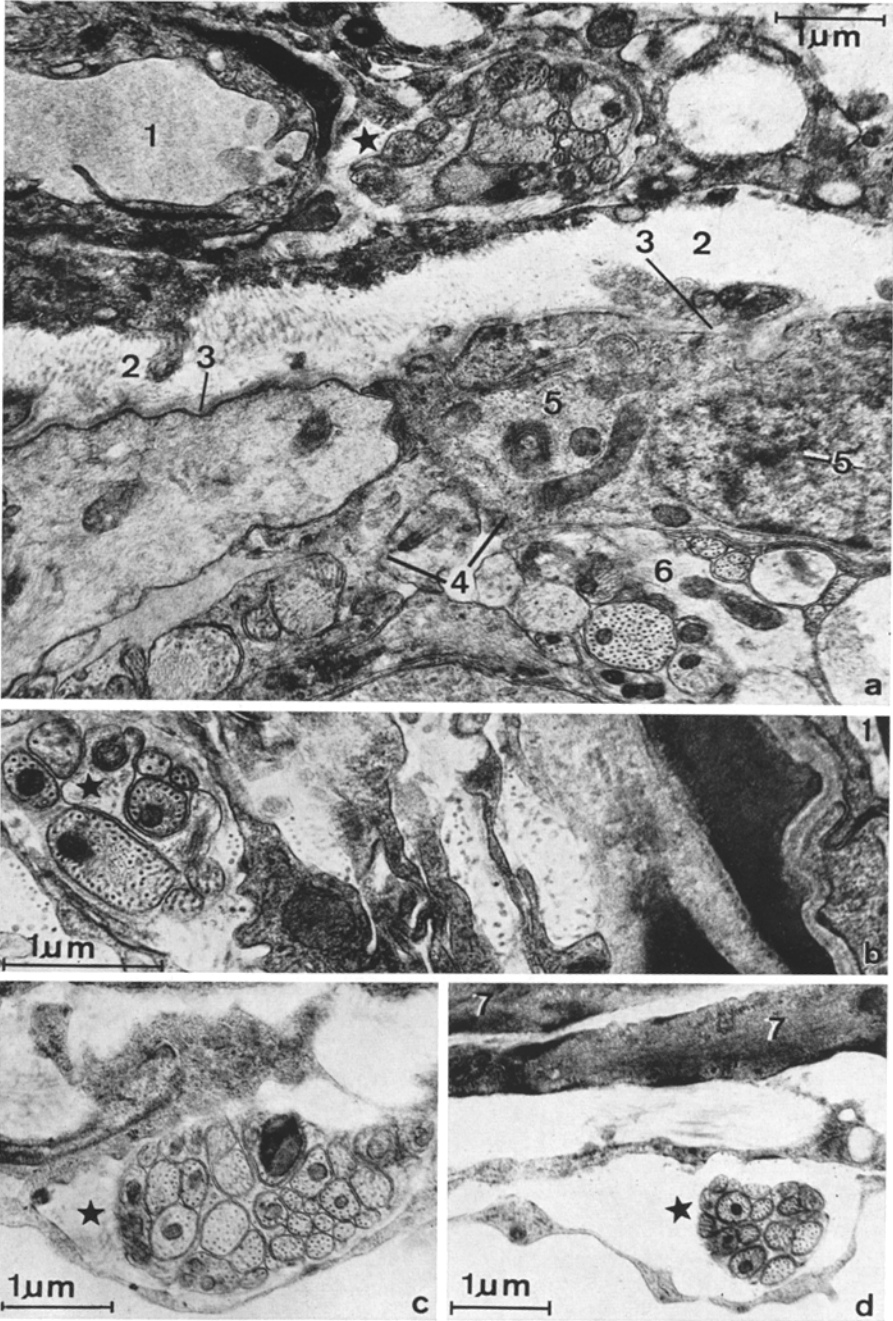


Abb. 14a—d. Marklose Nervenfasern in der bindegewebigen Kapsel. a Vergr. 14400fach. ★ Perivaskuläres Nervenstämmchen. 1 Gefäß. 2 Bindegewebe. 3 Basallamina des Epiphysenstiels. 4 Zellverband des Pinealorgans mit einem randständigen Perikaryon (5). 6 Gebündelte marklose Axone (eintretende autonome Elemente?). b Vergr. 21600fach. ★ Perivaskuläres Nervenstämmchen in größerem Abstand vom Gefäß (1) als in a. c, d Vergr. 14400- und 13000fach. ★ Perivaskuläre Nervenstämmchen in der Wandung größerer Gefäße. 7 Glatte Muskelzellen

cyten gehören. An anderen Stellen (Abb. 13 b) liegen aber größere granuläre Zellareale vor, die neben Mikrotubuli auch endoplasmatisches Reticulum und Golgi-Komplexe enthalten und deshalb als Anschnitte von Perikaryen anzusehen sind. Es wurden auch Golgi-Zisternen mit dichten Materialeinlagerungen und abgeschnürten Vesikeln beobachtet. Gelegentlich fanden sich granulierten Vesikel sogar in lumennahen Zellpartien.

