



Evolution und Diversität von Grundelgehirnen

Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Isabelle Claire Gebhardt

aus Bonn

Bonn 2022

Angefertigt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
Der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

Gutachter: Prof. Dr. Michael H. Hofmann

Gutachter: PD Dr. Fabian Herder

Tag der Promotion: 29.11.2022

Erscheinungsjahr: 2022



Zusammenfassung

Das Gehirn ist das komplexeste Organ im Tierreich. Es interagiert mit der Umwelt und steuert das Verhalten der Tiere. Damit spielt es eine zentrale Rolle bei der Evolution und Anpassung von Arten. Insbesondere die Gruppe der Fische bietet eine Gelegenheit evolutionär bedingte Veränderungen auf verschiedenen Ebenen zu untersuchen. Die Gobiiformes sind dabei eine interessante Gruppe, die einige Besonderheiten im Aufbau des Gehirns im Vergleich mit anderen Fischen aufweisen. Des Weiteren zeigt ein Vergleich der Gehirne innerhalb der Grundeln spannende Trends auf mittlerer Ebene. Unterschiede sind aber auch beim Vergleich eng verwandter Arten oder sogar Populationen zu sehen, die an der Grenze zwischen Plastizität und genetischer Veränderung liegen.

Aus diesem Grund wird in der vorliegenden Promotionsarbeit die Anatomie des Gehirns der Grundeln umfassend mittels Kresylviolettfrärbung, Polarisationsmikroskopie und optischer Projektionstomographie beschrieben. In einem vergleichenden Ansatz mit ca. 150 anderen Actinopterygii werden volumetrische und histologische Unterschiede in Gehirngebieten untersucht. Eine volumetrische Einordnung in die Strahlenflosser zeigt, dass bei Grundeln das Cerebellum klein ist, sowie bei den meisten Grundelfamilien die Crista cerebellaris. Die Hirnareale, die mit dem gustatorischen Sinn assoziiert sind, sind teils vergrößert. Unterschiede bei den Strahlenflossern sind hauptsächlich in sensorischen Gebieten vorhanden, die sich auf die Ökologie der Arten zurückführen lassen.

Histologische Veränderungen zeigen sich bei den Grundeln vor allem im Telencephalon und im Torus longitudinalis (TL). Im Telencephalon weisen die Grundeln im posterioren Bereich eine laminierte Struktur auf, die als Dx bezeichnet wird. Diese Struktur kann aus bis zu neun alternierenden Zell- und Faserschichten bestehen, dessen Histologie dabei familienspezifisch ist. Der Dx ist einzigartig für die Ordnung der Gobiiformes. Mit Ausnahme der Schwestergruppen Rhyacichthyidae und Odontobutidae ist der Dx bei allen Grundeln vorhanden. Die Homologie und Funktion dieser Struktur sind nicht geklärt.

Zusätzlich zum Telencephalon weist der Torus longitudinalis histologische Veränderungen auf. Entgegen der ursprünglichen Beschreibung, dass der TL aus kleinen granulären Zellen besteht, ist dieser bei Grundeln durch ein zentrales Neuropil charakterisiert. Die Funktion dieser veränderten Histologie ist nicht bekannt. Ein histologischer Vergleich zeigt, dass diese Histologie in weiteren Ordnungen (z. B. Anguilliformes, Syngnathiformes) ebenfalls auftritt.



Weitere Unterschiede zwischen Grundeln und Strahlenflossern betreffen außerdem den Nucleus praeglomerulosus, Nucleus paracommissuralis, sowie das Geschmackssystem, bestehend aus Vagus Lobus, Sekundärer gustatorischer Nucleus und Torus lateralis.

Die Untersuchung der Diversität der Gobiiformes anhand von rund 70 Grundelarten zeigt vor allem große Volumenunterschiede im Geschmackssystem. Gruppenspezifische Unterschiede in der Olfaktorik betreffen Süß- und Salzwasserarten. Die Diversität und Anpassungsfähigkeit der Grundeln wird vor allem durch *Gobioides broussonnetii* repräsentiert, die eine sehr spezialisierte Art insbesondere in Bezug auf die Sensorik darstellt. Mittels Hauptkomponentenanalyse und Korrelationen von Hirngebieten konnte weiterhin die Unabhängigkeit des gustatorischen Systems als internes Sinnessystem von den externen Sinnessystemen beschrieben werden. Zudem besteht ein positiver Zusammenhang zwischen Olfaktorik und Seitenliniensystem, sowie ein negativer Zusammenhang zwischen Olfaktorik und visuellem System.

Der Vergleich der Gehirnorganisation nah verwandter Arten bzw. Populationen dreier *Elacatinus* Arten (*E. evelynae*, *E. prochilos* und *E. chancei*) zeigt Unterschiede in den Sinnessystemen. In den beiden „Putzerarten“ *E. evelynae* und *E. prochilos* ist das visuelle System besser ausgeprägt, während in der „Schwammbewohner“ Art *E. chancei* das Seitenliniensystem stärker entwickelt ist. Zudem bestehen größere Ähnlichkeiten in der Hirnmorphologie zwischen den beiden „Putzerarten“.

Das Beispiel der Grundeln zeigt anschaulich, wie sich das Gehirn einerseits ökologischen Anforderungen anpasst und andererseits, dass histologische Spezialisierungen auftreten können, die sich manifestieren und so evolutionäre Ereignisse abbilden. Diese Veränderungen können einzelnen Gruppen Fähigkeiten ermöglichen, die ihnen einen Vorteil gegenüber anderen verleiht.



Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	5
1. Einleitung	11
1.1 Evolution der Fische	11
1.2 Evolution des zentralen Nervensystems der Actinopterygii	13
1.3 Die Gobiiformes	16
1.3.1 Systematik der Grundeln	17
1.3.2 Grundeln: Diversität, Ökologie und Morphologie.....	20
2. Ziele der Promotionsarbeit.....	25
3. Material und Methoden	27
3.1 Versuchstiere	27
3.1.1 Block Face Imaging (BFI) und Histologie.....	27
3.1.2 <i>Elacatinus</i> Grundeln.....	27
3.1.3 Präparation.....	28
3.2 Histologische Färbungen	28
3.2.1 Vorbereitung der Proben	28
3.2.2 Schneiden auf dem Kryostaten	29
3.2.3 Kresylviolett Färbung.....	29
3.2.4 Acetylcholinesterase Färbung.....	31
3.2.5 Auswertung der histologischen Schnitte	32
3.3 „Block Face Imaging“ (BFI).....	32
3.3.1 Vorbereitung der Proben	32
3.3.2 Färbung und Einbettung	33
3.3.3 Mikrotom Aufbau und Erstellen der Querschnittserien.....	33
3.3.3.1 Aufbau	33
3.3.3.2 Das Mikrotom Programm.....	35
3.3.3.3 Schneiden mit dem Mikrotom	36
3.3.4 Auswertung der Querschnittsserien	37
3.3.4.1 Der „AnimalExplorer“	37
3.3.4.2 Volumenmessungen und 3D Gehirn Rekonstruktionen	37
3.3.4.3 VRT-Matrix.....	39
3.3.4.4 Hauptkomponentenanalyse.....	40
3.3.4.5 Korrelationen.....	41
3.4 Morphometrie und ökologische Faktoren	42
3.5 Optische Projektionstomographie (OPT).....	43



3.6 Polarisationsmikroskopie.....	44
4. Ergebnisse.....	47
Kapitel 4.1: Histologische Beschreibung des Grundelgehirns.....	47
4.1.1 Kresylviolett Atlas des Gehirns von <i>Chlamydogobius eremius</i>	47
4.1.1.1 Telencephalon.....	48
4.1.1.2 Diencephalon.....	50
4.1.1.3 Mesencephalon.....	53
4.1.1.4 Rhombencephalon.....	54
4.1.2 Fasertrakt Atlas von <i>Sicyopterus japonicus</i>	73
4.1.3 Darstellung des Gehirns von <i>Valenciennesa strigata</i> in der optischen Projektionstomographie (OPT).....	79
Kapitel 4.2: Volumenvergleich von Strahlenflossern und Grundeln.....	83
4.2.1 Das „Mittelwert Actinopterygii Gehirn“.....	83
4.2.2 Vergleich der Familien mit dem „Mittelwert Gehirn“.....	84
4.2.3 Großgruppenvergleich der Actinopterygii.....	89
4.2.4 Vergleich von ökologischen Gruppen.....	90
Kapitel 4.3: Histologische Unterschiede zwischen Strahlenflossern und Grundeln.....	92
4.3.1 Telencephalon (Dx).....	92
4.3.2 Torus longitudinalis (TL).....	97
4.3.3 Praeglomerulärer Komplex (PG).....	113
4.3.4 Nucleus paracommissuralis (NPc).....	115
4.3.5 Vagus Lobus / Sekundärer gustatorischer Nukleus / Torus lateralis.....	119
Kapitel 4.4: Diversität innerhalb der Grundeln.....	129
4.4.1 Diversität in der Gehirnmorphologie anhand von 3D Rekonstruktionen.....	129
4.4.2 Volumenunterschiede innerhalb der Grundelfamilien.....	132
4.4.3 Histologischer Vergleich der externen und internen Sinnessysteme.....	149
4.4.4 Das Gehirn von <i>Gobioides broussonnetii</i>	154
4.4.5 Dx Diversität innerhalb der Grundelfamilien.....	161
Kapitel 4.5: Volumenvergleich der Hirnareale dreier Arten der Gattung <i>Elacatinus</i> und ökologischer Phänotypen.....	166
4.5.1 VRT-Analyse aller <i>Elacatinus</i> Arten.....	166
4.5.2 Hauptkomponentenanalyse aller <i>Elacatinus</i> Arten.....	169
4.5.3 Geschlechtervergleich aller <i>Elacatinus</i> Arten.....	175
5. Diskussion.....	178
5.1 Volumenunterschiede der Strahlenflosser.....	178
5.2 Volumendiversität der Grundelgehirne.....	181



5.2.1 Hauptkomponentenanalyse und Korrelationen	186
5.2.2 Sonderfall <i>Gobioides broussonnetii</i>	187
5.2.3 Volumen und Ökologie	188
5.2.4 <i>Elacatinus</i> Phänotypen	189
5.3 Vergleich von Volumen- und histologischen Unterschieden	192
5.4 Der Dx der Gobiiformes	193
5.5 Gehirnanatomie als taxonomisches Merkmal	198
5.6 Neuroanatomische Bedeutung der Gobiiformes	200
5.7 Grundeln als Modellorganismen der Evolutionsbiologie	202
Fazit und Ausblick	205
Anhang	206
Danksagung	220
Abkürzungsverzeichnis	222
Abbildungsverzeichnis	226
Tabellenverzeichnis	229
Literaturverzeichnis	230





1. Einleitung

1.1 Evolution der Fische

Die Fische stellen mit ca. 35.000 (Froese & Pauly, 2021) bis 36.000 rezenten Arten (Fricke et al., 2021) die Hälfte aller Vertebraten dar (Nelson et al., 2016; Volff, 2005). Ihren Ursprung haben alle Fischgruppen vor ca. 420 Millionen Jahren im bzw. kurz vor dem Devon (Abb. 1.1), weswegen das Devon auch als „Zeitalter der Fische“ (Coates, 2009; Giles et al., 2015; Long, 1996; Near et al., 2012) bezeichnet wird. Eine Ausnahme bilden hier die Agnatha (kieferlosen Fische), welche bereits im Kambrium auftraten. Seit dem Jura existieren nur noch die Petromyzontida (Neunaugen) und die Myxiniidae (Schleimaale), die zusammen die rezenten Cyclostomata (kieferlosen Rundmäuler) bilden. Von den ursprünglich vier Gruppen der Osteognathostomata (kiefertragende Fische) gibt es heute nur noch die Chondrichthyes (Knorpelfische) und die „Osteichthyes“ (Knochenfische), während die Placodermi (Panzerfische) und die Acanthodii (Stachelhaie) im Laufe der Evolution ausgestorben sind. Die „Osteichthyes“ gliedern sich in die Actinopterygii (Strahlenflosser) und in die Sarcopterygii (Fleischflosser). Letztere umfassen streng genommen die Dipnoi (Lungenfische), die Coelocanthomorpha (Quastenflosser), sowie die Tetrapoden (Landwirbeltiere). Aus diesem Grund sind die „Osteichthyes“ keine monophyletische Einheit und stehen in Anführungszeichen. Innerhalb dieser Gruppe stellen die Actinopterygii mit mehr als 30.000 Arten das mit Abstand größte Taxon der Vertebraten dar. Die Sarcopterygii (ohne Tetrapoden) umfassen lediglich acht Arten (Nelson et al., 2016). Wohingegen die Actinopterygii sich wiederum in die Unterklassen Cladistia (Flössler), Chondrostei (Knorpelganoiden) und Teleostei (Echte Knochenfische) aufteilen. Dabei beinhalten die Teleostei 96 % aller lebenden Fische (Nelson et al., 2016). Ihren Ursprung haben die ersten Teleostier etwa in der frühen bis späten Trias (Benton, 2014; Helfman et al., 2009; Long, 1996; Nelson et al., 2016). Die Radiation an der Trias-Jura Grenze dieser Gruppe bildet das dritte Radiationsereignis der Actinopterygii (Benton, 2005). Seit der Kreidezeit sind sie die vorherrschende Gruppe in Salz- und Süßgewässern (Long, 1996). Innerhalb der Teleostei stellen die Percomorpha mit > 13.000 Arten die größte existente Gruppe dar (Long, 1996; Nelson et al., 2016). Dieses Taxon entwickelte sich in der späten Kreidezeit (Benton 2014; Long, 1996) und umfasst Gruppen, deren Mitglieder wichtige Bestandteile der meisten Ökosysteme darstellen. Mit dem Auftreten der Percomorpha vor rund 66 Millionen Jahren (Benton, 2005) begann die starke



Diversifikation der Actinopterygii. Das wiederum bedeutet, dass ein Großteil der heute lebenden Arten ihren Ursprung vor ca. 66 Millionen Jahre hatten (Abb. 1.1) und somit evolutionär nicht älter als die meisten lebenden Tetrapoden sind. Zwischen Fischen und Landwirbeltieren liegt somit eine parallele Evolution vor, sodass Fische keineswegs primitiver als Landwirbeltiere sind. Im Verlauf ihrer reichhaltigen und gleichlangen Evolution haben sich physiologische und kognitive Eigenschaften als Anpassung an die ökologischen Anforderungen weiterentwickelt. Aufgrund ihrer großen Diversität sollten die „Pisces“, ebenso wie die Tetrapoden, als mehrere Taxa wahrgenommen werden. Die Unterschiede innerhalb der Fische sind in etwa vergleichbar mit der evolutionären Distanz zwischen Frosch und Mensch (Romer, 1959).

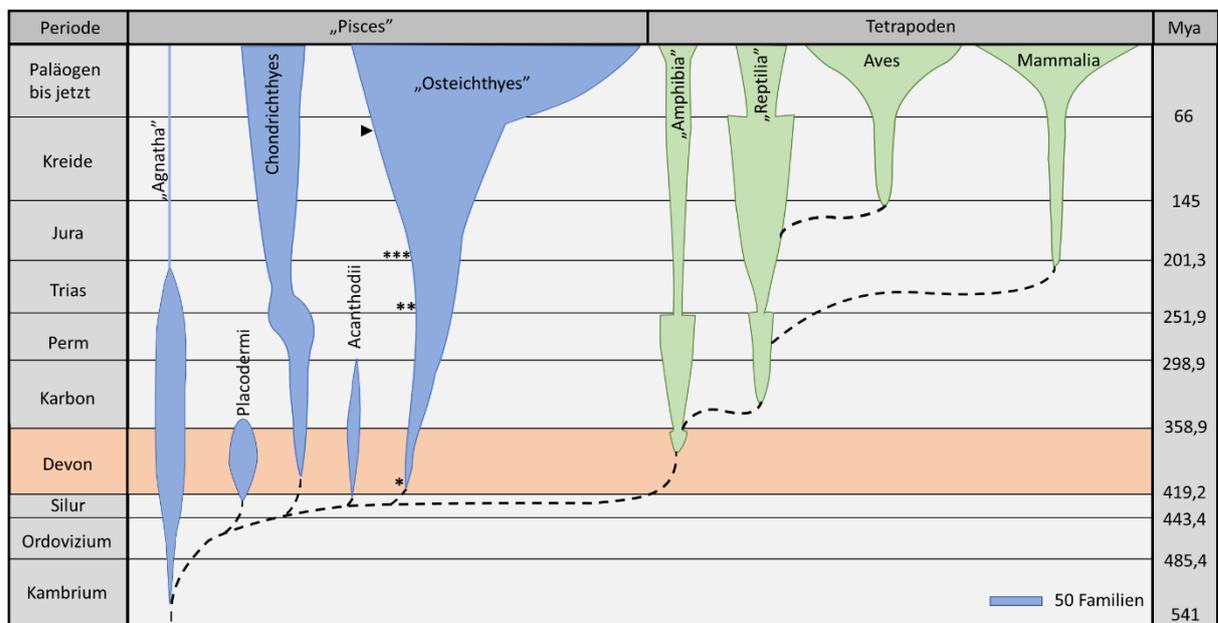


Abbildung 1.1: Evolution der Vertebraten mit relativer Diversität der Hauptgruppen nach Benton (2005)

Auftragung der Diversität der Hauptgruppen (Anzahl der Familien) gegen die repräsentierte Zeit. Gestrichelte Linien zeigen vermutete Beziehungen an. Die Sternchen *, **, *** markieren je die Radiationsereignisse innerhalb der Actinopterygii und das Dreieck ► markiert das Auftreten der Percomorpha nach Benton (2005).

Innerhalb der Actinopterygii haben sich vielschichtige Gruppen mit umfangreichen Verwandtschaftsbeziehungen herausgebildet, wodurch sich die Actinopterygii als ein gutes Modell zur Studie und zur Erklärung von evolutiven Prozessen herausgestellt hat. Insbesondere die evolutionäre Distanz der Fische untereinander begünstigt dies (Wittbrodt et



al., 2002). Manche Taxa haben sich besonders als Modellsysteme bewährt. Die vermutlich am häufigsten untersuchte Fischgruppe sind die Cichliden, die für ihre enorme Diversifikation in den Afrikanischen Seen bekannt und daher Gegenstand zahlreicher Studien zum Thema adaptiver Radiation sind (z. B. Brawand et al., 2014; Kocher, 2004; Kornfield & Smith, 2000; Meyer, 1993; Ronco et al., 2021; Seehausen, 2006; Sturmbauer 1998; Takahashi & Koblmüller, 2011). Neben den Cichliden bieten auch die Salmoniformes (Lachsartigen) einige Vorteile um Speziationsprozesse und adaptive Divergenz zu untersuchen (Carruthers et al., 2018). Vor allem im Bereich adaptive Evolution haben sich Salmoniden zu einem Modellorganismus entwickelt (Bernatchez et al., 2010; Hendry & Stearns, 2004). Hendry und Stearns (2004) beschreiben in ihrem Buch ausführlich das Interesse an Salmoniden, den Vorteil für die Forschung, sowie den Beitrag zu Kernfragen der Evolution, den Salmoniden leisten. Ein Aspekt der Evolutionsbiologie, der in den letzten Jahren immer wichtiger geworden ist, ist die Evolutionsgenetik, denn phänotypische Variationen sind auch Ausdruck genetischer Veränderungen (Hutchings, 2011). Als Modellorganismen haben sich im Besonderen der Medaka (*Oryzias latipes*) (z. B. Hutchings, 2011; Inoue & Takai, 2003; Ishikawa, 2000; Naruse et al., 2011; Wittbrodt et al., 2002) und der Zebrafisch (*Danio rerio*) (Furutani-Seiki & Wittbrodt, 2004; Parichy, 2015) hervorgetan.

Die Vielschichtigkeit der Fische hat bisher eine Vielzahl an Modellorganismen für evolutionäre Studien aus den unterschiedlichsten Gebieten hervorgebracht. Dazu gehört auch der Bereich der Neurobiologie. Das zentrale Nervensystem der Fische bietet großes Potenzial für Untersuchungen mit Fokus auf evolutionären Aspekten des Gehirns.

1.2 Evolution des zentralen Nervensystems der Actinopterygii

Zusammen mit dem Rückenmark bildet das Gehirn das zentrale Nervensystem (ZNS). Als wichtigste Aufgabe des ZNS gilt das Koordinieren der Wechselbeziehung zwischen Organismus und Umwelt, wobei dies über Muskeln und Sinnesorgane mittels Hirnnerven und Spinalnerven erfolgt (Brodal, 2004; Kandel et al., 2013; Meek & Nieuwenhuys, 1998). Das Gehirn der Wirbeltiere entwickelt sich aus dem Neuralrohr, welches durch den Prozess der Neurulation aus der Neuralplatte entsteht. Dabei entstehen die drei primären Vesikel Prosencephalon (Vorderhirn), Mesencephalon (Mittelhirn) und Rhombencephalon (Hinterhirn), die die Vorläufer der fünf Hirnabschnitte darstellen.



Der fünfteilige Aufbau des Wirbeltiergehirns in Telencephalon, Diencephalon, Mesencephalon, Metencephalon und Myelencephalon (von rostral nach kaudal), sowie das Vorhandensein von Hauptstrukturen, gilt bei allen Vertebraten Gruppen als konserviert (Northcutt, 2002; Striedter, 2018; Yamamoto, 2017; Yamamoto & Bloch, 2017). Die Neunaugen und die Schleimaale stellen aufgrund des Fehlens des Cerebellums eine Ausnahme dar (Northcutt, 2002). Zudem wird angenommen, dass auch bestimmte neuronale Verbindungen bzw. Schaltkreise innerhalb der Wirbeltiere gleich sind (Wullimann, 1998).

Der vermutlich größte Unterschied zwischen den Actinopterygii und den meisten Tetrapoden ist die Organisation des Telencephalons. Bei den meisten Wirbeltieren bildet sich das Telencephalon durch den Vorgang der Evagination. Das Lumen des Neuralrohrs vergrößert sich und formt die lateralen Ventrikel, die das Pallium bilden. Bei Strahlenflossern entwickelt sich das Telencephalon aus einem Prozess, der Eversion genannt wird (Nieuwenhuys & Meek, 1990). Dabei klappen sich die dorsalen Abschnitte des Prosencephalons, die später die Area dorsalis telencephali bilden, nach außen, sodass der Ventrikelraum nach außen gelangt. Dieser Unterschied in der Bildung des dorsalen Telencephalons führt zu einer umgekehrten Organisation der pallialen Untereinheiten. Anders als bei den Landwirbeltieren werden bei den Teleostei die Areale des dorsalen Telencephalons nach ihrer Topologie benannt. Northcutt und Braford (1980) teilen das dorsale Telencephalon (D) in die fünf Areale ein: Dm (Area dorsalis zona medialis), Dd (Area dorsalis zona dorsalis), Dl (Area dorsalis zona lateralis), Dp (Area dorsalis zona posterior) und Dc (Area dorsalis zona centralis). Somit entspräche nach deren Einteilung das mediale oder hippocampale Pallium der Landwirbeltiere dem ventralen und posterioren Bereich des Dl. Das laterale Pallium oder auch der olfaktorische/piriforme Cortex der Tetrapoden wäre homolog zum Dp und der Dd, inkl. dem dorsalen Bereich des Dl, homolog zum dorsalen Pallium der Landwirbeltiere. Der Dm der Strahlenflosser entspräche dem Caudoputamen der Tetrapoden und wäre nicht Teil des Palliums (Northcutt & Braford, 1980).