Insgesamt waren die Sekretgranula in dem hier beschriebenen Spatzenmaterial weniger zahlreich als im Pinealorgan der Taube (Oksche, Morita und Vaupel-von Harnack, 1969). Ueck (1969 a, b) hat aber auch im Pinealorgan von *Passer domesticus* eine kräftige Gelbfluoreszenz seines Parenchyms und eine Grünfluoreszenz der kapsulären autonomen Nervenfasern nachgewiesen.

5. Perivascularäre Nervenfasern

In der bindegewebigen Hülle der Spatzenepiphyse können regelmäßig kleine marklose Nervenstämmchen nachgewiesen werden (Abb. 14 a—d). Häufig haben sie eine perivascularäre Stellung. Sie begleiten sowohl Kapillaren (Abb. 14 a) als auch größere, mit glatten Muskelzellen ausgestattete Gefäße (Abb. 14 c, d). Der Durchmesser ihrer marklosen Axone schwankt zwischen 0,12 und 0,8 μm . Das Kaliber der in Abb. 14 d wiedergegebenen 16 Nervenfasern beträgt 0,1—0,35 μm . Das ganze Nervenstämmchen ist etwa 1,3:1 μm stark; in Silberpräparaten dürfte es in Form einer einzigen feinen Faser auftreten. Die einzelnen marklosen Elemente sind reich an 200 Å weiten Neurotubuli, enthalten aber im durchmusterten Material keine granulierten Vesikel. Allerdings hat Ueck (1969 a) fluoreszenzmikroskopisch im Hüllbindegewebe des Pinealorgans von *Passer domesticus* zahlreiche aminerge Nervenfasern dargestellt.

An einigen Stellen ist zu beobachten, daß autonome Nervenfasern in das Pinealorgan einstrahlen. Sie sind aber nach licht- und elektronenmikroskopischen Beobachtungen nicht so häufig, daß sie zahlenmäßig als Quelle der sehr faserreichen Stielbündel in Frage kämen. Außerdem dominiert in den letztgenannten Bahnen ein an Mikrotubuli ärmerer, „hellerer“ Typ der marklosen Nervenfasern, die wiederum schwer von den feinsten Pinealocytenausläufern abzugrenzen sind.

Diskussion

In neuen Ultrastrukturstudien am Pinealorgan von *Passer domesticus* wurde beobachtet, daß ein Teil der innengliedartigen Zellstifte (Oksche und Vaupel-von Harnack, 1963/65, 1966) Zilien entsendet, die sich im Lumen berühren und eigenartig verschlungene Komplexe bilden. Diese *Zilien* sind ungewöhnlich cytoplasmareich, bulbös aufgetrieben und nur mit 9 + 0 Zilienfibrillen ausgestattet. Von seitlichen Zipfeln abgeflachter Zilienkeulen können etwa 200 Å starke Lamellen ausgehen, die konzentrische Verbände oder weniger reguläre Wirbel bilden. Eine beträchtliche Anzahl wirrer Lamellenkomplexe scheint aber keinen Zusammenhang mit den bulbösen Zilien zu haben. Dieser Zilientyp ist in seiner Grundstruktur weitgehend identisch mit den frühesten Anlagen retinaler und pinealer Lichtsinneszellen (De Robertis, 1956; Tokuyasu und Yamada, 1959; Sjöstrand, 1961; De Robertis und Lasansky, 1961; Eakin und Westfall, 1961; Eakin, 1963; Nilsson, 1964). — Ähnliche bulböse Zilien finden sich zwischen regulär lamellierten

Außengliedern (s. Oksche und Kirschstein, 1967, 1968) in Pinealorganen mit einer physiologisch gesicherten Lichtsinnesfunktion (s. Dodt, 1966; Hamasaki und Dodt, 1969). — Auch an den am besten ausgebildeten bulbösen Zilien der Spatzenepiphyse konnte niemals ein Tubuli oder Lamellen bildender Invaginationsprozesse nachgewiesen werden. Überall, wo hier ein direkter Zusammenhang von Zilien und Lamellen zu erkennen ist, haben die letzteren eine *ektopische* Lage. Es ist experimentell gesichert, daß Netzhautrezeptoren mit solchen Außengliedformen nicht mehr funktionstüchtig sind (Dowling und Gibbons, 1961; De Robertis und Lasansky, 1961). Eine nur auf Strukturanalogien beruhende Übertragung dieser Erkenntnisse auf das Pinealorgan von *P. domesticus* ist aber nicht statthaft.