Aufgrund des unterschiedlichen Ausmaßes der Eversion unterliegt das dorsale Telencephalon der Actinopterygii einer großen Variation in der Morphologie und der Position der Areale (Nieuwenhuys & Meek, 1990). Dabei stellt das Telencephalon nicht den einzigen Hirnabschnitt mit einer großen Diversität dar. Trotz einer weitestgehend generalisierten Organisation des Gehirns unterliegt die Morphologie des Vertebraten Gehirns einer großen Vielfalt in den verschiedenen Wirbeltiertaxa. Verschiedene Hirnstrukturen können sich dabei je nach Gruppe



unterschiedlich stark entwickeln. Ein Beispiel hierfür ist das Telencephalon der Säugetiere. In dieser Gruppe hat sich das Telencephalon zum dominierenden Hirnabschnitt entwickelt. Marsden und Rowland (1965) bezeichnen die Vergrößerung und die Zunahme der Komplexität der cerebralen Hemisphären der Säuger als eines der bemerkenswerten evolutionären Ereignisse des Wirbeltiergehirns. Die Säugetiere sind jedoch nicht die einzige Gruppe mit einem großen Telencephalon. Bei den nächsten Verwandten der Tetrapoden, den Lungenfischen, ist das Telencephalon ebenfalls gut ausgeprägt (López & Gonzáles, 2017). Ein großes Vorderhirn ist aber auch auf dem anderen evolutionären Ast der Vertebraten zu finden. Bei den Knorpelfischen stellen das Telencephalon und das Cerebellum die beiden größten Strukturen im Gehirn dar (Lisney & Collin, 2006). Im Gegensatz dazu ist das Dach des Mittelhirns, das Tectum opticum, bei den meisten Strahlenflossern die dominante Struktur. Insbesondere in der diversen Gruppe der Strahlenflosser tritt eine enorme Vielfalt der Gehirnmorphologie auf. Jedes Hirngebiet kann sich, in Abhängigkeit von den ökologischen Einflüssen, vergrößern oder verkleinern, wie z. B. das Cerebellum der Mormyriden. In der Familie Mormyridae überlagert die Valvula cerebelli, die an der Verarbeitung von elektrosensorischen Informationen beteiligt ist (Finger et al., 1981), das Mittel- und Vorderhirn (Meek et al., 2008). Die Ausformung der Valvula kann mit dem menschlichen Cortex verglichen werden (Shi et al., 2008).

Solche Anpassungen in der Hirnmorphologie der Vertebraten und die daraus resultierende Diversität der Gehirne lassen sich mit dem Phänomen der neuronalen Plastizität erklären. Der Begriff neuronale Plastizität beschreibt die Fähigkeit Veränderungen in Bauplan und Funktion des Gehirns (Kolb & Whishaw, 1998), als Reaktion auf verschiedene Umwelteinflüsse (Dunlap, 2016; Ebbesson & Braithwaite, 2012; Eifert et al., 2015; Gonda et al., 2011), kognitive (Kotrschal et al., 1998) sowie sensorische (Dunlap et al., 2008) oder motorische Anforderungen (Mes et al., 2020), vollführen zu können. In der Ontogenese der Wirbeltiere ist die Plastizität besonders ausgeprägt. Ein bekanntes Beispiel für die Plastizität des Vertebratengehirns zeigt das Experiment des dreiäugigen Frosches. Nach Transplantation eines dritten Augen Primordiums (Anlage für ein Organ) ins Vorderhirn eines Frosch Embryos, liefen zwei retinale Projektionen in einem optischen Loben zusammen (Law & Constantine-Paton, 1981). Anstatt einen dritten Lobus zu entwickeln, vergrößerten sich die tieferen tectalen Schichten des Lobus mit den zwei retinalen Projektionen um 30 %.



Bei Fischen weist vor allem auch das adulte Gehirn eine enorm hohe Zellproliferationsrate auf (Dunlap, 2016; Zupanc, 2006; Zupanc et al., 2005), wodurch das Gehirn besonders anpassungsfähig wird. Aufgrund der hohen Plastizität zeigen Fische einige Spezialisierungen, insbesondere in sensorischen Gebieten. In zahlreichen Studien wurden diese Variationen und die möglicherweise daraus resultierenden evolutionären Aspekte untersucht. Dies geschah anhand von Volumenmessungen extern gelegener Strukturen und weniger von kleineren internen Kerngebieten (Hofmann, 2020). Neben Volumendifferenzen in Hirnarealen gilt das Interesse evolutionärer Neurobiologen vor allem evolutiven Neuerungen. Ein Beispiel hierfür ist der Torus longitudinalis, den es ausschließlich bei Strahlenflossern gibt (Meek & Nieuwenhuys, 1998; Wullimann, 1994; Yamamoto, 2017). Das Auftreten einer neuen Struktur im Gehirn innerhalb einer Gruppe gilt jedoch als sehr selten (Wullimann, 1994). Die Frage nach der Bedeutung von Volumenunterschieden in Hirnarealen und der Histologie des Gehirns soll am Beispiel der Ordnung der Gobiiformes in der vorliegenden Arbeit untersucht werden.

1.3 Die Gobiiformes

Die Ordnung der Gobiiformes (Grundelartigen) ist mit mehr als 2.100 Arten nach den Cypriniformes (Karpfenartigen; ~4.200 Arten) und den Siluriformes (Welsartigen ~3.700 Arten) die artenreichste Gruppe der Actinopterygii (Nelson et al., 2016). Sie repräsentieren so 5-10 % aller Teleostier (Patzner et al., 2011). Im Gegensatz zu den Cypriniformes, die ausschließlich, und den Siluriformes, die mit wenigen Ausnahmen, im Süßwasser beheimatet sind, sind die Grundeln in allen Gewässern heimisch (Nelson et al., 2016). Es wird angenommen, dass dabei mehr als 200 Arten im Süßwasser leben (Berra, 2007; Helfman et al., 2009; Nelson et al., 2016). Grundeln sind eher als klein bleibende Bodenbewohner von kaum mehr als 10 cm Körperlänge (Helfman et al., 2009; Zander, 2011) und einem spindelförmigen Körper (Herler, 2007) bekannt (Abb. 1.2 a). Besonderes Merkmal dieser Gruppe sind die zu einer Saugscheibe fusionierten Bauchflossen (Akihito, 1986; Hastings et al., 2014). Diese fusionierten Bauchflossen sind zwar nur in den meisten höheren Gobiiden (Oxudercidae + Gobiidae) vorhanden (Abb. 1.2 b), jedoch umfassen diese beiden Familien rund 85 % aller Gobiiformes (Oxudercidae: ca. 600 Arten, Gobiidae: ca. 1300 Arten). In den übrigen Familien sind die Bauchflossen generell weiterhin getrennt (Abb. 1.2 c) (Nelson et al., 2016). Miller (1981) beschreibt die vereinten Bauchflossen der Gobiidae als ein plesiomorphes Merkmal wobei die Trennung der Bauchflossen vermutlich sekundär erfolgte.



Ein morphologisches Merkmal, das mit wenigen Ausnahmen allen gemeinsam ist, ist das Fehlen einer Schwimmblase (McCune & Carlson, 2004). Gleiches gilt für das fehlende Seitenliniensystem auf dem Rumpf mit Ausnahme der Rhyacichthyidae (Nelson et al., 2016).

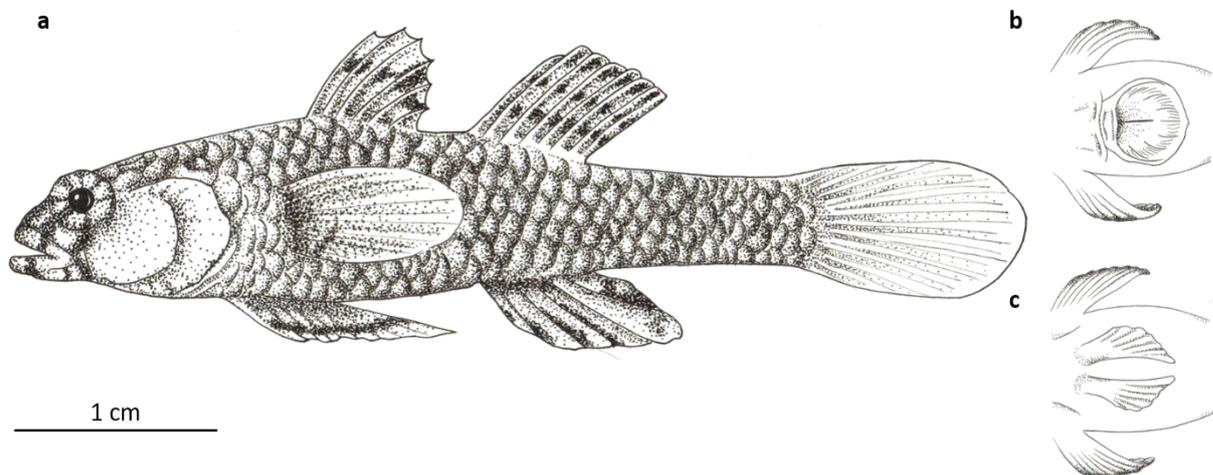


Abbildung 1.2: Zeichnerische Darstellung der Körper- und Bauchflossenmorphologie der Grundeln

a) Zeichnerische Darstellung der Lateralansicht von *Redigobius bikolanus* (Weibchen) mit der typischen spindelförmigen Körperform. b) Beispielhafte Darstellung der Ventralansicht der fusionierten Bauchflossen der Oxudercidae und Gobiidae und c) beispielhafte Darstellung der Ventralansicht der separierten Bauchflossen. Zeichnung: Jenny Weserow. Maßstab 1 cm.

1.3.1 Systematik der Grundeln

Die Klassifikation von gobioiden Fischen blickt auf eine lange Historie zurück. Erste morphologisch basierte Einteilungen gehen auf Günther (1861), Bleeker (1874) und Jordan (1923) zurück, wobei die untersuchten morphologischen Charakteristika nur sehr begrenzt waren. Es folgten mehrere Klassifikationen, bei denen Grundeln in 2-9 Familien und verschiedene Unterfamilien eingeteilt wurden (z. B. Akihito et al., 2000; Hoese, 1984; Hoese & Gill, 1993; Miller, 1973; Nelson, 1994, 2006; Pezold, 1993). Diese und folgende Klassifikationen zeigen welche Herausforderung diese Fischgruppe für Ichthyologen bis heute darstellt (Patzner et al., 2011).

Zum Aufschluss über die Phylogenie der Gobiiden haben in den letzten Jahren molekulare Studien, in Ergänzung zu den ursprünglich rein morphologischen Untersuchungen, beigetragen (z. B. Agorreta et al., 2013; Chakrabarty, 2010; Gill & Mooi, 2012; Keith et al., 2011; McCraney et al., 2020; Thacker, 2003, 2009, 2013; Thacker & Hardman, 2005; Thacker et al., 2015; Tornabene et al., 2013b).



Während Nelson (2006) die Grundelartigen als Unterordnung Gobioiden den Perciformes zuordnet, erhalten sie in Nelson et al. (2016) den Status der Ordnung. Die Gobiiformes stellen ein Taxon der Großgruppe der Percomorpha (Barschverwandten) dar (Abb. 1.3).

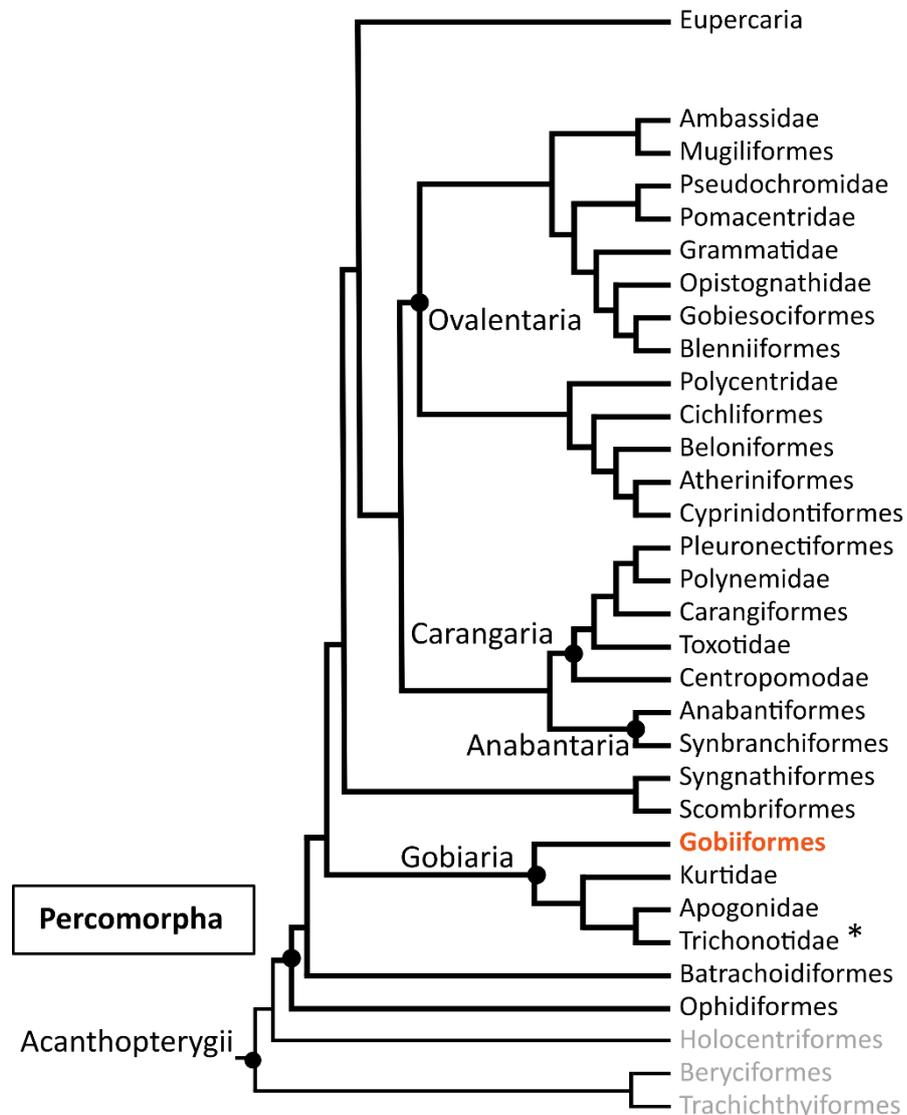


Abbildung 1.3: Systematik der Acanthopterygii (nach Betancur-R et al., 2017)

Darstellung der systematischen Position der Gobiiformes innerhalb der Acanthopterygii nach Betancur-R et al. (2017). Gefüllte Kreise markieren den Beginn einer neuen Gruppe. Die Gobiiformes stehen relativ an der Basis der Großgruppe Percomorpha. Grau hinterlegte Ordnungen stellen Mitglieder der Acanthopterygii, aber nicht der Percomorpha dar. Zusammen mit den Kurtidae, Apogonidae und Trichonotidae bilden die Gobiiformes die Gobiaria. Das Sternchen * markiert die Familie Trichonotidae, die kürzlich von Satoh und Katayama (2022) als Schwestergruppe der Apogonidae beschrieben wurden.

Nelson et al. (2016) teilt die 2.167 Arten der Gobiiformes in 321 Gattungen und in die folgenden acht Familien ein: Rhyacichthyidae, Odontobutidae, Milyeringidae, Eleotridae, Butidae, Thalasseleotrididae, Oxudercidae (=Gobionellidae) und Gobiidae. Parenti (2021)



zufolge beläuft sich die aktuelle Artenzahl der Gobiiformes auf 2.310 Spezies in 324 Gattungen.

Als nächste Verwandte werden weitestgehend die Kurtiformes (Kurterartige), die aus den zwei Familien Kurtidae und Apogonidae bestehen, angesehen (Abb. 1.4 a). Basierend auf einer molekularen Studie von Thacker et al. (2015) würde die Gattung *Trichonotus* (Sandtaucher) die Schwestergruppe der Gobiiformes bilden (Abb. 1.4 b). Satoh und Katayama (2022) positionieren die Trichonotidae jedoch als Schwestergruppe der Apogonidae (Abb. 1.4 c). Dennoch bleibt die Schwestergruppe der Grundeln ungewiss. Da diese Gruppe Fokus zahlreicher phylogenetischer Untersuchungen ist, besteht die Möglichkeit in den nächsten Jahren weitere Erkenntnisse der internen und externen Systematik dieser Ordnung zu erhalten.

In der vorliegenden Promotionsarbeit konnten sechs Grundelfamilien untersucht werden, die in der Abb. 1.4 als kontinuierliche Linien abgebildet sind, während die gestrichelten Linien nicht verfügbare Familien repräsentieren. Neben den Thalasseleotridae konnten die Milyeringidae nicht untersucht werden. Zudem ist bei den Milyeringidae der Familienstatus umstritten, wodurch diese Familie in der Phylogenie mit einer gepunkteten Linie dargestellt ist.

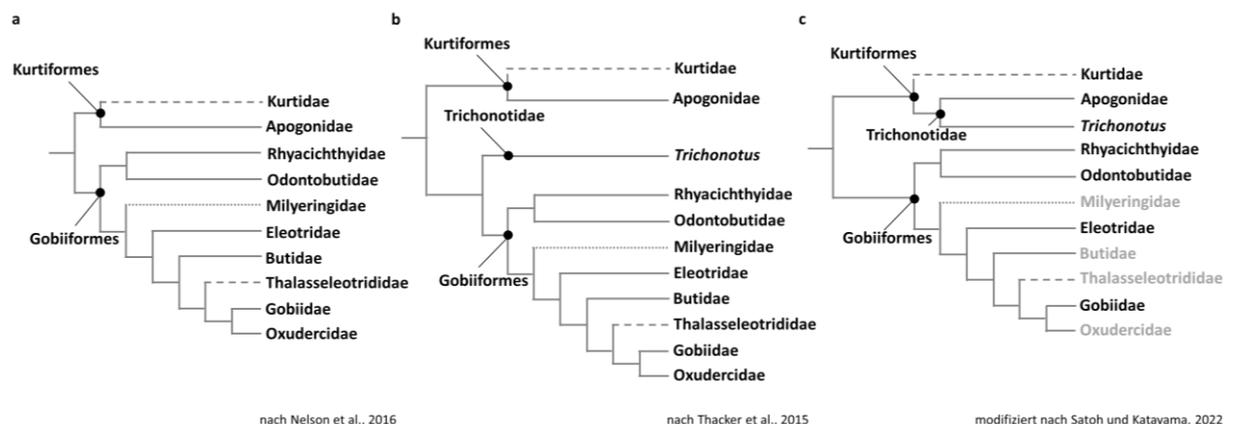


Abbildung 1.4: Interne und externe Systematik der Grundeln

Darstellung der alternativen Stammbäume zur internen und externen Systematik der Gobiiformes. Systematik nach a) Nelson et al. (2016), die die Kurtiformes (Kurtidae + Apogonidae) als Schwestergruppe der Grundeln beschreibt, b) Thacker et al. (2015), die die Gattung *Trichonotus* als nächste Verwandte der Gobiiformes darstellt und c) Satoh und Katayama (2022), die die Trichonotidae als Schwestergruppe der Apogonidae beschreibt. Grau hinterlegte Familien in c) wurden bei Satoh und Katayama (2022) nicht berücksichtigt, sodass die Position innerhalb der Gobiiformes von den anderen systematischen Darstellungen übernommen wurde. Gestrichelte Linien markieren nicht untersuchte Familien in dieser Arbeit. Der Familienstatus der Milyeringidae gilt als umstritten, weshalb diese Familie mit einer gepunkteten Linie dargestellt ist. Zudem konnte diese Familie ebenfalls nicht untersucht werden.



Die beiden Familien Milyeringidae und Thalasseleotridae wurden in den letzten Jahren neu aufgenommen, bzw. neu gegründet. Whitley (1945) hat basierend auf der Art *Milyeringa veritas* die eigenständige Familie Milyeringidae beschrieben. Jedoch wurden sie erst nach der erneuten Beschreibung basierend auf dem Auffinden einer weiteren *Milyeringa* Art durch Chakrabarty (2010) unter Vorbehalt gelistet. Thacker und Hardman (2005) und Thacker (2009) haben *Milyeringa veritas* zu den Odontobutiden zugeordnet, während Mees (1962), Miller (1973), Humphreys (2001) und Larson et al. (2013) diese Art als Mitglied der Eleotriden geführt haben. Das einzige morphologische Merkmal, das *Milyeringa* von den Eleotridae abgrenzt, sind die fehlenden Augen (Whitley, 1945). Jedoch ist das auch das hauptsächliche diagnostische Charakteristikum, dass diese Art von den restlichen Gobiiden unterscheidet (Chakrabarty, 2010). Aufgrund der geringen Datenlage und vielen Widersprüchen ist der Familienstatus der Milyeringidae umstritten.

Während die Familie Thalasseleotrididae von Gill und Mooi (2012) neu beschrieben wurde, haben die Butidae und Oxudercidae sich aus Unterfamilien gebildet. Mitglieder der Butidae sind Gattungen, die zuvor zu der Unterfamilie Butinae der Eleotridae gehörten. Die Oxudercidae beinhalten die vier vorherigen Gobiidae Unterfamilien Gobionellinae, Oxudercinae, Amblyopinae und Sicydiinae. Daher stellen die Oxudercidae die Schwestergruppe der Gobiidae dar, wie molekulare Untersuchungen bestätigten (Thacker, 2009; Thacker et al., 2015; Tornabene et al., 2013b).

Aufgrund ihrer systematischen Stellung ist die Familie Rhyacichthyidae interessant, denn *Rhyacichthys aspro* gilt als die basalste Grundel (Thacker & Hardman, 2005). Sie bilden zusammen mit den Odontobutidae die Schwestergruppe zu allen anderen Gobiiden. Als das markanteste primitive Merkmal von *Rhyacichthys aspro* gilt das vollständig ausgeprägte Seitenliniensystem auf Kopf und Rumpf (Miller, 1973; Nelson et al., 2016). Ein morphologisches Merkmal, das bei den restlichen Mitgliedern dieser Ordnung nicht vorhanden ist.

1.3.2 Grundeln: Diversität, Ökologie und Morphologie

Grundeln sind weltweit in allen Gewässern vertreten. Diese reichen von verschiedenen Süßwasserhabitaten über zahlreiche Salzwasser Lebensräume bis hin zu semi-terrestrischen Gebieten (Patzner et al., 2011). Die eher klein bleibenden Fische zeigen dabei häufig einen kryptobenthischen Lebensstil (Brandl et al., 2018; Depczynski & Bellwood, 2003; La Mesa et al.,



2006; Patzner, 1999) und besitzen unvergleichbare adaptive Fähigkeiten (Patzner et al., 2011). Vermutlich sind die geringe Körpergröße, das Vorkommen und die Anpassungsfähigkeit an verschiedene Mikrohabitate der Schlüssel zum Erfolg der Grundeln (Zander, 2011). Near et al. (2013) zählen die Grundeln (Gobiiformes) sogar, neben den Thunfischen (Scombriformes), Schleimfischen (Blenniiformes), Scheibenbäuchen (Liparidae) und Afro-amerikanischen Buntbarschen (Cichlidae), zu den fünf Taxa mit der höchsten Diversifikationsrate innerhalb der Acanthopterygii (Stachelflosser).

Vor allem an Korallenriffen (Ackermann & Bellwood, 2000; Depczynski & Bellwood, 2003; Herler, 2007; Herler et al., 2011) und in der Gezeitenzone (Beckley, 1985; Horn et al., 1998; Ghanbarifardi & Malek, 2009) sind Grundelartige dominante Mitglieder der Ichthyofauna. Allein am Korallenriff ermöglichen diverse morphologische oder physiologische Anpassungen den Grundeln verschiedene Mikrohabitate zu besiedeln (Herler, 2007), wodurch manche Arten ein hohes Maß an Spezialisierung aufzeigen (Herler et al., 2009). Dazu gehören hauptsächlich benthische Habitate, sowie verschiedene Lebensräume in direkter Assoziation mit unterschiedlichen Korallenarten. Manche Grundeln sind einzig auf eine Familie von Korallen spezialisiert (Herler, 2007; Munday et al., 1997). Zudem leben viele in mutualistischen Symbiosen mit Invertebraten wie z. B. Pistolenkrebsen der Gattung *Alpheus* (Allen et al., 2003; Karplus, 2014) oder Schwämmen (Rocha et al., 2000; Rüber et al., 2003; Taylor & Hellberg, 2005). Unter den Korallenriff-Grundeln gibt es Arten, die zu den „Putzerfischen“ gehören. Die Gattung *Elacatinus* enthält 14 Arten, die an den Riffen „Putzstationen“ unterhalten (Côté & Soares, 2011) und somit zur Gesunderhaltung der Korallenriffbewohner beitragen (Quimbayo & Zapata, 2018; Vaughan et al., 2017). Grundelartige sind daher wichtige und interessante Bestandteile zahlreicher ökologischer Systeme.