Vergleichbare Strukturen sind im Pinealorgan anderer Vögel von Collin (1966 a, b, c); Bischoff (1967, 1969); Renzoni, Eakin und Quay (1968) und Mikami (1969) beschrieben worden. Wurden sie von Collin (1966—1968) in Übereinstimmung mit Oksche und Vaupel-von Harnack (1965, 1966) und Oksche (1968) vorsichtig als „rudimentäre Rezeptoren“ eingestuft, ohne ein definitives funktionelles Urteil zu fällen, so neigt Bischoff (1969) zu weitergehenden Schlüssen. Bischoff verweist vor allem auf die Tatsache, daß 1. ein Teil der Lamellenkomplexe eine Verbindung mit den bulbösen Zilien aufweist, 2. die basalen Ausläufer der rezeptorenähnlichen Zellen Bläschen vom Typ der synaptischen Vesikel enthalten, 3. Axone in der Nähe dieser basalen Formationen anzutreffen sind. Renzoni, Eakin und Quay (1968) betonen aber den irregulären Charakter der Lamellenkomplexe. Auch Bischoff (1969) schränkt noch ein mit der Feststellung: „The sensory structures, however, are not so well organized as the retinal cone cells or the photoreceptor cells in the pineal organ of lower vertebrates“.

Bei der grundsätzlichen morphologischen Diskussion darf nicht übersehen werden, daß die Lichtsinneszellen der Wirbellosen nicht invaginierte Plättchen, sondern nach außen vorspringende Mikrovilli (Tubuli) aufweisen, die z. T. komplizierte Verbände bilden (s. Eakin, 1963). Auch in funktionell hochdifferenzierten Riechsinneszellen stellt die Zilie den wesentlichen Bestandteil des Sinnesaußengliedes dar (vgl. Andres, 1966). Die Sinneszellen der Temporalorgane von Myriapoden und einigen anderen Arthropoden haben als Sinnesfortsatz eine cytoplasmareiche Zilie, die sich an ihrem Ende in zahlreiche fingerförmige Tubuli aufzweigt (Bedini und Mirolli, 1967 a, b). Es wird vermutet, daß die Träger dieses Zilienapparates eher zu olfaktorischen als zu visuellen Rezeptoren zu rechnen sind.

Das Pinealorgan von *P. domesticus* ist aus verschiedenen Gründen für eine ausführlichere Diskussion gut geeignet: 1. Es war bereits Gegenstand elektrophysiologischer Studien (Ralph und Dawson, 1968). 2. Gaston und Menaker (1968, 1969) haben gezeigt, daß die Pinealektomie einen Verlust des circadianen Rhythmus in konstanter Dunkelheit zur Folge hat und somit in Funktionen der „biologischen Uhr“ eingreift. 3. Seine lichtmikroskopische Struktur ist von Quay und Renzoni (1963, 1966, 1967) ausführlich, u. a. mit neurohistologischer Methodik bearbeitet worden. 4. Die Nervenstränge des Epiphysenstiels konnten auch elektronenmikroskopisch gesichert werden (Oksche, 1968).

Ralph und Dawson (1968) experimentierten mit den Pinealorganen 30—120 Tage alter Sperlinge (*P. domesticus*) und wendeten nach Dekapitierung die folgenden Präparationsmethoden an: 1. Das vollständig herauspräparierte Pinealorgan wurde zwecks einer äußeren Ableitung auf einen Satz parallel ausgerichteter Wolfram-Drähte gelegt und mit Öl überschichtet. 2. Das vom Groß- und Kleinhirn befreite Pinealorgan wurde in Verbindung mit dem Schädeldach und den Meningen belassen, die Elektrode am Stielende angelegt, die

indifferente Elektrode in den Meningen befestigt. — Vom Epiphysenstiel konnten zwar spontane Potentiale abgeleitet werden, sie ließen sich aber *nicht* durch Belichtung beeinflussen. Diese Ergebnisse entsprechen den bei *Coturnix coturnix japonica* (Ralph und Dawson, 1968) und bei der Taube (Morita, 1966) erhobenen Befunden. In den beiden letztgenannten Versuchsreihen wurden *in situ* Ableitungen vorgenommen (s. Diskussion in Oksche, Morita und Vaupel-von Harnack, 1969). Ralph und Dawson (1968) möchten aus ihren negativen Resultaten allerdings nicht definitive Schlüsse ziehen. Sie schließen nicht die Möglichkeit aus, daß bestimmte Vogelarten ein im konventionellen Sinne photorezeptives Pinealorgan haben könnten.

An der Stielstelle der Spatzenepiphyse, von der spontane Potentiale abgeleitet wurden, findet sich der licht- (Quay und Renzoni, 1963) und elektronenmikroskopisch (Oksche, 1968) nachgewiesene *Nervenstrang*. Quay und Renzoni (1963) vertreten die Ansicht, daß diese Nervenfasern von großen randständigen Nervenzellen stammen, die mit kleineren Neuronen und den basalen Ausläufern eines stabförmigen Uferzelltyps variköse synaptische Kontakte bilden. Die letztgenannten Zellen werden als photosensorische Elemente angesehen. Die hirnwärts verlaufenden Kabel stellen eine Verbindung mit der Commissura habenularum und der Commissura posterior her. An der Basis des Epiphysenstiels von *P. domesticus* findet sich außerdem noch ein kleiner, mit Neurosekretfarbstoffen elektiv färbbarer Nucleus, der eine commissuro-pineale Bahn entsendet (Quay und Renzoni, 1963, 1966). Sympathische Nervenbündel scheinen von rostral in die verdickte Endkeule einzudringen.

Dieser von Quay und Renzoni (1963) beschriebene nervöse Apparat der Vogel-epiphyse hat einen beträchtlichen Umfang. Mit Silbermethoden gelingt es nicht einmal in den klassischen Objekten der sinnesphysiologischen Epiphysenforschung (Pinealkomplex der Frösche, Pinealorgan der Forelle), so zahlreiche imprägnierte Fasern und variköse reticuläre Formationen darzustellen. Bei der Deutung solcher Bilder schien uns deshalb Vorsicht angebracht (s. Oksche und Vaupel-von Harnack, 1963/1965, 1966, vgl. J. Ariëns Kappers, 1965, und Diskussionsbemerkungen von Oksche in J. Ariëns Kappers und Schadé, 1965). Die von Quay und Renzoni (1963) geschilderten Silberstrukturen lassen sich routinemäßig (Verfahren nach Palmgren und Bodian-Ziesmer) im Pinealorgan von *P. domesticus* und anderen Passeriformes (*Zonotrichia leucophrys gambelii*, s. Oksche, Kirschstein und Farner, 1969) reproduzieren (Material Oksche, 1962—1968). Mit stark basophilen Schollen ausgefüllte große Perikaryen werden in Nissl-Präparaten beobachtet.

Allerdings sind noch die folgenden Tatsachen zu beachten: 1. Mit den gleichen Silbermethoden kann man in der Epiphysis cerebri des Menschen Pinealzellen mit allen ihren Ausläufern genauso deutlich darstellen wie mit der für spezifisch angesehenen Silbercarbonat-Methode nach Hortega. Die Pinealzellen des Menschen sind sicher keine neuronalen Elemente. 2. Ein Teil der bei Passeriformes imprägnierten multipolaren Zellen scheint eine besondere Pinealocytenform darzustellen. 3. Den kräftig imprägnierten Ösenfasern der ufernahen Stützellen, deren Bügel lumenwärts gerichtet sind, entsprechen im Ultrastrukturbereich starke und dichte Filamentzüge. Solche Filamentbündel kommen aber auch in Zellen vor, die keine bulbösen Zilien und mit diesen zusammenhängende Lamellenverbände enthalten. 4. Im hirnnahen Abschnitt des Epiphysenstiels lassen sich stäbchen- und bügelartige Einschlüsse der Uferzellen mit Neurosekretfarbstoffen (Paraldehydfuchsin) anfärben. In der Paramedianebene oder auch bei tangentialer Schnittführung wird hier der Eindruck mehrerer Zellreihen erweckt. In den gekappten, nach auswärts verschobenen Zellreihen sind in der Regel nur Quer- oder Schrägschnitte solcher Einschlüsse zu sehen, die ein klumpiges Aussehen haben.

Nach einer kritischen Prüfung des ganzen uns zur Verfügung stehenden Materials kommen wir zum Schluß, daß das Pinealorgan von *P. domesticus* sowohl *Nervenfasern* als auch *Nervenzellen* enthält. Ihre synaptischen Verbindungen mit „Sinneszellen“ erscheinen dagegen nicht ausreichend gesichert. Eine Sinnesfunktion der bulböse Zilien tragenden Zellen kann nach morphologischen Kriterien (vgl. S. 235) nicht sicher ausgeschlossen werden. Auch solche Varianten des normalen Sinneszelltyps könnten grundsätzlich zur Synapsenbildung befähigt sein. Sogar im Pinealorgan mancher Teleostier und Selachier (Rüdeberg, 1968, 1969), deren lichtabhängige elektrische Aktivität erwiesen ist, lassen sich *typische* Synapsenformen nur selten oder überhaupt nicht nachweisen. Sind aber die Synapsen der Spatzenepiphyse wirklich so zahlreich, wie es von Quay und Renzoni (1963) angenommen wurde, dann sind wiederum die negativen elektrophysiologischen Resultate von Ralph und Dawson (1968) schwer zu verstehen.