Neben der Arten- und ökologischen Diversität weisen Grundeln auch einige Unterschiede in der Körpermorphologie auf. Von langgestreckten aalförmigen Körpern (z. B. *Gobioides broussonnetii*) über die typische spindelförmige Form (z. B. *Valenciennea strigata*), bis hin zu einer stark gestauchten Körperform (z. B. *Gobiodon okinawae*), treten alle Körperformen auf (Bauchot et al., 1989). Dabei repräsentiert die Körpermorphologie Anpassungen an das jeweilige Habitat (Herler, 2007), somit kann die Körperform unter anderem Auskunft über Lebensraum, Fortbewegung oder auch Fressverhalten geben (Jakubčinová et al., 2017). Das Verhältnis von funktioneller Körperform und Habitat wird als Ökomorphologie bezeichnet



(Winemiller et al., 1995), die dazu dient die Verbindung zwischen Körpermorphologie und Ökologie zu erklären (Norton et al., 1995).

Wichtige morphologische Merkmale der Grundeln sind einerseits die Saugscheibe, mit der sie sich u. a. am Substrat anhaften können (Budney & Hall, 2010; McCraney et al., 2020) und andererseits die fehlenden Seitenlinienkanäle (McCune & Carlson, 2004). Besonders bei Fischen, die starken Strömungen ausgesetzt sind, ist die Saugscheibe vorhanden, wie z. B. bei sicydiinen Grundeln (Lippenzahngrundeln/Klettergrundeln). Sicydiine Grundeln bewohnen Flusssysteme von Inseln der tropischen und gemäßigten Breiten (Keith, 2003). Ihre besonders stark ausgeprägten Saugnäpfe (Keith & Lord, 2011) ermöglichen ihnen das Erklimmen von Wasserfällen (Blob et al., 2006; Christy & Maie, 2019; McDowall, 2004; Schoenfuss et al., 2011, 2013). Auch in der Gezeitenzone ist diese spezielle Funktion der Bauchflossen von großem Vorteil, um bei den Tiden nicht weggerissen zu werden (Zander, 2011). Neben der Saugfunktion nutzen viele Grundeln die fusionierten Bauchflossen um sich vom Substrat abzustützen (Heymer & Zander, 1978; Tornabene et al., 2013a). Weiterhin sind Grundeln, mit Ausnahme von *Rhyacichthys aspro*, durch ein reines Kopfseitenliniensystem aus Poren und Kanälen charakterisiert, wobei die Kanäle unterschiedlich ausgebildet sein können (Miller, 1973). Zusätzlich dazu besitzen viele Grundeln freie Oberflächenneuromasten, die auch als sensorische Papillen bezeichnet werden (Wongrat & Miller, 1991). Diese Papillen sind oftmals in vertikalen und horizontalen Linien angeordnet und dienen als Bestimmungsmerkmal (Akihito, 1967; Aurich, 1938; Iljin, 1930).

Die wahrscheinlich anspruchsvollsten und weitreichendsten Adaptionen zeigen die Oxudercinae (Schlammspringerverwandte) auf, die an ein amphibisches Leben in schlammigen Mangrovenwäldern angepasst sind (Jaafar & Murdy, 2017). Zu den Voraussetzungen für einen semi-terrestrischen Lebensstil zählen physikalische (z. B. Gasaustausch), physiologische (z. B. Lokomotion) und sensorische Anpassungen (z. B. Sehen) (Jaafar & Murdy, 2017; Sayer, 2005; Zander, 2011). Dabei müssen diese sowohl im Wasser, als auch an Land funktional sein. Dieser extreme Fall der Schlammspringer zeigt wie variabel Grundeln auf unterschiedliche ökologische Begebenheiten reagieren können und zwar durch morphologische und physiologische Adaptionen, als auch in verhaltensbiologischer Art und Weise. Viele Anpassungen stellen auch hohe kognitive Ansprüche dar, wodurch sich die Frage ergibt, ob sich dies im ZNS widerspiegelt. Dabei gilt es passende Bezugsgrößen für Veränderungen der Gehirnstrukturen zu finden. Bauchot et al. (1989) haben sich bei ihrer



vergleichenden Studie von 180 Grundeln auf den Enzephalisationsquotienten berufen, der ein Maß für die relative Größe des Gehirns in Bezug auf das Körpergewicht darstellt. Daraus ergeben sich sehr hohe Indices für Grundeln mit einem amphibischen Lebensstil, sowie Grundeln, die starken Strömungen ausgesetzt sind. Bewohner schlammiger Gebiete, hingegen, besitzen kleine Enzephalisationsquotienten. Möglicherweise können neuroanatomische Ansätze zur Klärung dieser Fragestellung anderweitig beitragen.





2. Ziele der Promotionsarbeit

Die zentrale Frage der Promotionsarbeit beschäftigt sich damit wie sich das Gehirn im Laufe der Evolution am Beispiel der Ordnung der Gobiiformes verändert. Ziel ist es diese Fragestellung auf drei verschiedenen Ebenen zu untersuchen. Dabei sollen auf der ersten Ebene Unterschiede in der Hirnmorphologie zwischen Grundeln und Strahlenflossern beschrieben werden. Die zweite Ebene betrachtet die Variation des Grundelgehirns auf Familienniveau und die dritte Ebene auf Artniveau, indem eng verwandte Arten und Populationen untersucht werden. Ein weiteres Ziel dieser Arbeit ist es die Gehirndiversität der Gobiiformes zu beschreiben.

Als Grundlage für den anatomischen Aufbau des Gehirns der Grundeln wird ein topologischer Atlas mittels einer Kresylviolett-färbung erstellt, der zur Identifizierung histologischer Besonderheiten dient. Zudem werden die Hauptfasertrakte und Kommissuren mittels Polarisationsmikroskopie und optischer Projektionstomographie dargestellt. Neben der histologischen Beschreibung des Gehirns der Grundeln steht bei der ersten Ebene der volumenmetrische und histologische Vergleich von Actinopterygii und Gobiiformes im Mittelpunkt. Die Volumenmessungen sollten die Frage klären, ob es spezifische Muster in Volumenveränderungen von Hirngebieten gibt und ob sie möglicherweise systematisch gekoppelt sind, bzw. ob sogar evolutionäre Trends in der Entwicklung von Gehirnvolumen zu finden sind. Hierzu werden bei ca. 150 „Block Face Imaging“ Datensätzen die Volumina des Gesamtgehirns und einer Reihe weiterer Kerngebiete verschiedenster Grundeln und Strahlenflossern gemessen. Mittels klassischer Histologie werden strukturelle Veränderungen im Gehirn der Grundeln beschrieben.

Die Diversität der Grundelgehirne wird bei der zweiten Ebene ebenfalls durch Volumenmessung von Hirnarealen und deren Histologie untersucht, wobei sich die Frage nach phylogenetisch oder ökologisch bedingten Variationen stellt. Im Fokus stehen hier familiäre Unterschiede innerhalb der Grundeln.

Die dritte Ebene repräsentiert das Level der Verwandtschaftsverhältnisse anhand dreier nah verwandter *Elacatinus* Arten. Hier sollen die Gehirne auf volumetrische Unterschiede in Hirnstrukturen hin analysiert werden. Es soll untersucht werden, ob Veränderungen in der Plastizität begründet liegen oder ob Variationen möglicherweise genetisch bedingt sind.





3. Material und Methoden

3.1 Versuchstiere

3.1.1 Block Face Imaging (BFI) und Histologie

Die in dieser Arbeit verwendeten Grundeln (Tab. A 1), mit Ausnahme der drei *Elacatinus* Arten, wurden hauptsächlich von lokalen Zoogeschäften und verschiedenen Süß- und Salzwasser online Zierfisch Versandhandeln bezogen. Einige Individuen wurden dankenswerterweise von Kollegen zur Verfügung gestellt (s. Danksagung). Die Versuchstiere umfassen sechs der acht Grundelfamilien und wurden nach größtmöglicher Diversität in Körpermorphologie, Habitat und Verhalten ausgewählt, um die Ordnung der Gobiiformes gut zu repräsentieren. Im Rahmen der vorliegenden Promotionsarbeit wurden insgesamt 73 Grundelarten aus 52 Gattungen untersucht.

Die Datenbank „AnimalExplorer“ beinhaltet zusätzlich 157 Block Face Imaging Datensätze aus 34 Ordnungen und 77 Familien (Tab. A 2), die in vorherigen gemeinschaftlichen Projekten der Arbeitsgruppe entstanden sind und als Vergleichsmaterial zur Verfügung stehen. Diese Tiere stammen ebenfalls aus den oben genannten Quellen. Zusätzlich stehen 89 weitere Arten in der histologischen Sammlung als Vergleichsmaterial zur Verfügung (Tab. A 2).

3.1.2 *Elacatinus* Grundeln

Für das Projekt Volumenvergleich der Hirnareale dreier Arten der Gattung *Elacatinus* und ökologischer Phänotypen wurden die Tiere 2017 und 2018 von Renata Mazzei auf Barbados gefangen. Die Art *Elacatinus prochilos* wurde von Vasenschwämmen („Schwammbewohner“; N=32) und „Putzerstationen“ (Putzerfisch; N=32) von drei verschiedenen Saumriffen der Westküste Barbados (Nord und Süd Bellairs 13.191542° N, 59.641882° W; Heron Bay 13.196817° N, 59.643521° W und Greensleeves 13.225882° N, 59.644153° W) gefangen. Die „Schwammbewohner“ waren in Gruppen von 5-80 Tieren mit dem Karibischen Vasenschwamm (*Xestospongia muta*) in der Fleckenriff Zone (6-10 m) assoziiert. Im Gegensatz dazu lebten die Putzerfische solitär oder in Paaren auf lebenden Korallen, korallenartigen Algen oder abgestorbenen Korallen von Sporn- und Rillenformationen (3-8 m). *Elacatinus evelynae* (Putzerfisch; N=16) und *Elacatinus chancei* („Schwammbewohner“; N=15) wurden 2018 von Riffen in Süd Bellairs und Carlisle Bay (13.085908° N, 59.612192°W) gefangen. Individuen von *E. evelynae* wurden meist in Paaren am Korallenkopf aufgefunden,



wohingegen *E. chancei* einzeln im Inneren der Röhren des Schwammes *Aplysina fistularis* gefunden wurde. Alle Grundeln wurden mit einer Sprühmischung aus 50 ml Nelkenöl und 200 ml Ethanol (1:4) verdünnt in ca. 700 ml Meerwasser sediert und mit Plastikbeuteln und Keschern gefangen. Im Labor wurden die Geschlechter der Tiere durch Betrachtung der Form der Genitalpapille (männlich konisch, spitz und weiblich stumpf, breit) bestimmt.

3.1.3 Präparation

Alle Tiere, mit Ausnahme der *Elacatinus* Individuen, wurden unmittelbar nach Ankunft durch eine 1:10000 Lösung des Fisch Anästhetikums MS-222 (Ethyl-3-aminobenzoat-methansulfonat; Sigma-Aldrich) euthanisiert. Die *Elacatinus* Individuen wurden noch auf Barbados mittels einer Überdosis von Nelkenöl euthanisiert (50 ml Nelkenöl, 200 ml Ethanol (1:4) verdünnt in ca. 100 ml Meerwasser). Eine erfolgreiche Euthanasie wurde durch ausbleibende Kiemenaktivität und fehlenden Schwanzflossenreflex überprüft. Unter dem Binokular wurde mit einer Pinzette der Schädel dorsal geöffnet und das Gehirn frei gelegt. Anschließend wurden die Präparate je nach Verwendungszweck entweder in 4 % ungepuffertem Formalin oder 4 % kaltem phosphatgepufferten Paraformaldehyd (PFA) fixiert. Während die Tiere für das „Block Face Imaging“ (BFI) hauptsächlich mit Formalin bei Raumtemperatur fixiert wurden, wurden die Individuen für die klassische Histologie mit frischem PFA im Kühlschrank fixiert. Die Dauer der Fixation der ganzen Tiere betrug bei den BFI Präparaten mindestens 24 Stunden. Für die Kresylviolett Färbung wurden die Gehirne nach einem Tag heraus präpariert und für einen weiteren Tag im Kühlschrank in PFA fixiert. Bei den enzymatischen Färbungen betrug die Fixierungszeit zwischen 2 und 3 Stunden.

Präparate, die für die Polarisationsmikroskopie genutzt wurden, wurden über das Herz perfundiert. Dabei wurde zuerst das Blut durch 0,1 M Phosphatpuffer (PB; engl. phosphate buffer) ersetzt und anschließend 4 % PFA injiziert. Das Gehirn von *Valenciennea strigata* für die OPT wurde in 5 % Glutaraldehyd fixiert.

3.2 Histologische Färbungen

3.2.1 Vorbereitung der Proben

Insgesamt wurden von 21 Gehirnen aus zehn Arten Querschnittsserien auf dem Kryostaten erstellt. Die PFA fixierten Gehirne wurden in einer 30%igen Saccharose Lösung in 0,1 M PB für



eine Nacht im Kühlschrank inkubiert. Der Zucker dient dabei der Verhinderung der Eiskristallbildung während des Gefrierprozesses.

3.2.2 Schneiden auf dem Kryostaten

Zum Einfrieren der Proben im Gefriermikrotom Leica CM 1850 (Leica Mikrosysteme Vertrieb GmbH) werden die Gehirne in Formen mit dem Gefriermedium Shandon M-1 Embedding Matrix (Thermo Scientific) gelegt und die Schnellgefrierfunktion des Kryostaten aktiviert. Anschließend werden die gefrorenen Präparate aus der Form gelöst und in kaudal-rostraler Ausrichtung mit ein wenig Einbettmedium auf die Gefrierteller aufgefroren. Die gefrorenen Proben werden in den Objekthalter gespannt und bis zum Rückenmark angetrimmt. Alle Gehirne werden bei $-14^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ mit einer Schnittdicke von $25\ \mu\text{m}$ geschnitten und in zwei Serien auf gelatine-beschichtete Objektträger aufgezogen. Bevor die Schnitte gefärbt werden können, werden die Objektträger für mindestens zwei Tage zum Trocknen in einem Objektträgerkasten platziert.

3.2.3 Kresylviolett Färbung

Für die anatomische Beschreibung des Grundelgehirns und die vergleichende Untersuchung der Neuroanatomie der verschiedenen Grundelfamilien wurde bei zehn Arten eine Nissl Färbung mittels Kresylviolett durchgeführt. Kresylviolett ist ein basischer Farbstoff, der in der klassischen Histologie eingesetzt wird, um Nervengewebe anzufärben. Dabei wird die sogenannte Nissl Substanz hervorgehoben. Der basische Farbstoff bindet hierbei an negativ geladene (basophile) Strukturen wie DNA und RNA und färbt diese blau bis violett.

Gefärbt wurden Querschnitte der Arten *Awaous flavus*, *Chlamydogobius eremius*, *Gobioides broussonnetii*, *Mugilogobius sarasinorum*, *Odontobutis obscurus*, *Oxyeleotris marmorata*, *Rhyacichthys aspro*, *Valenciennea muralis* und *Valenciennea puellaris*. Für den Atlas von *Chlamydogobius eremius* wurden bei fünf Gehirnen A und B Serien und bei drei Gehirnen vollständige Serien erstellt. Die ausgewählten Schnitte entstammen aus den vier besten Serien. Für den Atlas von *Gobioides broussonnetii* wurden von vier Gehirnen A und B Serien angefertigt. Aus den drei besten Serien wurden die dargestellten Querschnitte ausgewählt. Von *Awaous flavus*, *Mugilogobius sarasinorum*, *Odontobutis obscurus*, *Rhyacichthys aspro* und *Valenciennea puellaris* wurde von jeweils einem Gehirn eine A und B Serie angefertigt, die für den histologischen Vergleich des Torus longitudinalis und/oder des Dx des



Telencephalons verwendet wurden. Für die weitere vergleichende Histologie wurden von *Oxyeleotris marmorata* und von *Valenciennesa muralis* jeweils A und B Serien von zwei Gehirnen genutzt.

Für die Kresylviolett Färbung werden die auf Objektträger aufgezogenen Schnitte in einer Färbeküvette nach unterstehendem Protokoll gefärbt (Tab. 3.1). Alle Xylolschritte und das Eindecken der Objektträger finden unter dem Abzug statt.

Zum Aufklaren der Schnitte durchlaufen die Präparate zwei Isopropanol und drei Xylol Schritte, bevor sie in einer absteigenden Alkoholreihe rehydriert werden. Als Vorbereitung auf die Färbung werden die Schnitte in destilliertem Wasser inkubiert. Anschließend werden die Gehirnschnitte unter Sicht 5-7 min in der 0,5%igen Kresylviolett Lösung + 0,1 % Triton X-100 gefärbt. Das zugesetzte Triton ist ein nichtionisches Tensid, welches das Eindringen des Farbstoffs durch Aufweichen der Lipiddoppelschicht der Zellmembran erleichtert. Überschüssige Farbe wird durch gründliches Waschen in destilliertem Wasser entfernt. Als Vorbereitung für das Eindecken der Objektträger werden die Schnitte in einer aufsteigenden Alkoholreihe aus Ethanol und Isopropanol dehydriert. Die Entwässerungszeiten werden etwas verkürzt, damit die Schnitte nicht zu stark entfärbt werden. Zur Differenzierung der Färbung werden dem 80%igen Alkohol ca. 10 Tropfen 100%ige Essigsäure zugesetzt. Eine geringe Farbveränderung von violett zu leicht bläulich sollte erkennbar sein. In den Xylolschritten wird das in den Schnitten verbliebene Wasser ausgetauscht, bevor die Objektträger mit einem in Xylol entfetteten Deckgläschen und dem wasserfreien synthetischen Einschlussmedium Roti® Histokitt (Carl Roth) eingedeckt werden. Die Präparate trockneten mehrere Tage im Abzug, bevor sie fotografiert und in Objektträgerkästen gelagert wurden.

**Tabelle 3.1: Färbeprotokoll Kresylviolett**

Tabellarische Auflistung des Färbeprotokolls der Kresylviolett Färbung von histologischen Querschnitten mit Zeitangabe der angewendeten Lösungen.

Zeit	Lösung
5 min	Isopropanol I
5 min	Isopropanol II
5 min	Xylol I
5 min	Xylol II
5 min	Xylol III
5 min	96 % Ethanol
5 min	80 % Ethanol
5 min	70 % Ethanol
5 min	dest. Wasser
5-7 min	0,5 % Kresylviolett + 0,1 % Triton X-100
-	Waschen in dest. Wasser
3 min	70 % Ethanol
30-60 sek	80 % Ethanol + Essigsäure
5 min	96 % Ethanol
5 min	Isopropanol I
5 min	Isopropanol II
5 min	Xylol I
5 min	Xylol II
5 min	Xylol III

3.2.4 Acetylcholinesterase Färbung

Die Acetylcholinesterase (AChE) gehört zu den Enzymen der Gruppe der Cholinesterasen. Dieses Enzym katalysiert die hydrolytische Spaltung des Neurotransmitters Acetylcholin in Cholin und Essigsäure, wobei das Acetat direkt hydrolysiert wird. Im synaptischen Spalt wird durch diese Reaktion die synaptische Übertragung unterbrochen. Vor allem in motorischen Endplatten ist Acetylcholin ein wichtiger Neurotransmitter und das Enzym AChE vorhanden, wodurch Motoneurone AChE positiv sind.

Für diese Enzymfärbung wurden zwei Gehirne von *Valenciennea muralis* für 3 Stunden fixiert und jeweils eine A und B Serie angefertigt, wovon je eine Serie für AChE und die alternierende Serie für Kresylviolett verwendet wurde. Von *Oxyeleotris marmorata* wurden zwei Serien von zwei Individuen mit AChE gefärbt. Die auf gelatine-beschichteten Objektträger aufgezogenen Kryostat Schnitte werden für ca. 15 min in 0,1 M Zitronensäurepuffer + 0,1 % Triton X-100 in Färbeküvetten inkubiert. Anschließend an die Inkubation wird der Puffer durch die Reaktionslösung, bestehend aus 7 ml Zitronensäurepuffer, 0,1 % Triton, 200 µl 0,1 M Kupfersulfat, 400 µl 0,1 M Kaliumhexacyanidoferrat(III) und 2 mg Acetylthiocholin-chlorid



ersetzt. Die Schnitte werden ca. 2-3 Stunden in der Reaktionslösung in Dunkelheit bis zur gewünschten Färbeintensität inkubiert. Eine erfolgreiche Färbung wird durch die rot-braune Farbe des Soma der Motoneurone angezeigt. Die Reaktion wird durch den Austausch der Färbelösung durch den Puffer gestoppt. Im Anschluss findet die Entwässerung der Schnitte in einer aufsteigenden Alkoholreihe (70 %, 80 %, 96 %, Isopropanol I-II und Xylol I-III) vorbereitend für das Eindecken mit Roti Histokitt statt.

3.2.5 Auswertung der histologischen Schnitte

Die fertigen Schnittserien wurden unter einem Zeiss Axio Lab.A1 (Carl Zeiss Mikroskopie GmbH) Mikroskop betrachtet und mit einer 5,31 MP IDS Kamera (Modell: UI-3180CP-C-HQ Rev.2.1) und einem eigenen Fotoprogramm (Prof. Hofmann) fotografiert. Zunächst wurden mit dem 2,5x oder 5x Objektiv Übersichtsbilder der kompletten Serie erstellt, gefolgt von Detailansichten mit den größeren Objektiven (10x, 20x, 40x). Die Bearbeitung der Fotos und die Strichzeichnungen erfolgten mit freizugänglichen Bildbearbeitungsprogrammen (Inkscape 0.91, Gimp).

3.3 „Block Face Imaging“ (BFI)

Das „Block Face Imaging“ ist eine Methode zur Untersuchung von seriellen Gehirnschnitten. Dafür werden die Gehirne als Ganzes gefärbt und in ein hydrophiles Harz auf der Basis von HEMA (2-Hydroxyethylmethacrylat) eingebettet. Als Einbettmedium wird Technovit 7100 (Hereaus Kulzer) verwendet und als Färbelösung Kresylviolett. Die eingebetteten Proben werden auf einem automatisierten Mikrotom geschnitten, dass die Blockoberfläche abfotografiert.

3.3.1 Vorbereitung der Proben

In dieser Promotionsarbeit wurde jeweils ein Individuum aus 65 verschiedenen Grundelarten der vier Familien Eleotridae, Butidae, Oxudercidae und Gobiidae untersucht, sowie 64 Individuen von *E. prochilos*, 15 Individuen von *E. chancei* und 16 Individuen von *E. evelynae*. Nach initialer Fixierung wurden die Gehirne heraus präpariert und für einen weiteren Tag in das gleiche Fixativ überführt, um eine gute Fixierung der ventral gelegenen Strukturen zu erreichen. In Vorbereitung auf die Einbettung wurden die Proben auf dem Schüttler in



destilliertem Wasser für eine Nacht gewässert, damit das Fixativ herausgewaschen wurde. Alle folgenden Schritte des Einbettungsprozesses wurden ebenfalls auf dem Schüttler durchgeführt. Vor der Färbung wurden die Präparate für drei Tage in 70%iges Ethanol überführt.

3.3.2 Färbung und Einbettung

Für die Einbettung in Methacrylat werden die Gehirne, in Abhängigkeit von der Größe, zwischen 3 und 4 Stunden in 0,5%iger Kresylviolettlösung + 0,1 % Triton X-100 inkubiert. Überschüssige Farbe wird in mehreren Waschsritten in destilliertem Wasser entfernt. Die Proben werden dann über Nacht in destilliertem Wasser gelagert. Am darauffolgenden Tag werden die Proben durch eine aufsteigende Alkoholreihe (50 %, 70 %, 80 %, 96 %) entwässert. Jede Konzentration für jeweils 30-45 min, je nach Größe des Präparates. Nach der Hälfte der Zeit wird der Alkohol erneuert. Auf die Entwässerung folgt die Präinfiltration mit einer 1:1 Mischung aus 96 % Ethanol und Technovit 7100 für 3 Stunden, bevor die Gehirne für mindestens 12 Stunden in die Infiltrationslösung (100 ml Technovit 7100 + 1 g Härter I) überführt werden. Am nächsten Tag werden die Proben in einer Lösung aus 15 ml Infiltrationslösung und 1 ml Härter II in Teflon Formen (Histoform S, Heraeus Kulzer) oder Silikonformen eingebettet. Die ausgehärteten Methacrylat Blöcke werden aus den Formen gelöst. Mit dem schnellhärtenden Zwei-Komponenten-Kunststoff Technovit 3040 (2:1 Pulver und Flüssigkeit) auf Basis von Methymethacrylat (MMA) werden die Gehirne in kaudal-rostraler Ausrichtung auf Schrauben aufgeklebt. Zur Stabilisierung der Probe und zur Schonung des Mikrotommessers wird überschüssiges Material mit einer Feile entfernt.