Zu diskutieren wäre noch die Möglichkeit, daß alle Nervenfasern des Epiphysenstiels *effrente*, vermutlich sympathische Elemente sein könnten. Gegen diese Annahme sprechen: 1. ihre Zahl, 2. ihre Beziehungen zur Commissurenplatte (s. Ueck, 1969a) und 3. die Tatsache, daß sie in unseren Präparaten keine granulierten Vesikel enthalten (Ausnahme s. Abb. 12 b). Fluoreszierende adrenerge Nervenfasern sind dagegen sowohl im Hüllbindegewebe des Endstücks (vgl. Quay und Renzoni, 1963) als auch in den perivasculären Bindegewebsformationen des Stiels nachweisbar. Kleine perivasculäre Nervenstämmchen, die ausschließlich aus marklosen Fasern bestehen, wurden auch elektronenmikroskopisch gesichert (vgl. S. 234).

Gaston und Menaker (1968, 1969) haben sich bei *P. domesticus* mit der Rolle des Pinealorgans im Mechanismus der „*biologischen Uhr*“ befaßt. In konstanter Dunkelheit können pinealektomierte Spatzen ihren *circadianen Aktivitätsrhythmus* nicht mehr aufrechterhalten. Sie unterscheiden sich von normalen oder nur scheinoperierten Tieren durch ihre ununterbrochene Aktivität (weitere Einzelheiten s. Menaker, 1965; Gaston, 1969). Unter den Bedingungen von Hell-Dunkel-Zyklen verhalten sich pinealektomierte Spatzen aber genauso wie normale Tiere. Das bedeutet u. a., daß der von Menaker (1968 a, b, 1969) am Spatzenhirn nachgewiesene extraretinale Lichtrezeptor, der für die photoperiodische Stimulierung des Hodenwachstums verantwortlich ist, sich nicht im Pinealorgan befindet (s. auch Menaker und Keatts, 1968; Underwood, 1968, vgl. Benoit und Assenmacher, 1959; Benoit, 1967 a, b). Am Operationsmaterial vorgenommene histologische Kontrollen haben gezeigt, daß bei arrhythmischen Sperlingen Reste des Pinealgewebes nicht mehr nachweisbar sind. Bleibt aber ein Teil des Pinealorgans erhalten, so stellt sich das Phänomen des Rhythmusverlustes nicht ein (Menaker, 1969). Transplantiert man arrhythmischen pinealektomierten Spatzen Pinealgewebe, so wird die rhythmische Verhaltensweise sofort wiederhergestellt. Daraus schließt Menaker (1969), daß der beobachtete Effekt hormonal gesteuert wird.

Diese Fragestellung lenkt die Aufmerksamkeit auf die *biogenen Amine* des Pinealorgans. Ueck (1969 a, b) hat auch im Epiphysenparenchym von *P. domesticus* eine kräftige Gelbfluoreszenz nachgewiesen. Elektronenmikroskopisch wurden hier Pinealocyten mit 800—1000 Å großen, manchmal auch einen Durchmesser von 1200 Å aufweisenden granulierten Vesikeln dargestellt. Dieses Material wird im Golgi-Apparat gebildet. Im Pinealorgan der Taube, das sehr reich an ähnlichen

Zelleinschlüssen ist (Oksche, Morita und Vaupel-von Harnack, 1969), hat Quay (1966) außer beträchtlichen Serotonin-Mengen auch noch andere Hydroxy- und Methoxyindole nachgewiesen. Das Serotonin der Taubenepiphyse zeigt lichtabhängige rhythmische Schwankungen, die Quay (1966) mit den am Pinealorgan der Ratte erhobenen Befunden (s. Axelrod und Wurtman, 1966; Wurtman, Axelrod und Kelly, 1968) vergleicht. Am Pinealorgan von *P. domesticus* (♀) sehen Quay und Renzoni (1963) ein cytologisches Zeichen der *Lichtstimulierung* darin, daß die Erhöhung der täglichen Photoperiode auf 18 Std zu einer Vergrößerung der Zellkerne führt. Eine Abnahme der Lichtintensität und Verkürzung der Photoperiode haben wiederum einen Anstieg des färbbaren Materials in den „neurosekretorischen commissuro-pinealen“ Zellen zur Folge (Quay und Renzoni, 1966).

Bei der Ratte ist 5-Hydroxytryptamin (Serotonin) das Ausgangsmaterial für die Synthese des Epiphysenhormons *Melatonin*. Dieses Hormon dient nach Ansicht von Axelrod und Wurtman (1966) und Wurtman (1969) als neuroendokriner Wandler („*transducer*“). Das Pinealorgan spielt dabei die Rolle eines Lichtmediators. Sofern es — wie bei den Säugetieren — nicht mehr direkte Rezeptorische Fähigkeiten hat, wird es über die *Augen* und den *Sympathicus* (J. Ariëns Kappers, 1965) gesteuert. Augenexstirpation oder auch chirurgische Entfernung des oberen Halsganglions des Sympathicus unterbrechen bei der Ratte die pineale Reaktionskette (Lit. s. Wurtman, Axelrod und Kelly, 1968).

In weiteren Experimenten wäre zu klären, ob die lichtabhängige „biologische Uhr“ des Pinealorgans durch einen Serotonin-Melatonin-Mechanismus den circadianen lokomotorischen Rhythmus von *P. domesticus* (Menaker) bewirkt. Wenn die negativen elektrophysiologischen Resultate, die hier gegen eine direkte Lichtstimulation sprechen, sich weiter bestätigen lassen², könnte auch für die Vogel-epiphyse ein ähnlicher Reaktionsablauf vermutet werden wie für das Pinealorgan der Ratte (s. oben). Die starken Nervenstränge im Epiphysenstiel des Sperlings stehen allerdings in einem Gegensatz zu den atypischen (oder rudimentären) Sinneszellen und zu den negativen elektrophysiologischen Ergebnissen (s. S. 235—236).

Zur morphologischen Klärung der Herkunft und der Verlaufsrichtung dieser Fasern sind bei *P. domesticus* zwei Eingriffe unerlässlich: 1. Entfernung des obersten Grenzstrangganglions; 2. Kauterisierung verschieden großer Abschnitte des Pinealorgans. — Die *erste* Operation würde die sympathischen Nervenfasern des Pinealorgans zum Verschwinden bringen. Dieses Ergebnis müßte fluoreszenz- und elektronenmikroskopisch gesichert werden. Die Sympathektomie dürfte bei den kleinen Spatzenvögeln technische Schwierigkeiten bereiten; sie ist aber bei *Coturnix coturnix japonica* mit Erfolg durchgeführt worden (McFarland, Homma und Wilson, 1966). Von dem *zweiten* Eingriff sind Aufschlüsse über den nervösen Eigenapparat des Pinealorgans zu erwarten. Hierbei sind neurohistologische Degenerationsstudien unentbehrlich.

Literatur

- Andres, K. H.: Der Feinbau der Regio olfactoria von Makrosmatikern. *Z. Zellforsch.* **69**, 140—154 (1966).
 Axelrod, J., Wurtman, R. J.: Die Zirbeldrüse als biologische Uhr. *Umschau* **66**, 158—159 (1966).
 Bedini, C., Mirolli, M.: The fine structure of the temporal organs of a pill millipede, *Glomeris romana* Verhoeff. *Monitore Zool. Ital.* **1**, 41—63 (1967a).
 — — Sensory cilia in the temporal organs of *Glomeris* (Myriapoda, Diplopoda). *Naturwissenschaften* **54**, 373—374 (1967b).

² s. S. 241.