3.3.3 Mikrotom Aufbau und Erstellen der Querschnittserien

3.3.3.1 Aufbau

Die eingebetteten Gehirne wurden auf einem von Prof. Hofmann selbst-gebautem und automatisiertem Mikrotom geschnitten. Der eigens für das „Block Face Imaging“ errichtete Aufbau besteht aus einem Gehäuse, welches die Schrittmotoren für die Blockhalterung beinhaltet, einem fixierten Mikrotom Hartmetall-Messer, einem aufgesetzten Fluoreszenzmikroskop (Hund Wetzlar; Rhodamine Filter Set), verschiedenen Objektiven (x1, x2,5, x5, x10), einer 6,41 MP monochrom Kamera von IDS (Modell: UI-3880CP-C-HQ Rev.2),



einem Computer mit dem Mikrotom Programm (von Prof. Hofmann auf der Basis von Delphi) und einem Staubsauger zum Entfernen der Schnitte. Abb. 3.1 zeigt den vollständigen Originalaufbau des Mikrotoms, inkl. Computer (Abb. 3.1 a) und eine schematische Darstellung des Mikrotoms (Abb. 3.1 b).

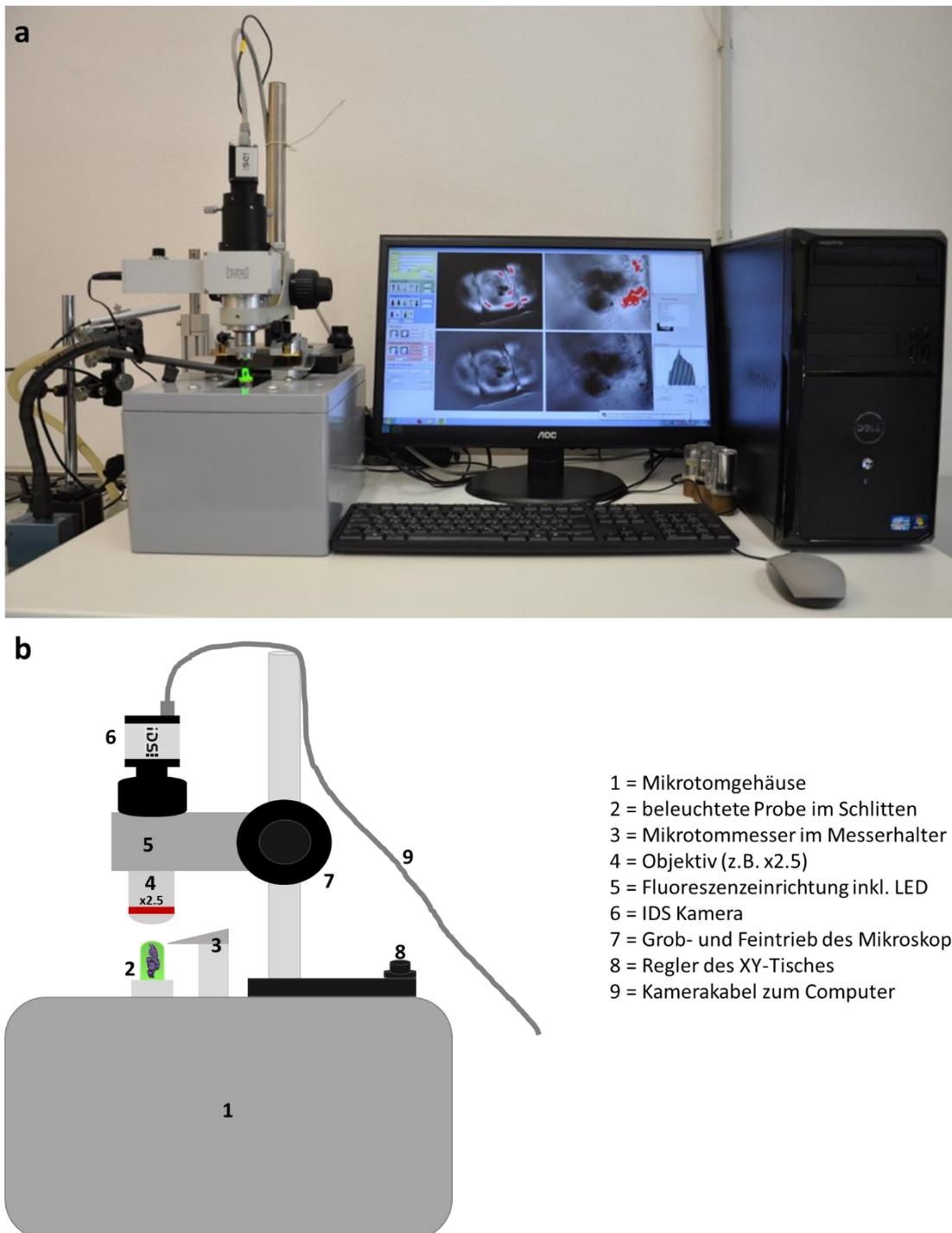


Abbildung 3.1: Der Aufbau des Block Face Imaging Mikrotoms

a) Originalaufbau des automatisierten Mikrotoms mit eingespannter Probe, die auf dem Monitor im Mikrotom Programm dargestellt ist. b) Schematische Zeichnung des Mikrotoms mit Beschriftung der wichtigsten Bestandteile in der Legende.



3.3.3.2 Das Mikrotom Programm

Bei dem Mikrotom Programm (Prof. Hofmann) handelt es sich um ein speziell, auf dieses automatisierte Mikrotom, abgestimmtes Programm zum Bedienen des Geräts. Abb. 3.2 zeigt einen Screenshot des Mikrotom Programms. In das gelbe Feld „Object“ links oben werden alle Daten zum Präparat eingetragen wie ID, Speziesname, schneidende Person, Datum und gewähltes Objektiv. Aus diesen Daten wird ein Ordner angelegt, indem die Bilder gespeichert werden. Die darunter liegenden Masken dienen zur Höheneinstellung des Objektes (grün) und zur Positionierung des Objektschlittens, sowie zur Festlegung der Strecke, die beim Schneiden zurückgelegt wird (blau). Die beiden folgenden Bedienfelder steuern den Schneideprozess. Der blass rosa Kasten „Trimming“ wird zum Antrimmen der Probe genutzt, bis das Rückenmark angeschnitten wird, wobei einmalig oder kontinuierlich geschnitten wird, jedoch ohne ein Foto aufzunehmen. Erst nach Eingabe der Taste des „Cutting and Save Picture“ Feldes (altrosa Kasten) wird automatisch geschnitten und eine Aufnahme gemacht. Die Anzahl der erstellten Fotos, sowie die Anzahl an Schnitten pro Stunde werden ebenfalls dargestellt. Das letzte Bedienfeld „Image Processing“ (blassblau) regelt die Belichtungszeit. Zudem befindet sich rechts ein Histogramm, das eine Hilfestellung bei der richtigen Helligkeitseinstellung darstellt. Zusätzlich hat das Programm die Eigenschaft durch rote (zu hell) oder grüne (zu dunkel) Pixel eine falsche Helligkeitseinstellung anzuzeigen. Die beiden oberen Bilder stellen das unkorrigierte Bild dar, wobei das rechte eine Zoomansicht ist und die unteren Bilder zeigen das bereits korrigierte Bild.

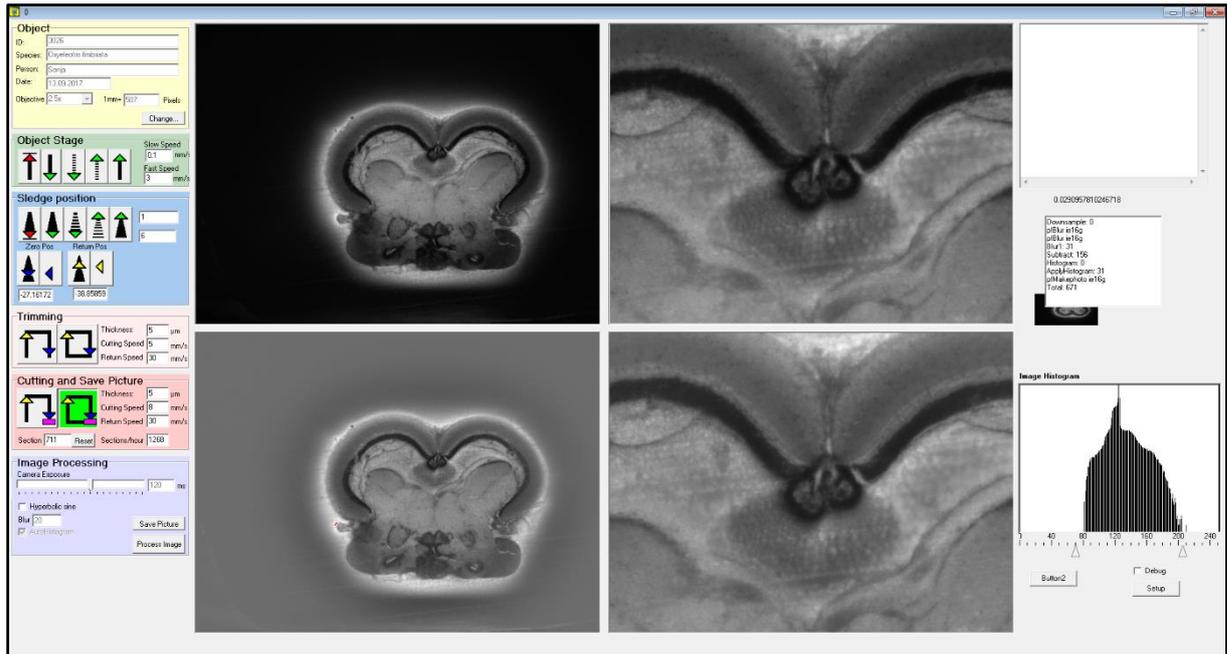


Abbildung 3.2: Darstellung des Mikrotom Programms mit einem Querschnitt von *Oxyleotris fimbriata*

Originalansicht eines Querschnitts von *Oxyleotris fimbriata* im Mikrotom Programm. Der gelbe Kasten beinhaltet die Maske für die Informationen zur Probe. Ausrichtung der Probe erfolgt über die Höheneinstellung des Schlittens (grüner Kasten) und in horizontaler Ebene (blauer Kasten). Die Start- und Stopp-Position des Schlittens wird durch die zweite Reihe des Bedienfeldes des blauen Kastens festgelegt. Beim Schneideprozess kann zwischen dem einmaligen oder kontinuierlichen „Antrimmen“ (blass rosa Kasten) oder „Schneiden und Foto“ (altrosa Kasten) Modus gewählt werden. Ausgewählt (grün hinterlegt) ist der kontinuierlich „Schneiden und Foto“ Modus. Die Regelung der Belichtungszeit wird durch das blass blaue Bedienfeld unten links bedient. Mittig gezeigt sind oben die Originalbilder als Übersichtsbild (links) und Zoomansicht (rechts) und unten die auf Helligkeit und Kontrast korrigierten Bilder. Rechts unten ist das Histogramm für die Helligkeitseinstellung zu sehen.

3.3.3.3 Schneiden mit dem Mikrotom

Zuerst wird die Breite der Probe mittels digitaler Schieblehre vermessen, um das passende Objektiv auszuwählen. Danach wird der Block in das Mikrotom eingespannt und die Daten in das Programm eingegeben. Vor dem Schneiden wird die Höheneinstellung des Objekts, sowie die Start- und Stopp-Position des Objektschlittens festgelegt. Unter eingeschalteter Fluoreszenz wird der „Antrimmprozess“ gestartet, bis das Rückenmark angeschnitten ist. Dann wird das Trimmen gestoppt, das Objekt mittig im Bild positioniert und gegebenenfalls die Kamera gedreht, sodass dorsal oben im Bild ist. Danach wird der Fokus eingestellt und die Helligkeitseinstellungen mittels Helligkeitsregelung der LED, der Belichtungszeit, sowie des Histogramms angepasst. Zuletzt wird der „Schneide und Foto“ Modus ausgewählt um 5 μm dicke serielle Querschnitte des gesamten Gehirns zu erstellen. Nach jedem 5 μm Querschnitt wird die Blockoberfläche ab fotografiert (2 MP Auflösung) und die Fotos in dem angelegten



Ordner auf dem Computer gespeichert. Die originalen Schnitte werden durch einen Staubsauger entfernt. Je nach Länge des Gehirns umfassen die Bilderstapel zwischen 600 und 1.400 Schnitten. Bei einer durchschnittlichen Schneidfrequenz von ca. 1.300-1.500 Schnitten/Stunde beträgt die Schneidezeit pro Probe ca. 45-60 min.

Nach dem Schneiden werden die Bilderstapel kopiert und zur Auswertung in das Programm „AnimalExplorer“ von Prof. Hofmann integriert.

3.3.4 Auswertung der Querschnittsserien

3.3.4.1 Der „AnimalExplorer“

Der „AnimalExplorer“ ist ein vielschichtiges von Prof. Hofmann geschriebenes Programm, das stetig weiterentwickelt wurde. Es stellt nicht nur eine reine Datenbank zur Speicherung der Bilderstapel dar, sondern dient vielmehr der Auswertung und Darstellung dieser. Dabei stellt der Stammbaum der Fische (nach Nelson et al., 2016) die Grundlage für die Organisation der Datensätze dar. Jedoch sind nicht nur die Block Face Imaging Daten dort hinterlegt. Alle digitalisierten histologischen Schnittserien, die Optischen Projektionstomographie-Aufnahmen und die Polarisationsbilder befinden sich ebenfalls in der Datenbank, sowie morphometrische Daten von Fischen.

3.3.4.2 Volumenmessungen und 3D Gehirn Rekonstruktionen

Für die volumetrische Untersuchung der BFI Datensätze wurden neben dem Gesamtgehirnvolumen bis zu 23 weitere Hirngebiete (Tab. 3.1) gemessen. Dabei wurden die Grundeln ausschließlich von mir vermessen, während bei den anderen Datensätzen bereits Messwerte bei einzelnen Gebieten vorhanden waren. Fehlende Messungen wurden ergänzt, sowie bestehende kontrolliert und gegebenenfalls korrigiert. Unter dem Reiter „BFI Vertebrates“ können alle 3D Bilderstapel einzeln aufgerufen und das Volumen der Gehirnstrukturen durch manuelles Markieren der Schnitte gemessen werden. Die 95 Datensätze der *Elacatinus* Spezies werden in dem Programm als eigenes Projekt geführt und sind nicht bei den anderen BFI Datensätzen integriert.

Aufgrund der Vielzahl von Schnitten mit > 1.000 Schnitten pro Gehirn kann nicht jeder Schnitt vermessen werden. In der Regel werden pro Gebiet 20-50 Schnitte markiert. Bei Kerngebieten, die sich über weniger als 20 Schnitte erstrecken, werden alle Schnitte gemessen. Zuerst wird das Gesamtgehirn vermessen, indem der erste und letzte Schnitt durch



Umkreisen der Struktur bestimmt werden. Die Anzahl der zu markierenden Schnitte ergibt sich aus der Zahl der zu überspringenden Bilder, dem sog. „Skip Faktor“. Das Programm errechnet dann auf dieser Basis die Anzahl der Schnitte. Die Grenzen der Hirnareale werden mit einem Polygon umzeichnet und die Fläche berechnet. Das Volumen errechnet sich dann aus der gemessenen Fläche jedes Schnittes multipliziert mit der Distanz zum nächsten markierten Schnitt. Daraus ergibt sich für jedes Hirngebiet ein absolutes Volumen in mm^3 . Nach diesem Verfahren werden alle ausgewählten Gebiete volumetrisch vermessen, dabei wird jedem Areal eine Farbe automatisch zugewiesen, die der farblichen Kennzeichnung in den Bildern und in der 3D Rekonstruktion dient (Abb. 3.3). Auf Basis der Markierungen in dem Bilderstapel werden die 3D Modelle der Gehirne in diesem Programm automatisch generiert. Die Rekonstruktionen können beliebig ausgerichtet werden, sowie gemessene Gebiete ein- bzw. ausgeblendet werden oder transparent gemacht werden, um innerliegende Strukturen sichtbar zu machen. Auf diese Weise können verschiedene Gehirne oder Kerngebiete nicht nur volumetrisch miteinander verglichen werden, sondern auch morphologisch.

Tabelle 3.2: Gemessene Hirngebiete in den BFI Datensätzen

Tabellarische Auflistung der 23 gemessenen Hirngebiete in den BFI Datensätze der verschiedenen Projekte in alphabetischer Sortierung.

Abkürzung	Hirngebiet
CC	Crista cerebellaris
CM	Corpus mamillare
Cor	Corpus cerebelli
DI	Area dorsalis telencephali, zona lateralis
Dm	Area dorsalis telencephali, zona medialis
Dp	Area dorsalis telencephali, zona posterior
Dx	neues Areal im dorsalen Telencephalon
Dy	neues Areal im dorsalen Telencephalon
FL	Facialis Lobus
Hab	Habenula
IL	Inferiorer Lobus
NG	Nucleus glomerulosus
NPT	Nucleus posterior tuberculum
OB	Bulbus olfactorius
PTd	Nucleus dorsalis posterior thalami
SGus	Sekundärer gustatorischer Nukleus
Tel	Telencephalon
TL	Torus longitudinalis
TLat	Torus lateralis
TO	Tectum opticum
TS	Torus semicircularis
Val	Valvula cerebelli
VL	Vagus Lobus

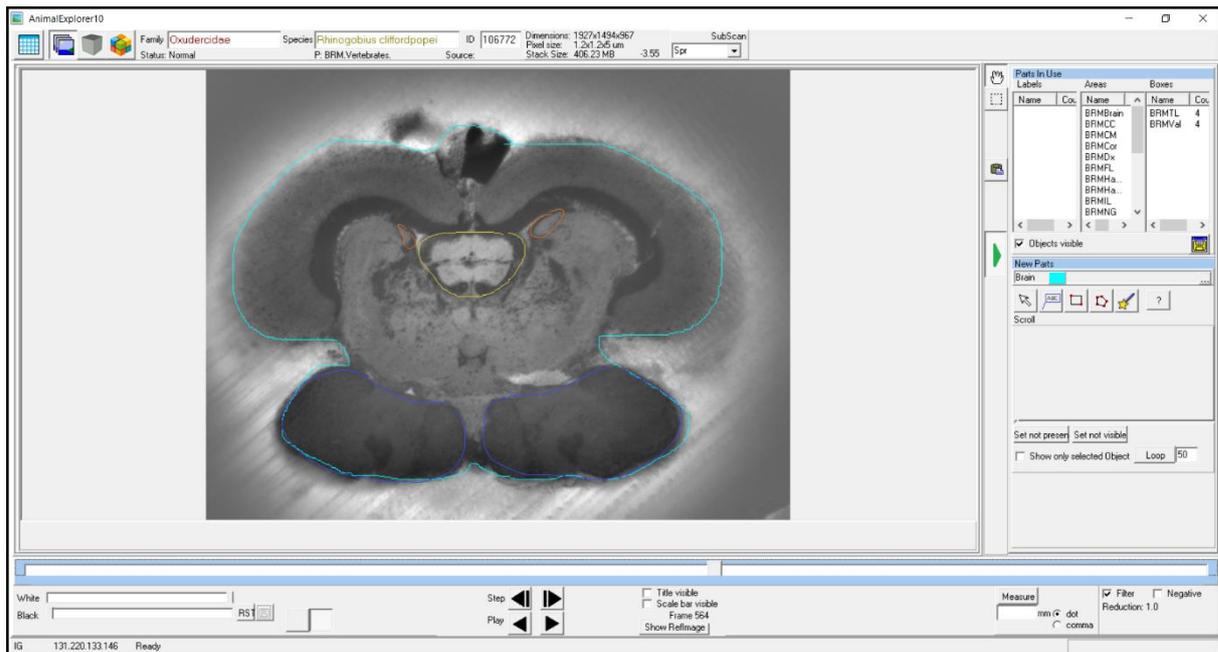


Abbildung 3.3: Das Zeichenfenster des Programms „AnimalExplorer“ mit einem markierten Querschnitt von *Rhinogobius cliffordpopei*

Beispielhafte Darstellung des Zeichenfensters des „AnimalExplorers“ anhand eines markierten Querschnitts von *Rhinogobius cliffordpopei*. Oben befinden sich die Reiter für die Liste mit allen Datensätzen, dem Bilderstapel, dem 3D Bilderstapel und der 3D Rekonstruktion der Oberfläche (von links nach rechts), sowie der Speziesname und Informationen zur Bildauflösung. Rechts sind die Werkzeuge zur Markierung der Hirngebiete darstellt. Allen untersuchten Hirngebieten sind dabei definierte Farben zugeordnet. Unten links befinden sich die Helligkeitseinstellungen und mittig die Navigationsmöglichkeiten durch den Bilderstapel.

3.3.4.3 VRT-Matrix

Aufgrund der Größenunterschiede bei Fischen und derer Hirnareale müssen diese Daten auf eine Weise analysiert werden, die jeglichen Einfluss von Körper- oder Hirngröße beseitigt. Daher werden die Volumendaten mit der neu entwickelten Methode der VRT-Matrix („Volume Ratio Transformation“) (Hofmann, 2020) ausgewertet, die im AnimalExplorer integriert ist. Vorteil dieser Methode ist es die relativen Volumenwerte der Hirngebiete ohne jeglichen Skalierungsfaktor zu vergleichen. Dazu wird eine Verhältnismatrix erstellt, indem das Volumen jedes Hirngebietes durch die Volumina aller anderer Areale geteilt wird. Diese Verhältnisse der Gehirngebiete werden dann in einer Matrix dargestellt. Die Werte der Matrix werden anschließend immer \log_{10} transformiert, um sie symmetrisch um Null zu machen. Ein Wert von 0,3 bedeutet, dass der Nenner doppelt so groß ist und ein Wert von -0,3 bedeutet, dass der Nenner halb so groß ist. Positive Werte werden in Abhängigkeit von der Größe der Werte in verschiedenen abstuften Rottönen dargestellt. Hohe Werte sind dunkelrot



dargestellt und niedrige Werte blass rot. Negative Werte sind dementsprechend in verschiedenen Blautönen abgebildet.

Diese Methode kann angewendet werden um gruppenweise Vergleiche zu erstellen. Gruppen können dabei neben Spezies, Familien oder Ordnungen auch ökologische Gruppierungen sein. Es können aber auch alle untersuchten Actinopterygii Arten sein, woraus sich eine Matrix für ein „Mittelwert Actinopterygii Gehirn“ ergibt. Bei jedem Vergleich wird für jedes Individuum einer Gruppe eine individuelle Matrix erstellt in der alle Hirnareale untereinander verglichen werden. Aus allen Matrizen der Mitglieder einer Gruppe wird dann der Mittelwert für die jeweilige Gruppe berechnet. Die Matrizen der beiden Gruppen werden anschließend subtrahiert und die Differenzmatrix angezeigt. Dabei ist die mittlere Diagonale der Matrix immer Null, da dort dieselben Gebiete miteinander verglichen werden. Zudem ist die Matrix redundant, sodass die Werte unterhalb Diagonalen die gespiegelten Verhältnisse mit umgekehrten Vorzeichen sind.