- Benoit, J.: Lumière et activité génitale chez les vertébrés. *Rev. Eur. endocr.* **4**, 3—16 (1967 a).
- Étude de l' action des radiations visibles sur la gonadostimulation et de leur pénétration intracrânienne chez les oiseaux et les mammifères. Colloque Internat. du C.N.R.S. « La Photorégulation de la Reproduction chez les Oiseaux et les Mammifères », Montpellier 1967 b.
- Assenmacher, I.: The control by visible radiations of the gonadotropic activity of the duck hypophysis. *Recent Progr. Hormone Res.* **15**, 143—164 (1959).
- Bischoff, M. B.: Ultrastructural evidence for secretory and photoreceptor functions in the avian pineal organ. *J. Cell Biol.* **35**, 13 A—14 A (1967).
- Photoreceptor and secretory structures in the avian pineal organ. *J. Ultrastruct. Res.* **28**, 16—26 (1969).
- Collin, J.-P.: Contribution à l'étude des follicules de l'épiphyse embryonnaire d'oiseau. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* **262**, Série D, 2263—2266 (1966 a).
- Étude préliminaire des photorécepteurs rudimentaires de l'épiphyse de *Pica pica* L. pendant la vie embryonnaire et postembryonnaire. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* **263**, Sér. D, 660—663 (1966 b).
- Sur l'évolution des photorécepteurs rudimentaires épiphysaires chez la pie (*Pica pica* L.). *C. R. Soc. Biol. (Paris)* **160**, 1876—1880 (1966 c).
- Le photorécepteur rudimentaire de l'épiphyse d'oiseau: le prolongement basal chez le passereau *Pica pica* L. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* **265**, 48—51 (1967 a).
- Nouvelles remarques sur l'épiphyse de quelques lacertiliens et oiseaux. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* **265**, 1725—1728 (1967 b).
- Rubans circonscrits par des vésicules dans les photorécepteurs rudimentaires épiphysaires de l'oiseau: *Vanellus vanellus* (L.) et nouvelles considérations phylogénétiques relatives aux pinéalocytes (ou cellules principales) des mammifères. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* **267**, 758—761 (1968).
- De Robertis, E.: Morphogenesis of the retinal rods. *J. biophys. biochem. Cytol.* **2**, (Suppl.), 209—218 (1956).
- Lasansky, A.: Ultrastructure and chemical organization of photoreceptors. In: G. K. Smelser (ed.), *The structure of the eye*, p. 29—49. New York and London: Academic Press 1961.
- Dodt, E.: Vergleichende Physiologie der lichtempfindlichen Wirbeltier-Epiphyse. *Nova Acta Leopoldina, N.F.* **31**, 219—235 (1966).
- Dowling, J. E., Gibbons, I. R.: The effect of vitamin A deficiency on the fine structure of the retina. In: G. K. Smelser (ed.), *The structure of the eye*, p. 85—99. New York and London: Academic Press 1961.
- Eakin, R. M.: Lines of evolution of photoreceptors. In: D. Mazia and A. Tyler (ed.), *General physiology of cell specialization*, p. 393—425. New York 1963.
- Westfall, J. A.: The development of photoreceptors in the stirnorgan of the treefrog, *Hyla regilla*. *Embryologia (Nagoya)* **6**, 84—98 (1961).
- Gaston, S.: The effect of pinealectomy on the circadian activity rhythm of the house sparrow, *Passer domesticus*. Thesis, The University of Texas at Austin, 1969.
- Menaker, M.: Pineal function: The biological clock in the sparrow? *Science* **160**, 1125—1127 (1968).
- — The pineal and circadian periodicity. In: Seminar on hypothalamic and endocrine functions in birds (Tokyo, May 19—24, 1969). Abstracts (eds. H. Kobayashi and D. S. Farner), p. 73. Tokyo: 1969.
- Hamasaki, D. I., Dodt, E.: Light sensitivity of the lizard's *epiphysis cerebri*. *Pflügers Arch.* **313**, 19—29 (1969).
- Kappers Ariëns, J.: Survey of the innervation of the epiphysis cerebri and the accessory pineal organs of vertebrates. In: J. Ariëns Kappers and J. P. Schadé (eds.), *Progress in brain research*, vol. 10, Structure and function of the epiphysis cerebri, p. 87—153. Amsterdam-London-New York: Elsevier Publ. Co. 1965.
- McFarland, L. Z., Homma, K., Wilson, W. O.: Superior cervical ganglionectomy and its effect on reproduction in the Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Anat. Rec.* **154**, 385 (1966).