Aus der Matrix können zusätzlich Säulendiagramme erstellt werden. Aufgrund eines vereinfachten Vergleichs der *Elacatinus* Gruppen werden bei der Analyse der *Elacatinus* Arten Säulendiagramme anstatt der Matrizen abgebildet. Dazu werden alle Werte einer Spalte, die ein Hirngebiet repräsentiert, addiert, der Mittelwert berechnet und als Säule im Diagramm aufgetragen.

Weiterhin können auch statistische Tests auf die Matrix angewendet und p-Werte für die einzelnen Verhältnisse der Hirngebiete in der Matrix berechnet werden. Bei den *Elacatinus* Grundeln werden mittels t-Test und einer anschließenden Bonferroni-Korrektur die Verhältnisunterschiede der Gebiete auf Signifikanz überprüft. Die Bonferroni-Korrektur wird aufgrund der großen Datenmenge durchgeführt. Als Signifikanzniveau des t-Test wird $\alpha = 0,05$ und beim Bonferroni korrigierten Wert $\alpha = 0,00025$ angenommen. Diese statischen Verfahren sind im AnimalExplorer eingebunden.

3.3.4.4 Hauptkomponentenanalyse

Zur weiteren Analyse der Volumenmesswerte aus den BFI Datensätzen zur Gehirndiversität der Grundeln, sowie des *Elacatinus* Projektes wurde eine Hauptkomponentenanalyse (engl. principal component analysis = PCA) mit dem frei erhältlichen Programm Past 3.18 durchgeführt. Aufgrund von nicht messbaren Werten für die drei Arten *Trimma tevegae*, *Coryphopterus personatus* und *Valenciennesa muralis* wurden diese Spezies aus der Analyse



entfernt, sowie das Hirngebiet *Bulbus olfactorius*, bei dem ebenfalls Werte fehlten. In der PCA aller Gobiiformes werden demnach 62 Arten und 17 Hirngebiete analysiert. Bei der Analyse der *Elacatinus* Arten wurden vereinzelte fehlende Messwerte durch den Mittelwert ersetzt und drei Individuen von *E. prochilos* aufgrund zu vieler fehlender Daten aus der PCA entfernt. Auch hier wurde der *Bulbus olfactorius* nicht in die Analyse mit einbezogen. Somit werden 92 *Elacatinus* Datensätze mit jeweils 21 Gehirngebieten in der Hauptkomponentenanalyse untersucht. Alle Kerngebiete werden in Bezug auf die Gesamtgehirngröße korrigiert und mittels Q-Q-Diagramm (Quantil-Quantil-Diagramm) und Shapiro-Wilk Test auf eine annähernde Normalverteilung untersucht und bewertet. Dabei werden die Datensätze der *Elacatinus* Arten einzeln getestet. Anschließend werden die Daten zuerst um den Mittelwert zentriert und dann standardisiert. Die Zentrierung erfolgt durch die Formel $x' = x - \bar{x}$, dabei entspricht x dem Originalwert und \bar{x} dem Mittelwert. Danach werden die zentrierten Werte auf die Standardabweichung S bezogen. Für jedes Gebiet wird S berechnet und die zentrierten Werte werden durch die Standardabweichung geteilt: $z' = \frac{x - \bar{x}}{S}$. Die so standardisierten Daten werden in das Programm Past importiert und eine Korrelationsmatrix-PCA durchgeführt. Den vier Familien bzw. *Elacatinus* Arten/Phänotypen wird jeweils eine Farbe und ein Symbol zugeordnet und die Spalten mit den Hirngebieten und die Reihen mit den Arten benannt. Bei der Auswahl der Anzahl der relevanten Hauptkomponenten (PC = engl. principal component) dienen der Scree-Test und das Kaiser-Kriterium (Eigenwerte > 1) als Grundlage.

3.3.4.5 Korrelationen

Zur Untersuchung der Zusammenhänge der Strukturen innerhalb der Gehirne der Gobiiformes werden alle Areale miteinander verglichen. Mithilfe der integrierten Statistik Funktion des AnimalExplorers wird der Korrelationskoeffizient nach Pearson (r), sowie der p-Wert der Korrelation für alle Kombinationen bestimmt. Das Signifikanzniveau ist $\alpha = 0,05$. Die positiven und negativen Korrelationen der Hirngebiete werden graphisch als Pfeile in einer Lateralansicht eines Grundelgehirns dargestellt. Positive Korrelationen werden rot und negative Korrelationen blau dargestellt. Dabei wird die Intensität der Korrelation von schwach ($< 0,3$) über mittel ($> 0,3 - < 0,5$) zu stark ($> 0,5$) eingestuft. Die Strichstärke der Pfeile zeigt dabei die Intensität der Zusammenhänge an.



3.4 Morphometrie und ökologische Faktoren

Neben den BFI Serien und der histologischen Sammlung enthält der AnimalExplorer von allen untersuchten Fischarten Körpermorphologiedaten. Diese Werte sind nicht im Rahmen dieser Promotionsarbeit eigenständig erfasst worden, sondern wurden zur Verwendung bereitgestellt. Zu den untersuchten Morphometriedaten zählen die Gesamtkörperfläche, Kopffläche, Augenfläche und alle sichtbaren Flossenflächen. Anhand von gezeichneten Lateralansichten des Habitus der Arten, die zur wissenschaftlichen Dokumentation dienen, wurden die Körperteile markiert und als Polygondaten gespeichert. Mittels der Daten der Polygone werden folgende Werte berechnet: Körperhöhe (Verhältnis von Körperhöhe und Körperlänge; KH), Schwanzflossen Größe (Verhältnis von Schwanzflossenfläche und Körperfläche), Beginn der Rückenflosse (Distanz vom Beginn der Rückenflosse von der Spitze geteilt durch die Körperlänge; BR), Augengröße (Verhältnis von sichtbarer Augenfläche und Kopffläche; AD). Zudem wird die Form der Schwanzflosse erfasst. Berechnet wird diese aus den Messwerten der Gesamtlänge, Standardlänge und die Länge der Flossengabelung. Die Standardlänge (SL) wird von beiden Messwerten subtrahiert und ein Verhältnis berechnet. Sind Gesamtlänge und Länge der Flossengabelung gleich, ist das Verhältnis 1, was bedeutet, dass die Schwanzflosse vertikal gerade ist. Ein Wert über 1 zeigt eine runde Schwanzflosse an und ein Wert unter 1 deutet auf eine Gabelung der Schwanzflosse hin. Bei Körpermorphologiedaten, die als lineare Werte in der VRT-Matrix verwendet werden, werden Individuen als „groß“ oder „klein“ einsortiert, je nachdem, ob deren individueller Wert oberhalb oder unterhalb des Medians liegt. Die erhobenen und verwendeten morphometrischen Parameter sind in einer Zeichnung einer Grundel in Abb. 3.4 abgebildet. Die meisten Zeichnungen stammen von FAO Publikationen (Food and Agriculture Organization of the United States) und von Fishbase (Froese und Pauly, 2020). Informationen über das Vorhandensein oder Fehlen einer Schwimmblase gehen auf McCune und Carlson (2004) und Nelson et al. (2016) zurück. Die Einordnung in Salz- oder Süßwasser Habitat erfolgt nach den Informationen von Fishbase (Froese & Pauly, 2020).

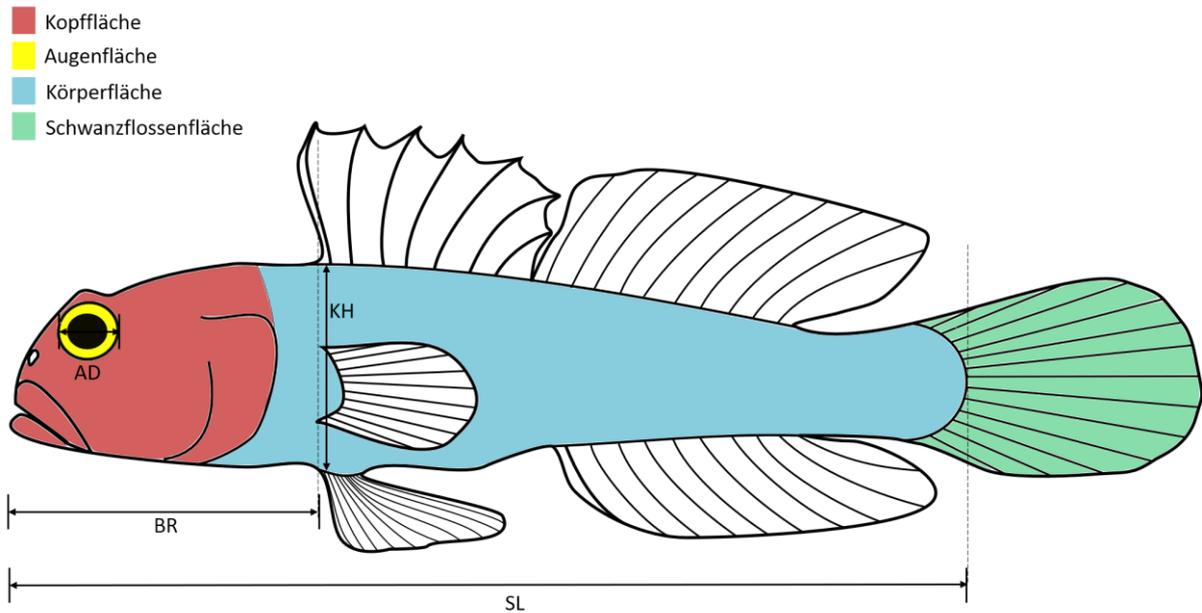


Abbildung 3.4: Morphometrische Messwerte zur Erfassung der Ökotypen

Zeichnerische Darstellung der Lateralansicht einer Grundel mit den morphometrischen Messwerten: Standardlänge (SL), Beginn der Rückenflosse (BR), Augendurchmesser (AD) und Körperhöhe (KH). Berechnete Flächen sind farblich hinterlegt: Kopffläche (rot), Augenfläche (gelb), Körperfläche (blau) und Schwanzflossenfläche (grün).

3.5 Optische Projektionstomographie (OPT)

Das mit 5 % Glutaraldehyd fixierte Gehirn von *Valenciennea strigata* für die OPT wird nach dem Herauspräparieren von Hirnhäuten unter dest. Wasser gesäubert und über Nacht gewässert. Anschließend wird die Probe in Aluminium-U-Profilen in 1,5 % Agarose (in dest. Wasser + 0,02 % Natriumazid) auf einem Peltier Element bei ca. 45°C eingebettet und zum Aushärten in den Kühlschrank gestellt. Der Agaroseblock wird zugeschnitten und für 30 min in dest. Wasser gelegt und auf den Schüttler gestellt. Danach erfolgt die Entwässerung mittels verschiedener Methanol Schritte für jeweils 1,5 Stunden (50, 70, 100 %). Der zweite 100 % Schritt verläuft über Nacht. Am nächsten Morgen wird der Alkohol erneut ausgetauscht und nach 1,5 Stunden in BABB (1:2 Benzylalkohol und Benzoesäurebenzylester) für eine Nacht überführt. Das BABB dient dem Aufklaren der Probe. Die Probe kann dann mit Sekundenkleber auf den Halter für den von Prof. Hofmann gebauten Optischen Projektionstomographen aufgeklebt und in eine Küvette mit BABB getaucht werden. Bedient wird dieses Gerät durch ein eigens von Prof. Hofmann geschriebenes Programm. Das Gehirn wird dann mit einem telezentrischen Zoomobjektiv und einer 5,31 MP IDS Kamera (Modell: UI-3180CP-C-HQ Rev.2.1) mit Durchlicht vor einem weißen Hintergrund eingescannt. Die Auflösung der Fotos beträgt 4,8 $\mu\text{m}/\text{px}$. Beim Scanvorgang wird das Objekt um 360° rotiert und alle 0,45° wird ein



Foto aufgenommen. Der Datensatz umfasst somit 800 Einzelbilder. Dieser Bilderstapel wird dann mittels der Software NRecon von Bruker rekonstruiert.

Der fertig rekonstruierte Datensatz wird danach in den AnimalExplorer importiert. Die Darstellung des Gehirns im AnimalExplorer erfolgt mittels der Projektionsmethode Alpha Blending (Abb. 3.5). Dabei kann das Gehirn in jede beliebige Richtung gedreht werden und es können verschiedene Einstellungen wie Helligkeit oder Tiefe, sowie verschiedene Ansichten eingestellt werden. Zudem besteht die Möglichkeit der virtuellen Präparation, sodass z. B. der umgebene Agaroseblock entfernt, bzw. einzelne Abschnitte des Präparats heraus präpariert werden können. Weiterhin können auch vorgegebene Schnittebenen wie die Horizontal-, Querschnitts- und Sagittalebene ausgewählt werden.



Abbildung 3.5: Darstellung der OPT Rekonstruktion des Grundelgehirns im AnimalExplorer

Lateralansicht der OPT Rekonstruktion des Gehirns von *Valencienna strigata* im Alpha Blending. Die Werkzeugleiste unterhalb des Bildes zeigt von links nach rechts das Histogramm zur Helligkeitsregelung, die Projektionsmethode, die wählbaren Ansichten des Objekts, die beiden Boxen für die Einstellung der virtuellen Präparation und die Box für die Erstellung von Messwerten am Objekt.

3.6 Polarisationsmikroskopie

Zur Untersuchung der myelinisierten Fasertrakte im Grundelgehirn wird die Birefringenz (Doppelbrechung) des Myelins genutzt. Die Birefringenz bezeichnet die Fähigkeit die Richtung von polarisiertem Licht zu ändern. Dazu wurde ein mit PFA perfundiertes Gehirn von *Sicyopterus japonicus* in 2 % Agar in dest. Wasser eingebettet und auf einem Vibratom 100 µm dicke Querschnitte angefertigt. Die Schnitte werden mit einem Pinsel direkt auf



unbeschichtete Objektträger aufgebracht und mit 70 % Glycerin eingedeckt. Zur Darstellung der Fasertrakte werden die Objektträger unter einem individuell gefertigten Polarisationsmikroskop betrachtet. Das Mikroskop besteht von unten nach oben aus: einer High Power LED-Lichtquelle, einem Dunkelfeldkondensator, einem durch einen Schrittmotor drehbaren linearen Polfilter (Polarisator/Primärfilter), einem 360° drehbaren XY-Rotationstisch, einem weiteren drehbaren linearen Polfilter (Analysator/Sekundärfilter), einem Zoomobjektiv (0,7x–4,5x Vergrößerung), und einer 6,41 MP Kamera von IDS (Modell: UI-3880CP-C-HQ Rev.2). Der schematische Aufbau des Polarisationsmikroskops ist in Abb. 3.6 dargestellt.

Die Filterwinkel können durch einen Schrittmotor gesteuert werden. Beide Filter werden durch einen, an den Computer angeschlossenen, Arduino Mega Prozessor kontrolliert, der ein von Prof. Hofmann selbst-geschriebenes Programm zur Synchronisation der Filterbewegungen und der Bildaufnahme steuert. Zuerst werden die Filter in eine 90° gekreuzte Konfiguration gebracht, um das polarisierte Licht vollständig zu blockieren. In dieser „Nullposition“ wird ein Bild aufgenommen. Als nächstes werden die Filter um 30° gedreht und ein weiteres Bild aufgenommen. Bei 60° wird ein drittes Bild gemacht. Alle drei Bilder werden dann in den RGB-Farbraum eines Farbbildes übertragen. Die Zusammensetzung des Pol-Bildes aus den drei Einzelbildern des jeweiligen Schnittes erfolgt automatisch durch das Programm durch die zuvor konfigurierten Schrittmotoren. Ein manuelles Erstellen der Bilder ist nicht notwendig. Alle Aufnahmen werden in einem angelegten Ordner gespeichert. Das Präparat kann mittels des drehbaren XY-Positioniertisches in dorsal-ventraler Orientierung ausgerichtet werden, um unterschiedliche Farbverläufe bei derselben Faser durch unterschiedliche Positionierung des Objektes im polarisierten Licht zu verhindern. Anschließend werden die Aufnahmen aller Schnitte als Bilderstapel in das Programm ImageJ importiert, die Fotos invertiert und die Helligkeit und der Kontrast angepasst.

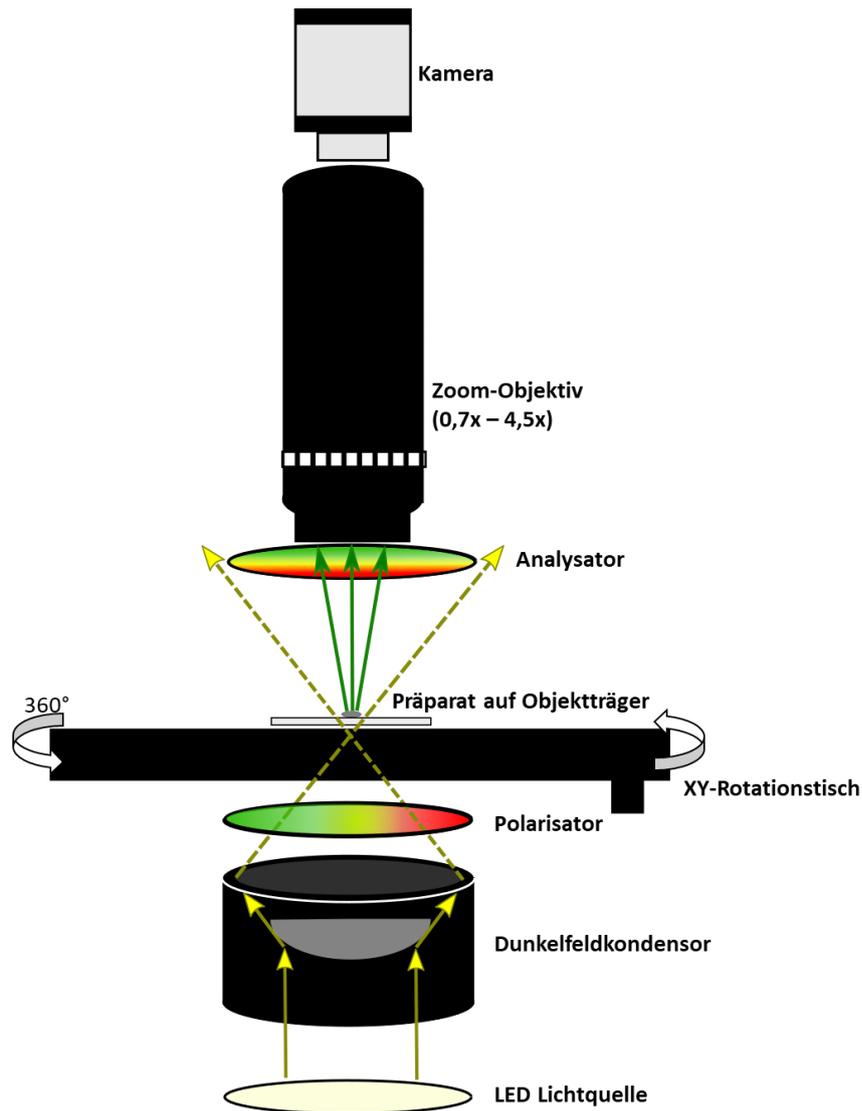


Abbildung 3.6: Schematische Darstellung des Polarisationsmikroskops

Schematische Abbildung des Polarisationsmikroskops stellt die wichtigsten Bestandteile dar. Das Licht aus der untenliegenden LED-Lichtquelle passiert den Dunkelfeldkondensor, indem die Strahlen über eine konvexe Spiegelfläche nach außen reflektiert werden, wo sie auf eine konkave Spiegelfläche treffen. Diese lenkt die Strahlen durch den ersten Polfilter (Polarisator) in Richtung des Präparats. Das Präparat befindet sich auf einem 360° XY-Rotationstisch. Durch das Präparat nicht abgelenkte Strahlen gehen am Objektiv vorbei. Bei dem verwendeten Objektiv handelt es sich um ein Zoomobjektiv mit einer Vergrößerung von 0,7x – 4,5x. Zwischen Präparat und Objektiv befindet sich der um 90° gedrehte zweite Polfilter (Analysator). Die Schrittmotoren zur Steuerung der Polfilter sind in der schematischen Zeichnung nicht dargestellt.



4. Ergebnisse

Kapitel 4.1: Histologische Beschreibung des Grundelgehirns

4.1.1 Kresylviolett Atlas des Gehirns von *Chlamydogobius eremius*

Der folgende topologische Atlas (Abb. 4.1 - Abb. 4.15) beschreibt die Anatomie des Gehirns der Australischen Wüstengrundel (*Chlamydogobius eremius*). In Abb. 4.1 ist die externe Morphologie des Gehirns in Lateral- (Abb. 4.1 a) und Dorsalansicht (Abb. 4.1 b) als Zeichnung dargestellt. Das Gehirn von *C. eremius* weist keine sensorischen Spezialisierungen auf, die sich in den äußerlich sichtbaren primären Zentren Bulbus olfactorius (BO), Tectum opticum (TO), Crista cerebellaris (CC) oder Vagus Lobus (LX) widerspiegeln. Die dominierenden dorsalen Strukturen im Gehirn von *C. eremius* sind das Telencephalon und das Tectum opticum. Das Cerebellum wiederum ist relativ klein. In der ventralen Region befindet sich der gut ausgeprägte Inferiore Lobus des Hypothalamus (LIH) und die Hypophyse (H), die Hirnanhangsdrüse. An das Cerebellum schließt die Medulla oblongata an, die nur wenig Ausformungen im dorsalen Bereich zeigt, da die Gebiete Crista cerebellaris und Vagus Lobus gering ausgeprägt sind.

Die Histologie der Gehirnabschnitte wurde an 25 µm Querschnitten mittels einer Nissl-Färbung untersucht. Als Farbstoff wurde hier Kresylviolett verwendet. Mittels dieser Färbung können die Kerngebiete des Gehirns dargestellt werden. Größere myelinisierte Fasertrakte können ebenfalls abgebildet werden.

In den folgenden Abb. 4.2 - Abb. 4.15 sind jeweils auf der linken Seite der histologische Schnitt und auf der rechten Seite die korrespondierende Strichzeichnung mit den eingezeichneten und beschrifteten Hirngebieten dargestellt. Vertikale Linien in der Zeichnung der Lateralansicht unten rechts repräsentieren die Ebene der jeweiligen Querschnitte. Die Identifikation der Hirnareale erfolgte mittels der Literatur (Anken & Rahmann, 1994; Wullimann et al., 1996). Für eine einheitliche Nomenklatur wurden die Nuklei mit lateinischen Fachbegriffen benannt. Die Abkürzungen orientieren sich ebenfalls mit wenigen Ausnahmen an den lateinischen Begriffen.

Die Anatomie des Gehirns von *C. eremius* wird von rostral nach kaudal in der Sequenz Telencephalon, Diencephalon, Mesencephalon und Rhombencephalon beschrieben. Dabei umfasst das Rhombencephalon die Gehirnabschnitte Myelencephalon und Metencephalon,



da, mit Ausnahme des Cerebellums, keine eindeutige Abgrenzung zwischen diesen beiden Abschnitten getroffen werden kann (Wullimann et al., 1996).

4.1.1.1 Telencephalon

In den Abb. 4.2 - Abb. 4.6 a sind Querschnitte durch den Bulbus olfactorius und das Telencephalon abgebildet. Das Telencephalon umfasst neben der Area dorsalis telencephali (D) und Area ventralis telencephali (V) den Bulbus olfactorius (BO), sowie den Ventriculus telencephali (VTel). Sensorischen Input erhält der BO vom Nervus olfactorius (I), der das Nasenepithel innerviert.

Bulbus olfactorius

Der Bulbus olfactorius (BO) ist die paarige Struktur angrenzend an das rostrale Telencephalon (Abb. 4.2 b). Er besteht aus den vier verschiedenen Schichten: primäre olfaktorische Faserschicht (nur im rostro-ventralen BO), der glomerulären Schicht (SGL), der externen zellulären Schicht (SCE) zu der die Mitralzellen gehören und der inneren zellulären Schicht (SCI) (Abb. 4.2 a). Sekundäre olfaktorische Informationen werden über den medialen und lateralen olfaktorischen Trakt (tol) transportiert.

Area dorsalis telencephali

Die Areale des dorsalen Telencephalons werden nach ihrer Topologie benannt. Querschnitte durch die dorsale Region des Telencephalons sind in den Abb. 4.2 b - Abb. 4.6 a dargestellt. Die Area dorsalis besteht aus der Area dorsalis zona medialis dorsalis (Dmd), zona medialis ventralis (Dmv), zona dorsalis (Dd), zona lateralis (DI), zona posterior (Dp) und zona centralis (Dc). Jedoch gibt es große Unterschiede in der Histologie dieser Gebiete bei verschiedenen Arten, wodurch eine Identifizierung oftmals nur anhand von Markern möglich ist. Im Bereich des BO lässt sich das dorsale Telencephalon nicht differenzieren, weswegen der Bereich nur als dorsale Region (D) bezeichnet wurde (Abb. 4.2 b). Der DI bildet eine laterale Rinde, die von rostral nach kaudal verfolgt werden kann (Abb. 4.3 a - Abb.4.6 a). Vom rostralen Ende des Telencephalons bis zum kaudalen Ende nimmt die Breite des DI zu. Der Querschnitt durch die Mitte des Telencephalons zeigt neben dem DI, das rostrale Ende des Dmd und Dmv, sowie Kerne des ventralen Telencephalons (Abb. 4.3 b). Die darauffolgenden Abb. 4.4 a - Abb. 4.6 a repräsentieren Ebenen durch das kaudale Telencephalon. Dabei stellt die Abb. 4.4 die Ebene der anterioren Kommissur (Ca) dar. Im posterioren Telencephalon bilden die beiden Areale Dmd und Dmv die angrenzenden Areale an den telencephalen Ventrikel. Der dorsale Bereich



der Area dorsalis wird einerseits vom relativ kleinen Dd und andererseits von einer Grundel-spezifischen Struktur gebildet (Abb. 4.4 - Abb. 4.6 a). Grundeln zeigen im dorsalen posterioren Telencephalon eine histologische Abweichung auf. Diese aus verschiedenen Zellschichten bestehende Struktur wird in dieser Arbeit als Dx bezeichnet. Das anteriore Ende des Dx befindet sich auf Höhe der anterioren Kommissur (Abb. 4.4 a) und das posteriore Ende in der Ebene des Nucleus entopeduncularis (NE) (Abb. 4.6 a). Die typische Laminierung des Dx ist in Abb. 4.5 a erkennbar. Der Dx grenzt lateral an den Dl an und medial an den Dd. Ventral des Dx liegt der Dc. Innerhalb des Dc fallen verschiedene Zellpopulationen unterschiedlicher Zellgröße auf. Die ventrale Grenze des Dc ist unklar und wurde daher nicht eingezeichnet (Abb. 4.4 - Abb. 4.5). Im kaudalen Telencephalon befindet sich dorso-lateral des NE der Dp, der olfaktorische Informationen des BO erhält (Abb. 4.5 b - Abb. 4.6 a).

Area ventralis telencephali

Das ventrale Telencephalon besteht aus den periventrikulären Nuklei: Area ventralis telencephali, nucleus dorsalis (Vd), nucleus ventralis (Vv), nucleus supracommissuralis (Vs) und nucleus postcommissuralis (Vp). Der Vd und der Vv liegen rostral zur anterioren Kommissur (Abb. 4.3 b - Abb. 4.4 a). An den Vd grenzt kaudal der Vs an (Abb. 4.4 b), der wiederum fortlaufend in den Vp übergeht (Abb. 4.5 a). Zudem beinhaltet die Area ventralis auch ausgewanderte Kerne, zu denen der Nucleus entopeduncularis (NE), der Nucleus lateralis (Vl) und Nucleus centralis (Vc) gehören. Letzterer liegt unmittelbar lateral zum Vd (Abb. 4.4 a). Im Gegensatz dazu ist der Vl in die Peripherie der Area ventralis gewandert (Abb. 4.3 b - Abb. 4.4). Der Nucleus entopeduncularis liegt im kaudalen Telencephalon an der medio-ventralen Grenze des Dp (Abb. 4.5 b - Abb. 4.6 a).

Zu den in der Kresylviolett Färbung dargestellten Trakten und Kommissuren des Telencephalons gehört neben der anterioren Kommissur (Abb. 4.4), der Fasciculus lateralis telencephali (flt) (Abb. 4.4 b), der Fasciculus medialis telencephali (fmt) (Abb. 4.6 a), der Tractus olfactorius lateralis (tol) (Abb. 4.5 b), sowie der Tractus opticus (to) (Abb. 4.4 - Abb. 4.6 a). In der Ebene der anterioren Kommissur befindet sich der flt. Er verläuft medial des Dl und lateral des Vl in Richtung dorsal, wo er sich in zwei Äste aufspaltet. Einer verläuft weiter medial in Richtung des Dm und der zweite Ast weiter lateral durch den Dc (Abb. 4.4 b). Auf Höhe des anterioren NE formt der tol einen massiven Trakt zwischen dem Dp und dem Dl



(Abb. 4.5 b). Der fnt liegt an der Grenze des Dmd und Dp (Abb. 4.6 a). Ventral der Area praeoptica (APo) kreuzt der Tractus opticus.

4.1.1.2 Diencephalon

Das Diencephalon wird aus fünf größeren Untereinheiten gebildet. Von dorsal nach ventral sind die Bestandteile der Epithalamus, dorsale Thalamus, ventrale Thalamus, das posteriore Tuberculum und der Hypothalamus. In dieser Reihenfolge werden die Gebiete auch in diesem Abschnitt beschrieben. Das Diencephalon stellt weiterhin die Eintrittsstelle des Nervus opticus (II) dar. Der Nerv selbst wurde bei der Präparation entfernt und ist nicht dargestellt.

Epithalamus

Der Epithalamus besteht aus dem dorsalen (Had) und ventralen Nukleus der Habenula (Hav), sowie der Epiphyse (E) oder auch Pinealorgan und dem Saccus dorsalis (SD) (Abb. 4.6 b). Dabei ist der dorsale Teil der Habenula deutlich größer als der ventrale Teil. Ein bekannter Fasertrakt der zur Habenula führt ist der Fasciculus retroflexus (fr). Verbunden sind die beiden habenulären Kerne durch die Commissura habenularum (Chab) (Abb. 4.6 b). Die Epiphyse ist eine endokrine Drüse und ein lichtsensitives Organ und der Saccus dorsalis ist eine Ausformung der Tela chorioidea.

Thalamus

Der Thalamus teilt sich in einen dorsalen und einen ventralen Bereich. Unterhalb des kaudalen Teils der ventralen Habenula entspringt der dorsale Thalamus. Er besteht aus drei verschiedenen Kernen, dem anterioren Nukleus (A), dem dorsalen posterioren thalamischen Nukleus (DP) und dem centralen posterioren thalamischen Nukleus (CP) (Abb. 4.6 b - Abb. 4.8 a). Der anteriore Nukleus stellt einen diffusen länglichen Kern ventral der Habenula dar (Abb. 4.6 b). Ventral der posterioren Kommissur befindet sich der horizontal ausgerichtete DP (Abb. 4.7 b - Abb. 4.8 a). Den größten Kern des dorsalen Thalamus stellt der CP dar, der ventral des DP liegt (Abb. 4.7 b - Abb. 4.8 a). Nur der kaudale Teil des ventralen Thalamus liegt ventral des dorsalen Thalamus, während der rostrale Bereich des ventralen Thalamus unmittelbar unterhalb des rostralen Bereichs der ventralen Habenula liegt. Der ventrale Thalamus besteht ebenfalls aus drei Nuklei, dem intermediären, ventromedialen (VM) und ventrolateralen (VL) Nukleus (Abb. 4.6 b - Abb. 4.7 a). In der Grundel konnte der intermediäre Nukleus jedoch nicht identifiziert werden.



Posterior Tuberculum

Diese Untereinheit besteht aus zwei periventriculären Nuklei, dem Nucleus periventricularis tuberculi posterioris (NPTp) (Abb. 4.7 - Abb. 4.8 a) und dem Nucleus posterior tuberculum (NPT) (Abb. 4.9), die sich zwischen dem ventralen Thalamus und dem Hypothalamus befinden. Ventro-lateral des Nucleus posterior tuberculum befindet sich das Corpus mamillare (CM) (Abb. 4.9 a), dessen Histologie von der des Zebrafisches abweicht. Bei höheren Teleostiern besteht dieser aus einer Zellschicht, die ein Neuropil umgibt. Der praeglomeruläre Komplex, bestehend aus mehreren Nuklei und gehört zu den migrierten Kernen des posterioren Tuberculums. Bei *C. eremius* konnten drei Kerne identifiziert werden, der anteriore (PGa), mediale praeglomeruläre Nucleus (PGm) und der tertiäre gustatorische Nucleus (NGT) (Abb. 4.6 b – Abb. 4.8). Die eindeutige Benennung dieser Gebiete im Grundelgehirn gestaltet sich schwierig, da die Organisation dieser Region und des Hypothalamus zwischen Cypriniden und Gobiiden unterschiedlich ist. In Kapitel 4.3.3 wird der praeglomeruläre Komplex separat behandelt.

Hypothalamus

Die am meisten ventral gelegene und größte diencephale Struktur ist der Hypothalamus, welcher mit der Hypophyse (H) verbunden ist. Er besteht aus der periventriculären Zone, der tuberalen Region (HT) und den Lobi inferior hypothalami (LIH). Die periventriculäre Zone besteht aus kleinen dicht angeordneten Neuronen entlang des Infundibulums und der Rezesse. Diese Region kann in eine dorsale (Hd) und ventrale Zone (Hv), in Bezug auf den lateralen Rezess (RL), eingeteilt werden (Abb. 4.8 - Abb. 4.9). Weiterhin ist der Saccus vasculosus (SV), der blind-endende Sack des Infundibulums, Bestandteil dieser Zone (Abb. 4.9).

Der tuberale Hypothalamus liegt medio-rostral zu den inferioren hypothalamischen Loben (LIH) und umfasst den Nucleus anterior tuberis (NAT), der sich rostral des Infundibulums befindet (Abb. 4.7 - Abb. 4.8 a). Ein Nucleus lateralis tuberis konnte nicht identifiziert werden. Die Inferioren Loben stellen die großen ventralen Ausformungen des Diencephalons dar, die den Nucleus centralis lobi inferioris hypothalami und den Nucleus diffusus lobi inferioris hypothalami (NDIL) (Abb. 4.8 b - Abb. 4.11) umfassen. Ersterer Kern konnte nicht zweifelsfrei erkannt und beschrieben werden. Die größte Struktur stellt der aus diffus angeordneten Zellen bestehende NDIL dar.



Ein distinkter, im Hypothalamus gelegener, Kern ist der der Nucleus glomerulosus (NG). Dabei soll es sich um einen ausgewanderten Kern des Praetectums handeln, der aufgrund seiner Lage in diesem Abschnitt besprochen wird. Dieser Kern liegt rostro-lateral des NPT und CM und dorsal des NDIL (Abb. 4.8 b). Medial des NG befindet sich der NPGm und lateral der Torus lateralis (TLat). Der NG bildet einen nahezu rundlichen Kern, bestehend aus zahlreichen Glomeruli. Dieser Nukleus spielt eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung von visuellen Projektionen. In der vorliegenden Histologie ist dieses Kerngebiet jedoch nur in den höheren Teleostei vorhanden.

Diencephale Kerne und Regionen: Area praeoptica, Nucleus prethalamicus, Praetectum, Nucleus paracommissuralis

Im ventralen Diencephalon liegt die präoptische Region. Dieses Areal erstreckt sich vom ventralen Telencephalon auf der Ebene der anterioren Kommissur (Abb. 4.4) bis zum Beginn des ventralen Thalamus (Abb. 4.6). Die Area praeoptica (APo) formt eine längliche Region entlang der Mittellinie. Innerhalb der Area praeoptica kann bei der Grundel keine eindeutige Unterscheidung zwischen den verschiedenen Nuklei gemacht werden, daher wird dieses Gebiet nur als präoptisches Areal bezeichnet.

Meader (1934) beschrieb bei *Holocentrus* im rostralen Diencephalon eine bohnen-förmige Struktur, die er als Nucleus prethalamicus bezeichnete. Hagio et al. (2018) und Kawaguchi et al. (2018) beschrieben bei zwei Grundeln ebenfalls einen Nucleus prethalamicus (Pth), der jedoch histologisch und topologisch von der Beschreibung bei *Holocentrus* abweicht. In *C. eremius* konnte die von Hagio et al. (2018) und Kawaguchi et al. (2018) bezeichnete Struktur erkannt und dementsprechend auch gleichermaßen benannt werden (Abb. 4.6 b). Ob der Nucleus prethalamicus der Grundeln dem Prethalamicus des Soldatenfisches (*Holocentrus*) entspricht, ist jedoch nicht geklärt.

Das Praetectum gehört zu einem der variabelsten Regionen der Teleostier, wodurch eine Einteilung zusätzlich erschwert wird (Northcutt & Wullimann, 1988; Wullimann & Meyer, 1990). Bei *C. eremius* konnten drei praetectale Kerne identifiziert werden. Auf Höhe der Habenula liegt der Nucleus praetectalis superficialis, pars parvocellularis (NPsp) ventro-lateral des Tractus opticus dorsomedialis (tod) (Abb. 4.6 b). Der Nucleus corticalis (NC) ist ein schmaler länglicher Kern an der medialen Grenze des Tectums (Abb. 4.7). Er besteht aus größeren Zellen. Ventro-medial des NC liegt ein großer ovaler Nukleus, der aufgrund der



großen Zellen als Nucleus praetectalis superficialis, pars magnocellularis (NPSm) benannt wurde (Abb. 4.7 a).

Eine Struktur in der sogenannten Übergangsregion des dorsalen Diencephalons und Mesencephalons, auch Synencephalon genannt, ist der Nucleus paracommissuralis (NPc). Dieser Kern liegt in Grundeln dorso-lateral der Commissura posterior (Cpos) und lateral des rostralen Endes des Torus longitudinalis (Abb. 4.7). In Kapitel 4.3.4 wird dieser Nukleus genauer betrachtet.

4.1.1.3 Mesencephalon

Bestandteile des Mittelhirns sind das dorsal gelegene multisensorische Tectum opticum (TO), der ventrale Torus semicircularis (TS) und das Tegmentum. Das Tectum opticum oder das Dach des Mittelhirns ist eine große paarige Struktur, die das Mesencephalon dominiert (Abb. 4.7 - Abb. 4.12). Es ist ein stark laminiertes Gebiet, das nicht nur optischen Input erhält, sondern auch von anderen Sinnessystemen wie der Seitenlinie oder Akustik. Aufgebaut ist das optische Tectum aus den folgenden sieben Schichten (von external nach internal): Stratum marginale (SM), Stratum opticum (SO), Stratum fibrosum et griseum superficiale (SFGS), Stratum griseum centrale (SGC), das wiederum in eine innere und eine äußere Schicht unterteilt werden kann, Stratum album centrale (SAC) und Stratum periventriculare (SPV). Das Tectum opticum bedeckt den Ventriculus mesencephali (VMe) und ist latero-ventral mit dem Tegmentum verbunden. Die beiden Tectum Hälften sind medio-dorsal mittels der Commissura tecti (Ctec) (Abb. 4.7 b - Abb. 4.8 a) verbunden und ventral zu dieser durch den paarigen Torus longitudinalis (TL) (Abb. 4.7 b - Abb. 4.8). Dieser zeigt bei Grundeln eine unterschiedliche Histologie auf. Wullimann (1994) beschreibt den Torus longitudinalis als eine längliche, paarige Struktur mit dicht gepackten kleinen granulären Zellen. Bei Grundeln hingegen besteht dieses Kerngebiet aus einer dickeren Zellschicht mit kleinen Zellen, die ein großes Neuropil im Zentrum umgeben. Die Histologie des Torus longitudinalis wird in dem Kapitel 4.3.2 ausführlich beschrieben.

Ein anderes wichtiges Kerngebiet des Mittelhirns ist der TS, der dorsal des Tegmentums liegt und sich in den Ventrikel erstreckt (Abb. 4.8 b - Abb. 11 a). Dieser erhält Seitenlinien Efferenzen der Crista cerebellaris über den Lemniscus lateralis (ll) (Abb. 4.9 - Abb. 4.11), sowie akustischen Input.



Zum Tegmentum gehören auch die motorischen Kerne (NIII) des Nervus oculomotorius (III) (Abb. 4.9) und NIV (Abb. 4.10 a) des Nervus trochlearis (IV). Beide Nerven innervieren verschiedene Augenmuskeln. Die Motoneurone des N. oculomotorius liegen charakteristisch in der dorsalen Region des Tegmentums an der Mittellinie, während der Nerv ventral zwischen dem Tegmentum und Inferioren Lobus eintritt (Abb. 4.9 a). Weitere Kerne des Tegmentums sind der Edinger-Westphal Nucleus (EW) (Abb. 4.9 a), der Nucleus perilemniscularis (NPI) (Abb. 4.10 a) und der Nucleus interpeduncularis (NIn) (Abb. 4.10). Letzterer ist ein unpaares Kerngebiet ventral des Fasciculus longitudinalis medialis an der Mittellinie der beiden Hemisphären.

Ventro-lateral des Tegmentums erstreckt sich der Torus lateralis (TLat), welcher aus diffus angeordneten Zellen besteht (Abb. 4.7 - Abb. 4.8). In *C. eremius* ist dieser moderat ausgeprägt, jedoch gibt es andere Grundeln bei denen der Torus lateralis stark vergrößert ist, worauf in Kapitel 4.3.5 eingegangen wird. Über die Verbindungen ist nicht viel bekannt, jedoch soll er Projektionen vom sekundären gustatorischen Nucleus erhalten (Wullimann, 1988). Wullimann et al. (1996) haben den Torus lateralis jedoch als mögliches Kerngebiet des posterioren Tuberculums beschrieben.

4.1.1.4 Rhombencephalon

Cerebellum

Das Cerebellum besteht aus den drei Teilen vestibulolateralis Lobus (inkl. medialer kaudaler Lobus (LCa) und der paarigen Eminentia granularis (EG)), dem Corpus cerebelli (Cor) und der Valvula cerebelli (Val). Die EG zeigt sich als eine Struktur aus granulären Zellen, lateral des LCa (Abb. 4.12 - Abb. 4.13 a). Der LCa besitzt eine Molekularschicht, die lateral an die EG und medial an granulären und Purkinje Zellen des Corpus cerebelli grenzt (Abb. 4.13 a). Diese beiden Strukturen lassen sich durch die Anordnung der Purkinje Zellen unterscheiden. Das Corpus cerebelli stellt den größten Teil des Cerebellums dar und ist als unpaarer Lobus zu erkennen, der entweder kaudal oder rostral ausgerichtet ist (Abb. 4.11 - Abb. 13 a). Wie bei allen Vertebraten teilt sich das Corpus cerebelli in drei Schichten auf: eine äußere Molekularschicht, eine intermediäre Ganglion Zellschicht, die die Purkinje-Zellen enthält und eine innere kompakte Granulärschicht. Die Valvula cerebelli stellt die rostrale Ausformung des Cerebellums dar. Sie erstreckt sich ventral des rostralen Corpus in den mesencephalen Ventrikel und besteht bei den Grundeln aus einer Einheit (Abb. 4.10 b - Abb.-4.11 a) und nicht



aus verschiedenen, wie z. B. bei den Cypriniden. Ebenso wie das Corpus cerebelli besteht sie aus einer Molekular- und Granulärschicht, sowie Purkinje Zellen. An der ventralen Grenze des Corpus zur Valvula befindet sich die Commissura cerebelli (CCer) (Abb. 4.11 b). Das Cerebellum der Grundeln ist generell eher gering ausgeprägt.

Ein mit dem Cerebellum eng verknüpftes Gebiet ist der Nucleus lateralis valvulae (NLV). Er befindet sich medio-ventral des Torus semicircularis (TS) und lateral der Val (Abb. 4.10 b - Abb. 4.11). Dieses Gebiet besteht gleichfalls wie das Cerebellum aus granulären Zellen.

Primäre sensorische und motorische Nuklei

Die Medulla oblongata (MO) oder auch Hirnstamm, ist das Haupteingangszentrum der Sensorik und Motorik. Hier terminieren die Hirnnerven V-X, sowie die Seitenliniennerven, die jedoch nicht alle dargestellt sind, da sie bei der Präparation entfernt wurden.

Am weitesten rostral der Hirnnerven des Hirnstamms liegt der Nervus trigeminus (V). Dieser transportiert sowohl motorische, als auch sensorische Informationen. Seinen Namen trägt er aufgrund seiner drei Äste. In Abb. 4.12 ist der dorsale motorische Ast des Trigemini (Vmd) auf Höhe des Sekundären gustatorischen Nukleus (NGS) dargestellt. Es gibt zwei getrennte motorische Kerne des Trigemini, den dorsalen motorischen Kern (NVmd) (Abb. 4.12 b - Abb. 4.13 a) und den ventralen motorischen Kern (NVmv) (Abb. 4.12 a). Zusätzlich besitzt der Trigemini fünf sensorische Kerne, die hier nicht identifiziert werden konnten.

Der Nervus abducens (VI) innerviert, wie der Nervus oculomotorius und Nervus trochlearis, die Augenmuskeln und führt somatomotorische Fasern. Ebenfalls wie die anderen beiden Nerven besitzt der Nervus abducens motorische Kerne. Dieser Nucleus abducens (NVI) liegt ventro-lateral der Formatio reticularis (FR) auf der Ebene der efferenten octavolateralen Neurone (EON) (Abb. 4.13 b). Die relativ kleine Motoneurongruppe des Nervus abducens steuert den Augenmuskel Musculus rectus lateralis.

Den 7. Hirnnerv stellt der Nervus facialis (VII) dar, der zum externen Geschmackssystem gehört. Die Eintrittsstelle des Nervs liegt auf Höhe des 8. Hirnnervs und des anterioren Seitenliniennervs. Nach Eintreten ins Gehirn verläuft der Nerv in Richtung des kaudalen Hirnstamms (Abb. 4.13 b - Abb. 4.14 a) und formt an dessen Ende einen distinkten Lobus (Abb. 4.14 b - Abb. 4.15 a). Die Motoneurone des Facialis (NVII) erscheinen als diagonal angeordnete Neurone ventral des Nervus facialis und ventral der Fibrae arcuatae internae (fai) (Abb. 4.14 a), eine an die octavolaterale Region angelehnte Commissur.



Auf Höhe der Cellula Mauthneri (C_{Ma}) tritt der Nervus octavus (VIII) gemeinsam mit dem anterioren Seitenliniennerv (N_{Ila}) in den Hirnstamm ein (Abb. 4.13 a). Der 8. Kranialnerv projiziert zu verschiedenen sensorischen Nuklei: Nucleus octavus anterior (AON), Nucleus octavus magnocellularis (MaON), Nucleus octavus descendens (DON), Nucleus octavus posterior (PON), Nucleus octavolateralis caudalis (CON) und den Nucleus tangentialis (NT). Diese Kerne erstrecken sich vom Beginn des Cerebellums (Abb. 4.13 a) bis zur Ebene des Facialis Lobus (Abb. 4.15 a). Jedoch ist diese Region bei Teleostern schwierig einzuteilen (Wullimann et al., 1996). Die Benennung der Kerne orientierte sich an Tomchik und Lu (2005, 2006), die diese Region bei einer Grundel beschrieben haben. Der PON und CON konnten bei *C. eremius* nicht beschrieben werden. Zu dem octavolateralen System, das auditorischen und Seitenlinien Input erhält, gehört neben den sensorischen Kernen eine Zellgruppe unmittelbar unterhalb der Fibrae arcuatae internae. Diese Zellen werden als efferente octavolaterale Neurone (EON) bezeichnet (Abb. 4.13 b). Auf der gleichen Ebene befinden sich ventral der Formatio reticularis (FR) die relativ kleine Motoneurongruppe des Nervus abducens. Zudem ist diese Region die Eintrittsstelle des posterioren Seitenliniennervs (N_{Ilp}) (Abb. 4. 13 b). Eine weitere Struktur, die mit dem Seitenliniensystem assoziiert ist, ist die Crista cerebellaris (CC), welche aus einer Molekularschicht besteht (Abb- 4.13 – Abb. 4.15 a). Bei Grundeln ist dieses, dorsal des MON liegende Gebiet, gering ausgeprägt.