- Menaker, M.: Circadian rhythms and photoperiodism in *Passer domesticus*. Circadian clocks, p. 385—395. Amsterdam: North-Holland Publ. Co. 1965.
- Extraretinal light perception in the sparrow. I. Entrainment of the biological clock. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **59**, 414—421 (1968a).
- Light perception by extra-retinal receptors in the brain of the sparrow, p. 299. Proceedings, 76th Annual Convention, APA (1968b).
- Photoperiodically significant extra-retinal light perception. In: Seminar on hypothalamic and endocrine functions in birds (Tokyo, May 19—24, 1969). Abstracts (eds. H. Kobayashi and D. S. Farner), p. 55. Tokyo 1969.
- Keatts, H.: Extraretinal light perception in the sparrow, II. Photoperiodic stimulation of testis growth. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **60**, 146—151 (1968).
- Mikami, S.: The morphology and fine structure of the pineal body of the chicken. In: Seminar on hypothalamic and endocrine functions in birds (Tokyo, May 19—24, 1969). Abstracts (eds. H. Kobayashi and D. S. Farner), p. 69—70. Tokyo 1969.
- Morita, Y.: Absence of electrical activity of the pigeon's pineal organ in response to light. *Experientia* (Basel) **22**, 402 (1966).
- Nilsson, S.E.G.: Receptor outer segment development and ultrastructure of the disk membranes in the retina of the tadpole (*Rana pipiens*). *J. Ultrastruct. Res.* **11**, 1—40 (1964).
- Oksche, A.: Zur Frage extraretinaler Photorezeptoren im Pinealorgan der Vögel. *Arch. Anat. Histol. Embryol.* **51**, 497—507 (1968).
- Harnack, M. von: Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Stirnorgan von Anuren. (Zur Frage der Lichtrezeptoren.) *Z. Zellforsch.* **59**, 239—288 (1963).
- Kirschstein, H.: Die Ultrastruktur der Sinneszellen im Pinealorgan von *Phoxinus laevis* L. *Z. Zellforsch.* **78**, 151—166 (1967).
- — Unterschiedlicher elektronenmikroskopischer Feinbau der Sinneszellen im Parietalauge und im Pinealorgan (Epiphysis cerebri) von *Lacertilia*. (Ein Beitrag zum Epiphysenproblem.) *Z. Zellforsch.* **87**, 159—192 (1968).
- — Farner, D. S.: Electron microscopic and experimental studies of the pineal organ in the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. (Unpublished results, 1969.)
- Morita, Y., M. Vaupel-von Harnack: Zur Feinstruktur und Funktion des Pinealorgans der Taube (*Columba livia*). *Z. Zellforsch.* **102**, 1—30 (1969).
- Vaupel-von Harnack, M.: Vergleichende elektronenmikroskopische Studien am Pinealorgan. In: J. Ariëns Kappers and J. P. Schadé (eds.), *Progress in brain research*, vol. 10, Structure and function of the epiphysis cerebri, p. 237—258. Amsterdam-London-New York: Elsevier Publ. Co. 1965 (Abstract 1963).
- — Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Frage der Sinneszellen im Pinealorgan der Vögel. *Z. Zellforsch.* **69**, 41—60 (1966).
- Quay, W. B.: Rhythmic and light-induced changes in levels of pineal 5-hydroxyindoles in the pigeon (*Columba livia*). *Gen. comp. Endocr.* **6**, 371—377 (1966).
- Renzoni, A.: Comparative and experimental studies of pineal structure and cytology in passeriform birds. *Riv. Biol.* **56**, 393—407 (1963).
- — Studies on the "commissuro-pineal neurosecretory cells" of birds. *Riv. Biol.* **59**, 231—266 (1966).
- — The diencephalic relations and variably bipartite structure of the avian pineal complex. *Riv. Biol.* **60**, 9—75 (1967).
- Ralph, C. L., Dawson, D. C.: Failure of the pineal body of two species of birds (*Coturnix coturnix japonica* and *Passer domesticus*) to show electrical responses to illumination. *Experientia* (Basel) **24**, 147—148 (1968).
- Renzoni, A., Eakin, R. M., Quay, W. B.: Cilia of modified structure in avian pineal organs, p. 563—564. Fourth European Regional Conference on Electron Microscopy, Rome, 1968.
- Rüdeberg, C.: A rapid method for staining thin sections of Vestopal W-embedded tissue for light microscopy. *Experientia* (Basel) **23**, 792 (1967).
- Structure of the pineal organ of the sardine, *Sardina pilchardus sardina* (Risso), and some further remarks on the pineal organ of *Mugil spp.* *Z. Zellforsch.* **84**, 219—237 (1968).
- Light and electron microscopic studies on the pineal organ of the dogfish, *Scyliorhinus canicula* L. *Z. Zellforsch.* **96**, 548—581 (1969).

- Sjöstrand, F. S.: Electron microscopy of the retina. In: G. K. Smelser (ed.), The structure of the eye, p. 1—28. New York: Academic Press 1961.
- Tokuyasu, K., Yamada, E.: The fine structure of the retina studied with the electron microscope IV. Morphogenesis of outer segments of retinal rods. *J. biophys. biochem. Cytol.* 6, 225—230 (1959).
- Ueck, M.: Weitere Untersuchungen zur Feinstruktur und Innervation des Pinealorgans von *Passer domesticus*. (In Vorbereitung, 1969 a.)
- Zur Darstellung biogener Amine im Pinealorgan verschiedener Vögel. (In Vorbereitung, 1969 b.)
- Underwood, H.: Extraretinal light perception: Photoperiodic stimulation of testis growth in the house sparrow (*Passer domesticus*). Masters Thesis, University of Texas, 1968.
- Wurtman, R. J.: The pineal and endocrine functions. *Hosp. Pract.* 1969. 32—37 (1969).
- Axelrod, J., Kelly, D. E.: The pineal, p. 1—199. New York and London: Academic Press 1968.

Anmerkung bei der Korrektur: Versuche von Hamasaki (1969), im Pinealorgan von *Passer domesticus* bei Mikroelektrodenableitung eine direkte Lichtempfindlichkeit nachzuweisen, hatten ein ähnlich negatives Ergebnis wie frühere Versuche Moritas (1966) bei *Columba livia* (Dodt, persönliche Mitteilung, 1969; vgl. Ralph und Dawson, 1968).

Prof. Dr. A. Oksche
Anatomisches Institut
der Universität Gießen
63 Gießen, Friedrichstraße 24