Der zweite Hirnnerv, der gustatorische Informationen transportiert, ist der Nervus glossopharyngeus (IX). Dieser innerviert den ersten Kiemenbogen. Ein distinkter Lobus des N. glossopharyngeus ist bei Grundeln nicht zu identifizieren, jedoch besitzen sie eine kompakte rundliche Motoneurongruppe (NIX_m) ventral des Facialis Lobus (LVII) (Abb. 4.14 b). Der 10. Kranialnerv ist der Nervus vagi (X), der gustatorische Informationen von den Kiemenbögen erhält, mit Ausnahme des ersten Kiemenbogens. Die Motoneurone des Nervus vagi bilden einen separaten Nukleus (NX_m) ventral des dorsal gelegenen, paarigen Lobus (LX) (Abb. 4.15 b).

Zusätzliche medulläre Kerngebiete

Zum Rhombencephalon gehören zudem Kerne, die sich über weite Strecken des Hirnstamms erstrecken. Dazu gehört eine relativ undifferenzierte Region des ventralen Rhombencephalons, die Formatio reticularis (FR). Diese Formation besteht aus retikulären Zellen mit einem multipolaren Zellkörper und Dendriten, welche in alle Richtungen orientiert



sind. Dabei erstreckt sich dieser Kern über das gesamte Rhombencephalon (Abb. 4.10 b - Abb. 4.15). Zu dieser Region gehört auch der Nucleus raphes superior (NRS), der unmittelbar an die Mittellinie angrenzt (Abb. 4.11 - Abb. 4.15). Entlang des rhombencephalen Ventrikels liegt ventral ein länglich angeordneter Nukleus, das Griseum centrale (GC) (Abb. 4.10 a - Abb. 4.15).

Zwei sensorische Kerne, die im Hirnstamm gut abzugrenzen sind, sind der Nucleus isthmi (NI) (Abb. 4.11 b) und der Sekundäre gustatorische Nukleus (NGS) (Abb. 4.11 b - Abb. 4.12). Ersterer ist Bestandteil des visuellen Systems und letzterer der Gustatorik. Wichtigen Input erhält der Sekundäre gustatorische Kern von den beiden primären Geschmackszentren Vagus und Facialis Lobus.

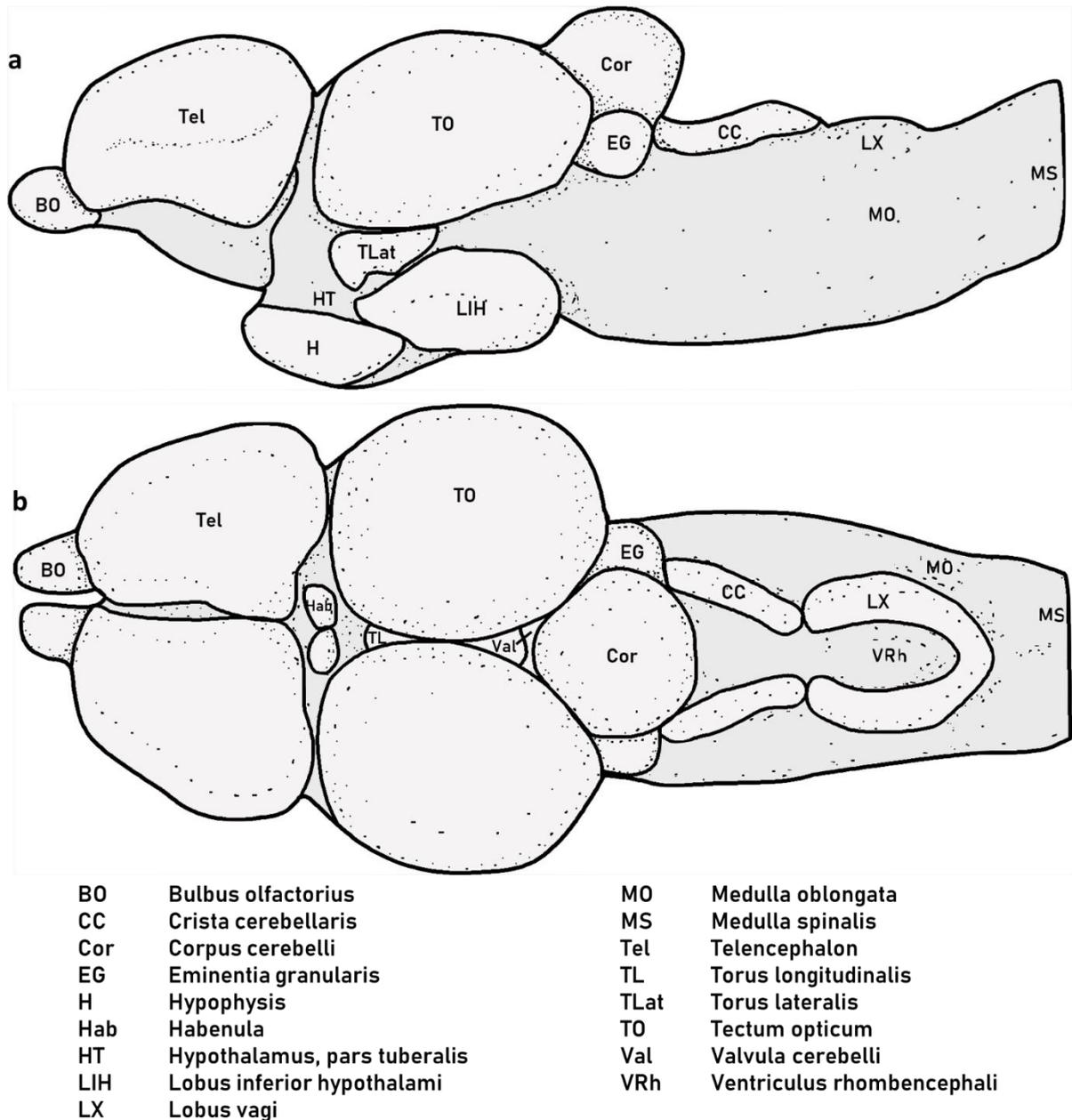


Abbildung 4.1: Externe Ansicht des Gehirns von *Chlamydogobius eremius*

Darstellung der Gehirnmorphologie von *Chlamydogobius eremius* in a) Lateralansicht und b) Dorsalansicht. Die Hirnnerven sind nicht abgebildet. An das Telencephalon grenzt rostral der Bulbus olfactorius an. Das Diencephalon liegt rostro-ventral des Mesencephalons und wird hauptsächlich vom Tectum opticum des Mesencephalons überlagert. Zu den extern sichtbaren Strukturen des Diencephalons gehören die Habenula, der Torus lateralis, die Hypophyse und der Hypothalamus. Der Hypothalamus kann in einen rostralen tuberalen Bereich und in die lateralen inferioren hypothalamischen Loben eingeteilt werden. Entlang der Mittellinie des Tectum opticums verläuft der Torus longitudinalis. Das Corpus cerebelli stellt das rostrodorsale Rhombencephalon dar. Rostral angrenzend an dieses Gebiet befindet sich die Valvula cerebelli. Lateral des Corpus cerebelli liegt die Eminentia granularis. Die Crista cerebellaris stellt die dorsale Region des Hirnstamms dar. Der Vagus Lobus befindet sich kaudal der Crista cerebellaris. Zwischen dem paarigen Vagus Lobus liegt der rhombencephale Ventrikel. An die Medulla oblongata grenzt die Medulla spinalis.

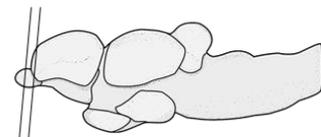
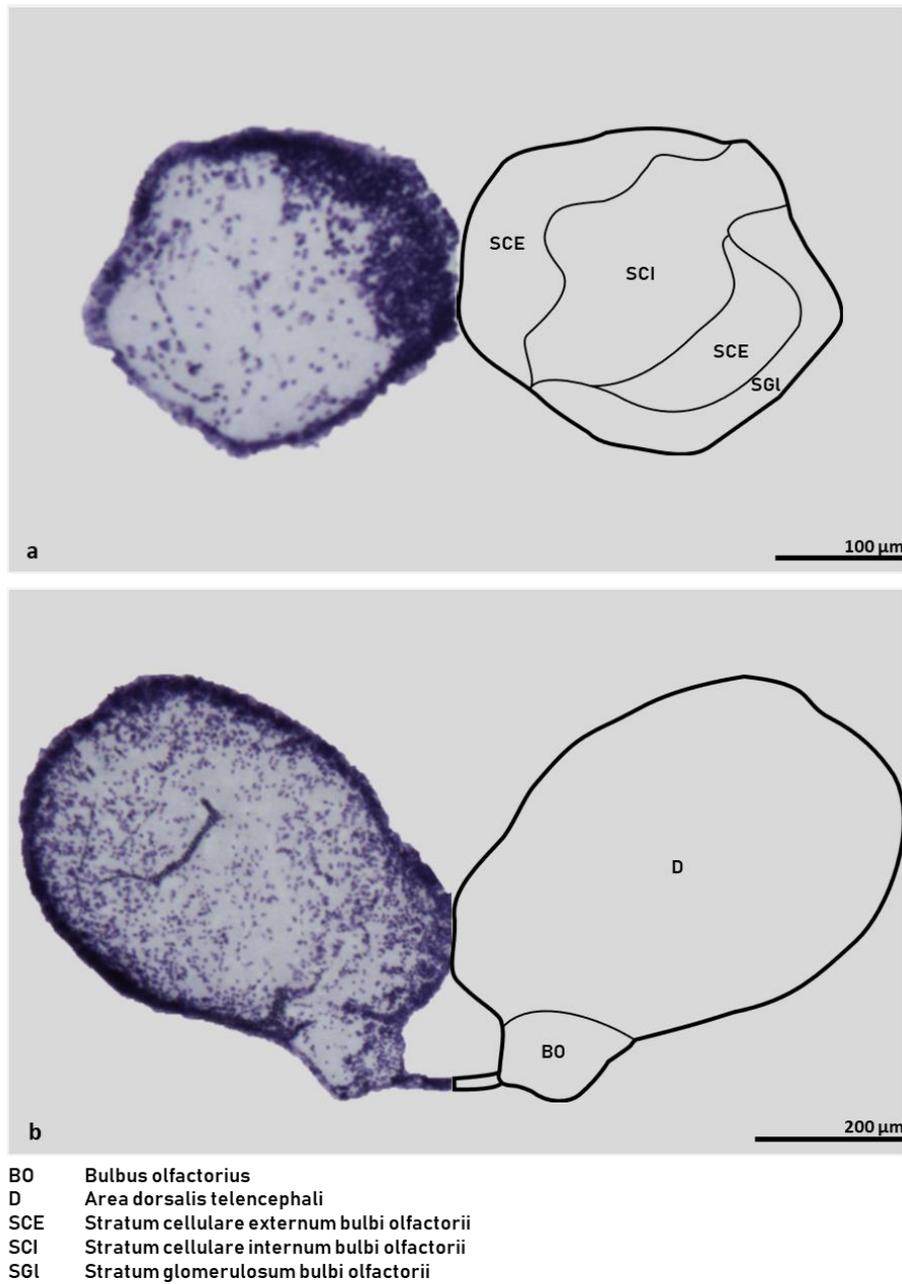
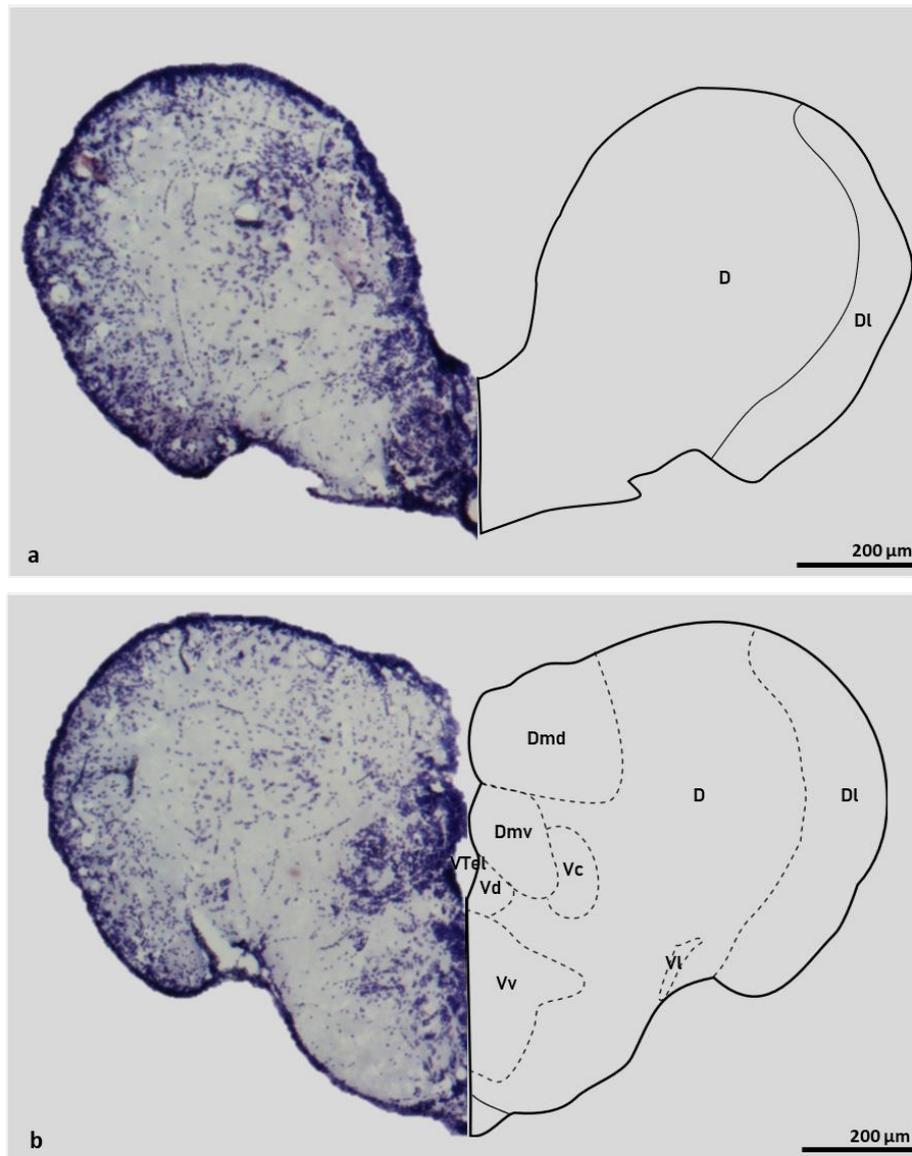


Abbildung 4.2: Querschnitte durch den Bulbus olfactorius und das rostrale Telencephalon

Kresylviolett Querschnitt und korrespondierende Strichzeichnung durch a) den Bulbus olfactorius und b) durch das rostrale Telencephalon von *Chlamydogobius eremius*. Abkürzungen in der Legende. Maßstäbe a) 100 µm und b) 200 µm.



D	Area dorsalis telencephali	Vd	Area ventralis telencephali, nucleus dorsalis
Dl	Area dorsalis telencephali, zona lateralis	Vl	Area ventralis telencephali, nucleus lateralis
Dmd	Area dorsalis telencephali, zona medialis dorsalis	VTel	Ventriculus telencephali
Dmv	Area dorsalis telencephali, zona medialis ventralis	Vv	Area ventralis telencephali, nucleus ventralis
Vc	Area ventralis telencephali, nucleus centralis		

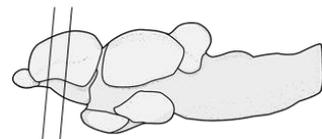
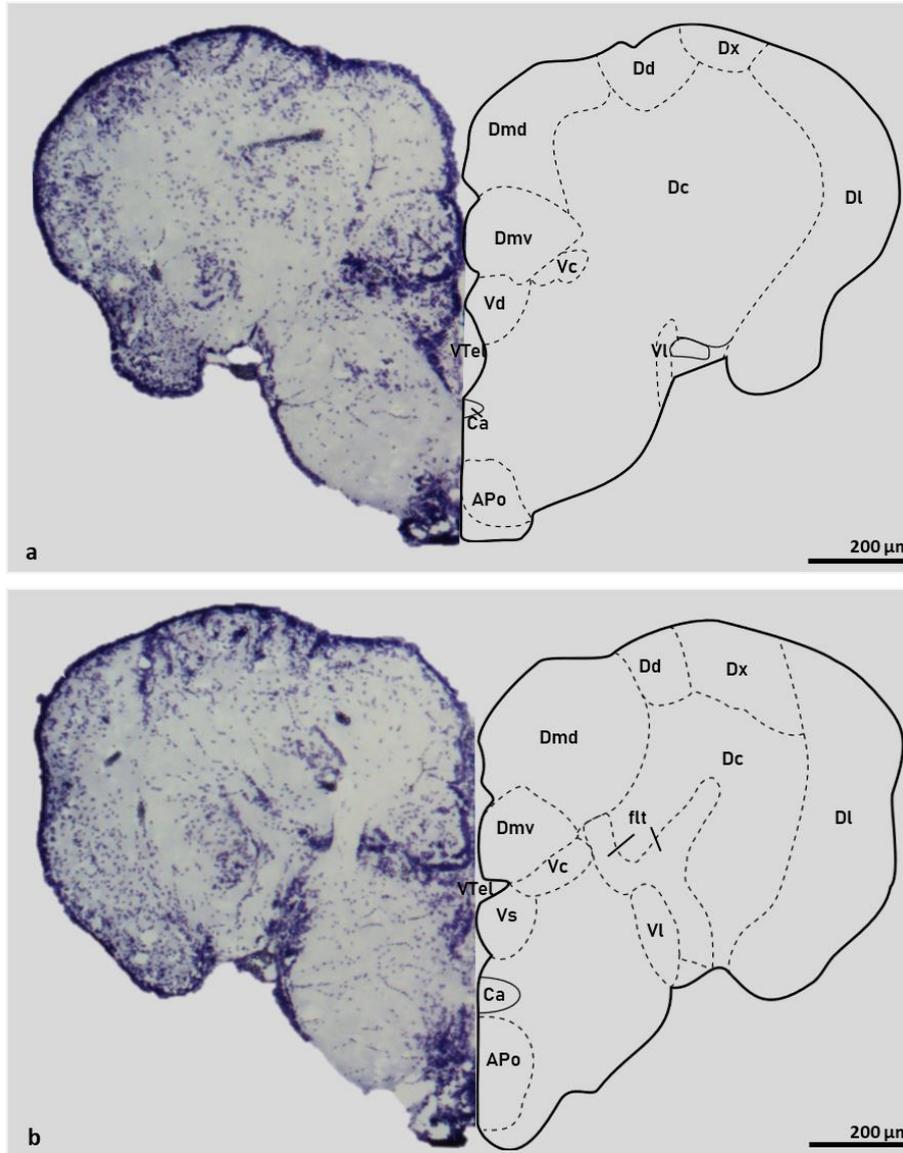


Abbildung 4.3: Querschnitte durch die rostrale Region und die Mitte des Telencephalons

Kresylviolett Querschnitt und korrespondierende Strichzeichnung durch a) das rostrale Telencephalon und b) durch die Mitte des Telencephalons von *Chlamydogobius eremius*. Abkürzungen in der Legende. Maßstäbe 200 µm.



Ca	Commissura anterior	Vc	Area ventralis telencephali, nucleus centralis
Dc	Area dorsalis telencephali, zona centralis	Vd	Area ventralis telencephali, nucleus dorsalis
Dd	Area dorsalis telencephali, zona dorsalis	Vl	Area ventralis telencephali, nucleus lateralis
Dl	Area dorsalis telencephali, zona lateralis	Vs	Area ventralis telencephali, nucleus supra commissuralis
Dmd	Area dorsalis telencephali, zona medialis dorsalis	Vv	Area ventralis telencephali, nucleus ventralis
Dmv	Area dorsalis telencephali, zona medialis ventralis		
Dx	neues Areal des dorsalen Telencephalons		
flt	Fasciculus lateralis telencephali		

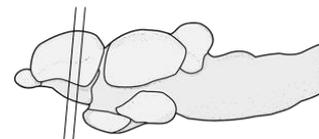
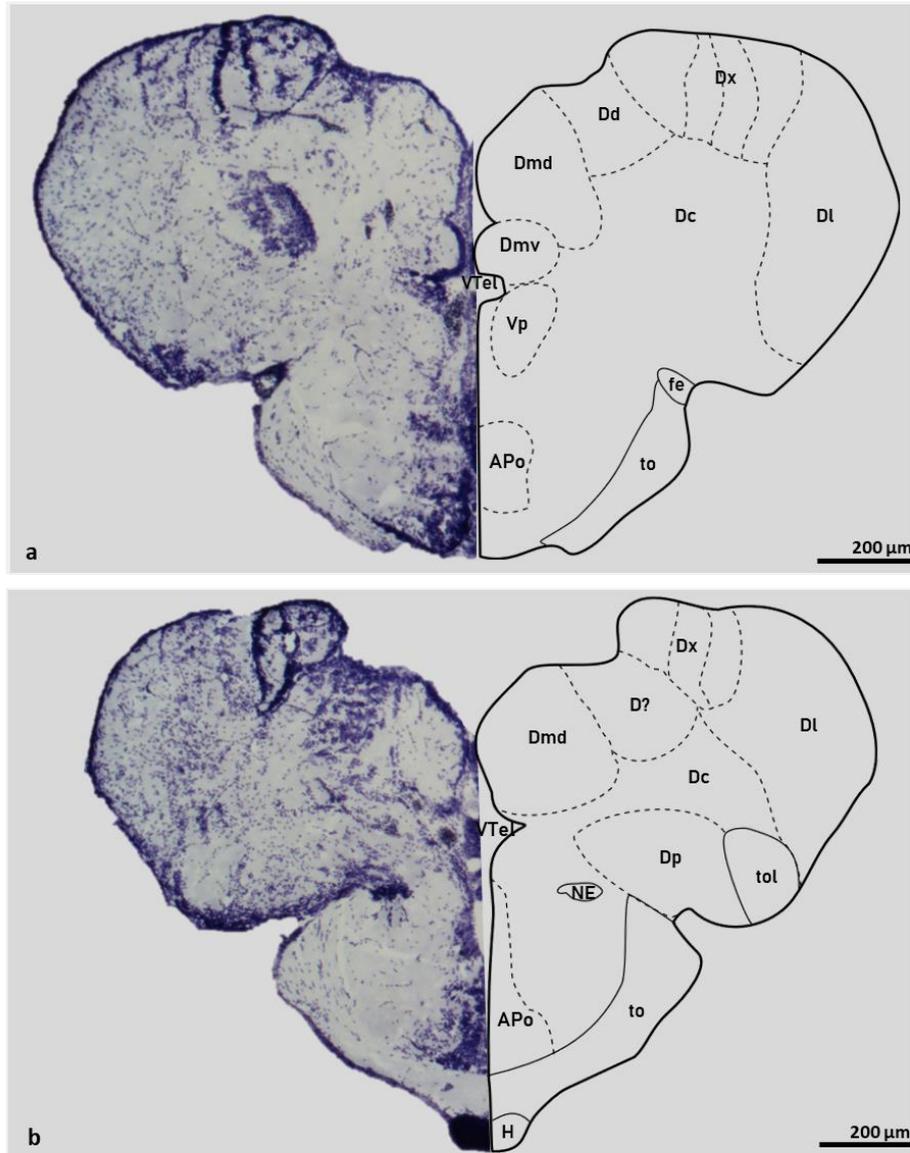


Abbildung 4.4: Querschnitte durch das kaudale Telencephalon auf der Ebene der anterioren Commissur

Kresylviolett Querschnitt und korrespondierende Strichzeichnung durch das kaudale Telencephalon auf der Ebene a) des Vd und b) der anterioren Commissur von *Chlamydogobius eremius*. Abkürzungen in der Legende. Maßstäbe 200 μm.



APo	Area praeoptica	to	Tractus opticus
Dc	Area dorsalis telencephali, zona centralis	tol	Tractus olfactorius lateralis
Dd	Area dorsalis telencephali, zona dorsalis	Vl	Area ventralis telencephali, nucleus lateralis
Dl	Area dorsalis telencephali, zona lateralis	Vp	Area ventralis telencephali, nucleus postcommissuralis
Dmd	Area dorsalis telencephali, zona medialis dorsalis	Vs	Area ventralis telencephali, nucleus supra commissuralis
Dmv	Area dorsalis telencephali, zona medialis ventralis	VTel	Ventriculus telencephali
Dx	neues Areal des dorsalen Telencephalons	Vv	Area ventralis telencephali, nucleus ventralis
fe	Fissura endorhinalis		
H	Hypophysis		
NE	Nucleus entopeduncularis		

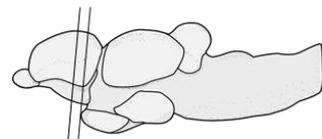
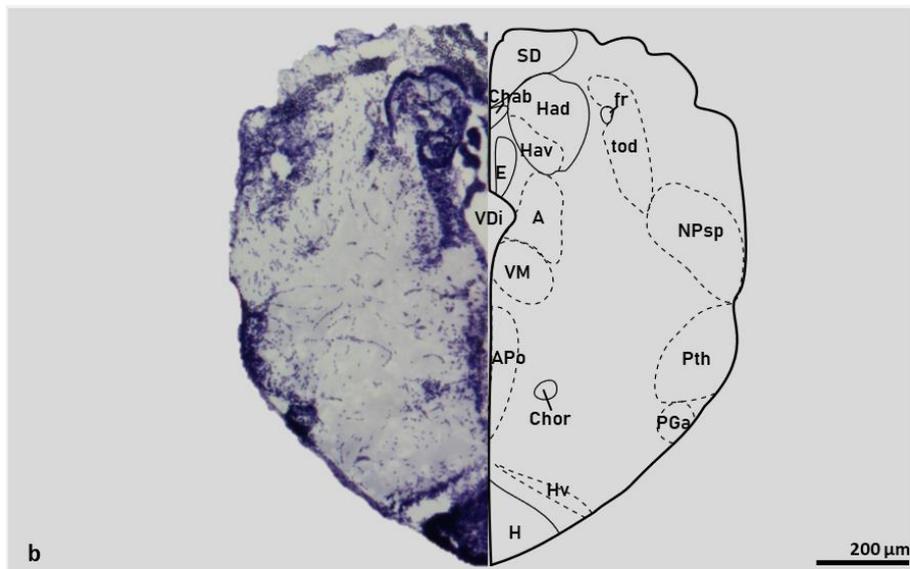
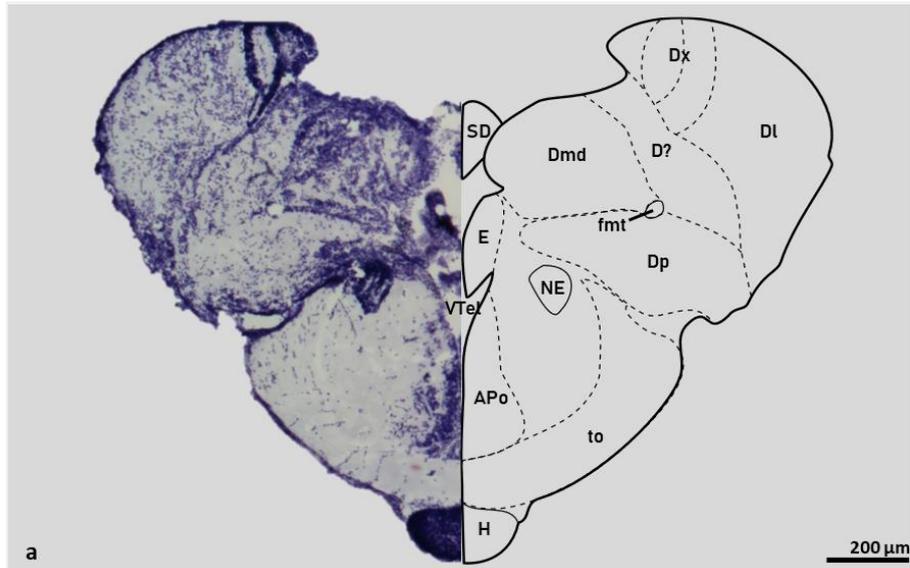


Abbildung 4.5: Querschnitte durch das kaudale Telencephalon auf der Ebene der Area praeoptica

Kresylviolett Querschnitt und korrespondierende Strichzeichnung durch das kaudale Telencephalon auf der Ebene a) des Dx und b) der Area praeoptica von *Chlamydogobius eremius*. Abkürzungen in der Legende. Maßstäbe 200 µm.



A	Nucleus anterior thalami	Hv	Nucleus periventricularis hypothalami, zona ventralis
APo	Area praeoptica	NE	Nucleus entopeduncularis
Chab	Commissura habenularum	NPsp	Nucleus praetectalis superficialis, pars parvocellularis
Chor	Commissura horizontalis	PGa	Nucleus praeglomerulosus anterior
DI	Area dorsalis telencephali, zona lateralis	Prtec	Praetectum
Dmd	Area dorsalis telencephali, zona medialis dorsalis	Pth	Nucleus prethalamicus
Dx	neues Areal des dorsalen Telencephalons	SD	Saccus dorsalis
E	Epiphysis	to	Tractus opticus
fmt	Fasciculus medialis telencephali	tod	Tractus opticus dorsomedialis
fr	Fasciculus retroflexus	VDi	Ventriculus diencephali
H	Hypophysis	VM	Nucleus ventromedialis thalami
Had	Nucleus habenularis dorsalis	VTel	Ventriculus telencephali
Hav	Nucleus habenularis ventralis		

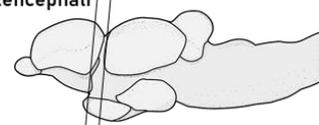
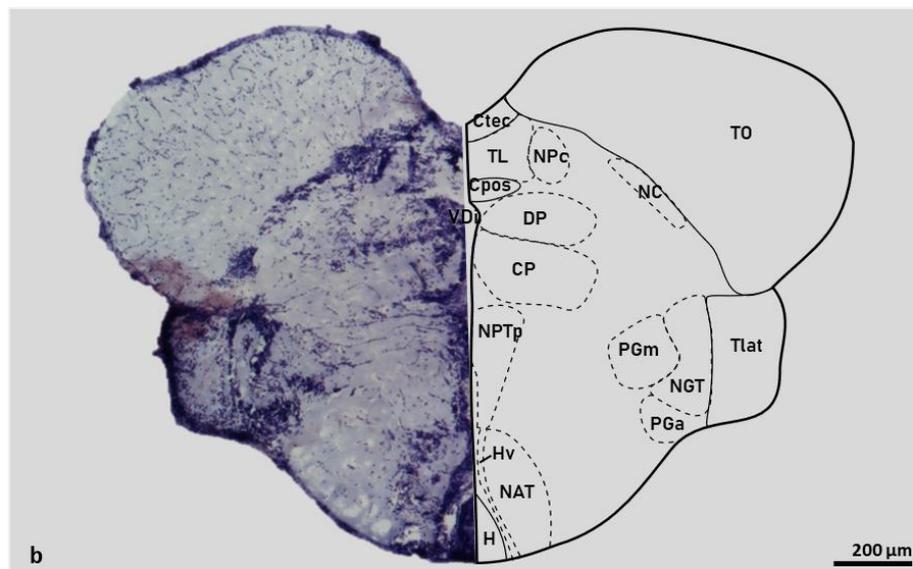
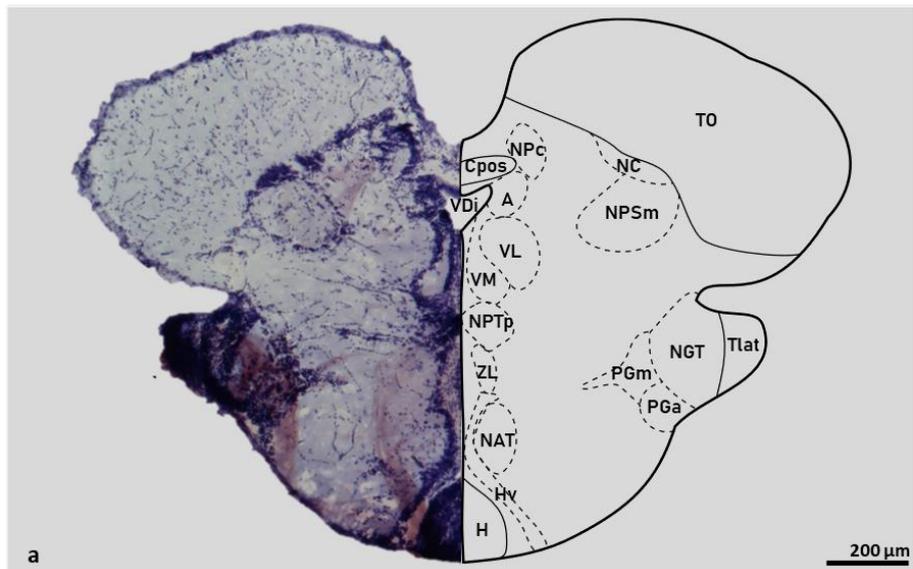


Abbildung 4.6: Querschnitte durch das kaudale Telencephalon und das Diencephalon auf Ebene der Habenula

Kresylviolet Querschnitt und korrespondierende Strichzeichnung durch a) das kaudale Telencephalon auf der Ebene des Dp und b) durch das Diencephalon auf der Ebene der Habenula von *Chlamydogobius eremius*. Abkürzungen in der Legende. Maßstäbe 200 μ m.



A	Nucleus anterior thalami	NPTp	Nucleus periventricularis tuberculi posterioris
Ctec	Commissura tecti	PGa	Nucleus praeglomerulosus anterior
CP	Nucleus centralis posterior thalami	PGm	Nucleus praeglomerulosus medialis
Cpos	Commissura posterior	TL	Torus longitudinalis
DP	Nucleus dorsalis posterior thalami	Tlat	Torus lateralis
H	Hypophysis	TO	Tectum opticum
Hv	Nucleus periventricularis hypothalami, zona ventralis	VDi	Ventriculus diencephalic
NAT	Nucleus anterior tuberis	VL	Nucleus ventrolateralis thalami
NC	Nucleus corticalis	VM	Nucleus ventromedialis thalami
NGT	Nucleus gustatorius tertius	ZL	Zona limitans
NPc	Nucleus paracommissuralis		
NPSm	Nucleus praetectalis superficialis, pars magnocellularis		

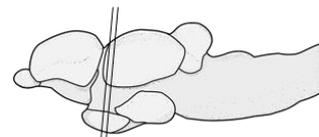
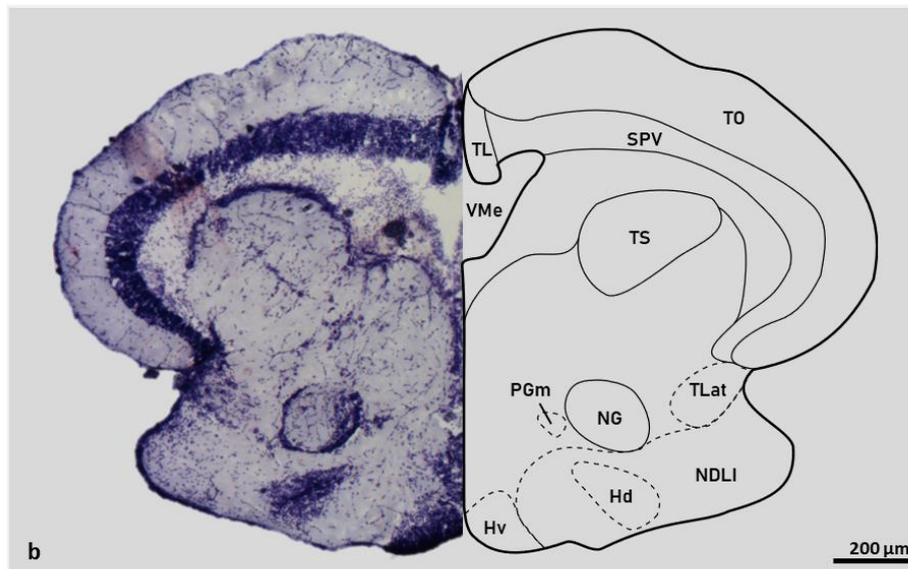
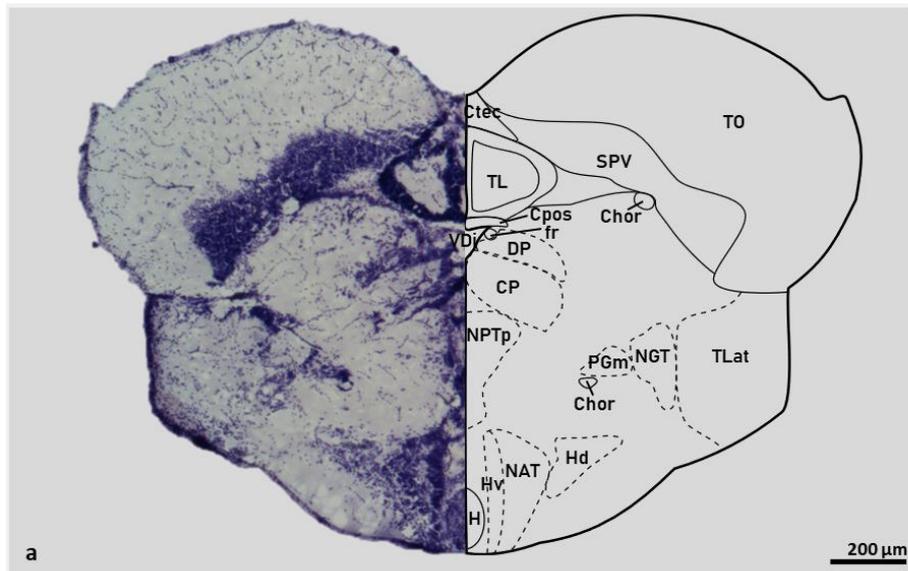


Abbildung 4.7: Querschnitte durch das Diencephalon auf Ebene des praeglomerulären Komplexes

Kresylviolett Querschnitt und korrespondierende Strichzeichnung durch das Diencephalon auf Ebene der a) rostralen Region und b) kaudalen Region des praeglomerulären Komplexes von *Chlamydogobius eremius*. Abkürzungen in der Legende. Maßstäbe 200 µm.



Chor	Commissura horizontalis	NG	Nucleus glomerulosus
Ctec	Commissura tecti	NGT	Nucleus gustatorius tertius
CP	Nucleus centralis posterior thalami	NPTp	Nucleus periventricularis tuberculi posterioris
DP	Nucleus dorsalis posterior thalami	NGT	Nucleus gustatorius tertius
Cpos	Commissura posterior	PGm	Nucleus praeglomerulosus medialis
fr	Fasciculus retroflexus	SPV	Stratum periventriculare tecti optici
H	Hypophysis	TL	Torus longitudinalis
Hd	Nucleus periventricularis hypothalami, zona dorsalis	TLat	Torus lateralis
Hv	Nucleus periventricularis hypothalami, zona ventralis	TO	Tectum opticum
NAT	Nucleus anterior tuberis	TS	Torus semicircularis
NDIL	Nucleus diffusus lobi inferioris hypothalami	VDi	Ventriculus diencephali
		VMe	Ventriculus mesencephali

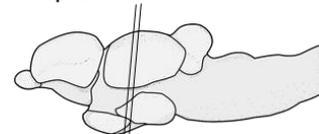


Abbildung 4.8: Querschnitte durch den posterioren Thalamus und das rostrale Mesencephalon

Kresylviolett Querschnitt und korrespondierende Strichzeichnung durch a) den posterioren Thalamus und b) das rostrale Mesencephalon von *Chlamydogobius eremius*. Abkürzungen in der Legende. Maßstäbe 200 µm.

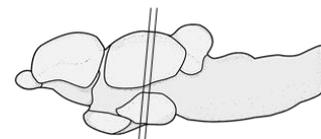
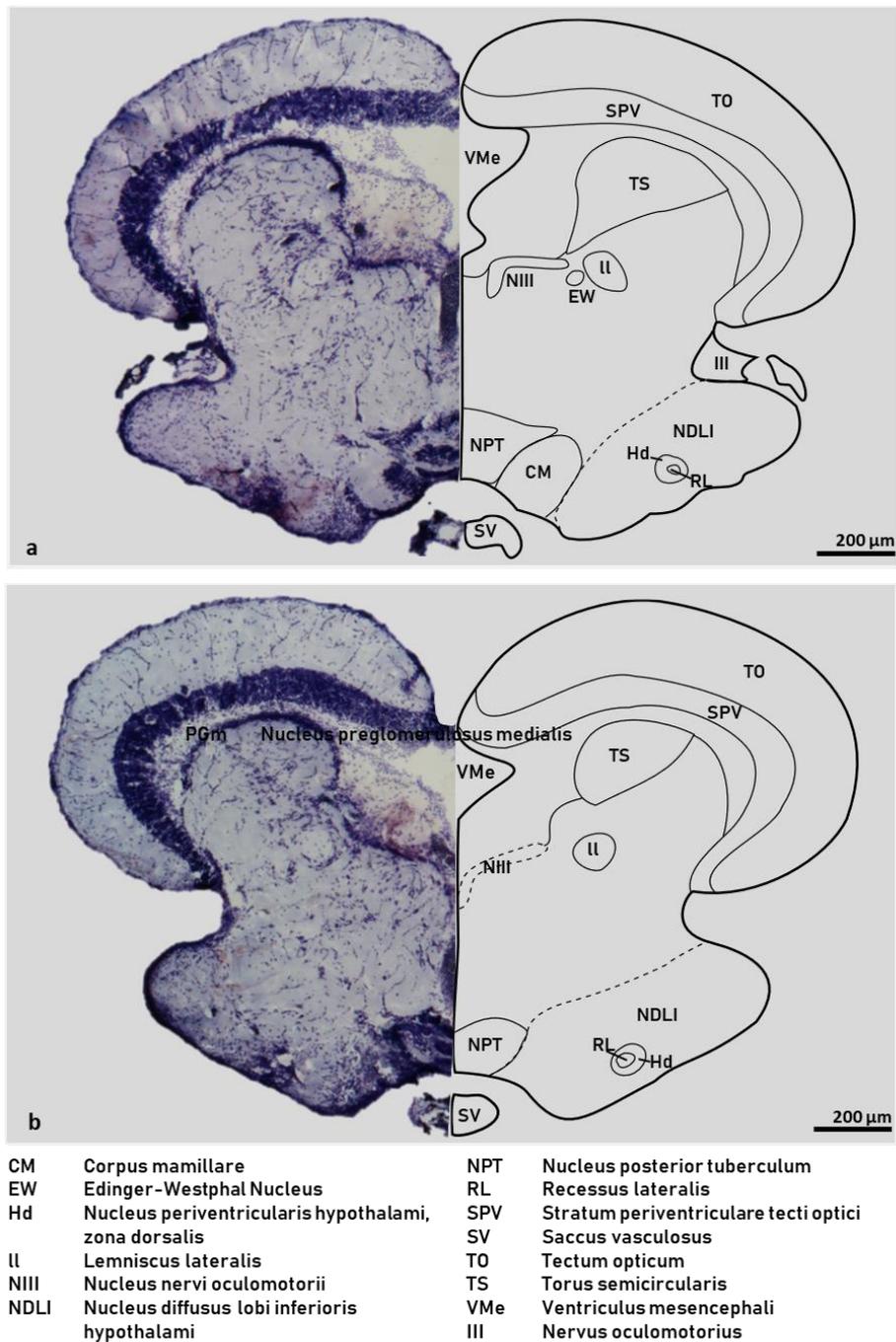


Abbildung 4.9: Querschnitte durch Mesencephalon auf Ebene des Nervus oculomotorius und des NPT

Kresylviolett Querschnitt und korrespondierende Strichzeichnung durch das Mesencephalon auf der Ebene a) des Nervus oculomotorius und b) des NPT von *Chlamydogobius eremius*. Abkürzungen in der Legende. Maßstäbe 200 µm.

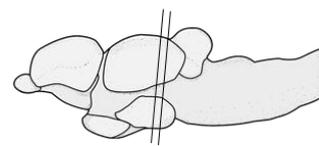
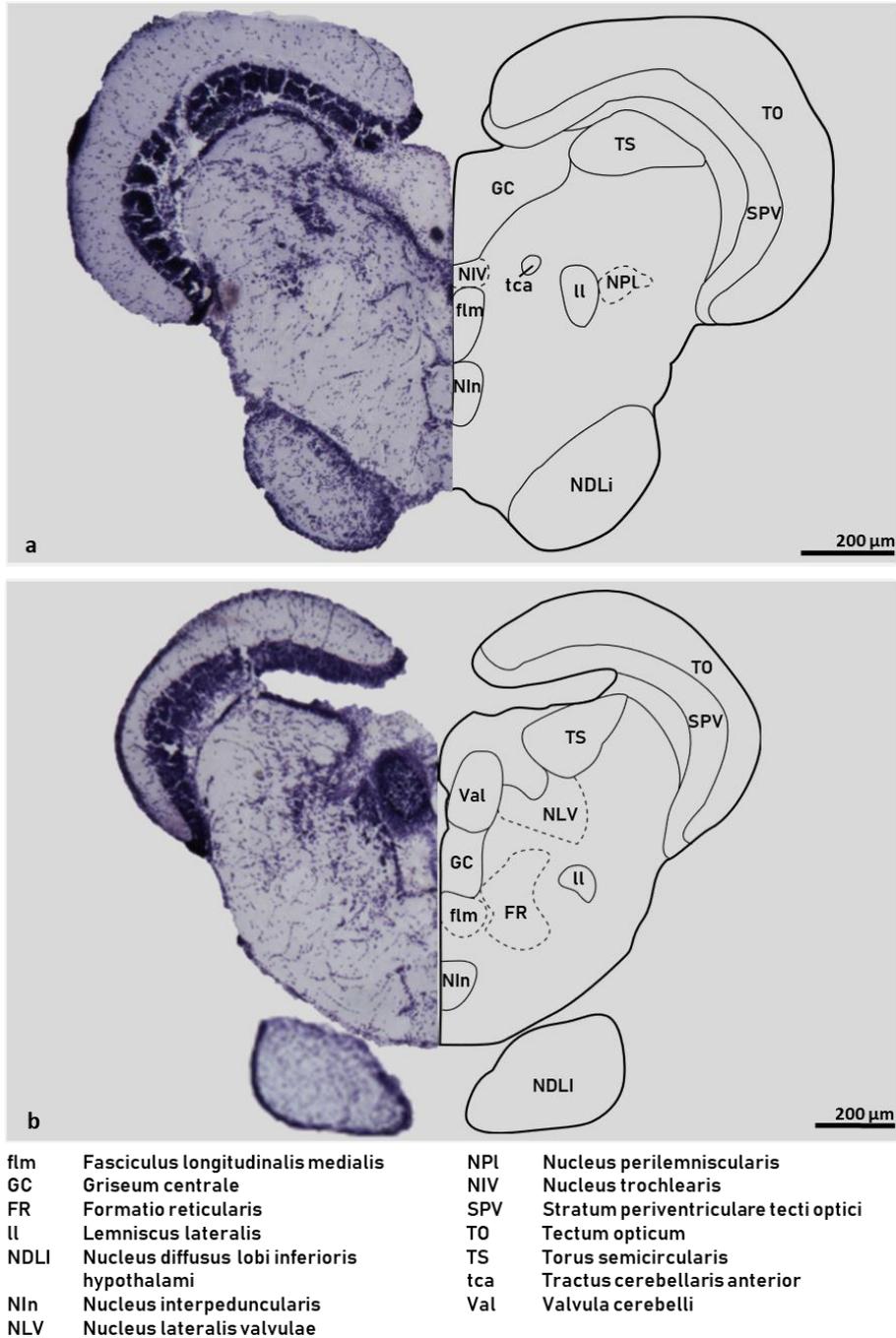


Abbildung 4.10: Querschnitte durch das kaudale Mesencephalon auf Ebene des Nucleus interpeduncularis und der Valvula cerebelli

Kresylviolett Querschnitt und korrespondierende Strichzeichnung durch das kaudale Mesencephalon auf der Ebene a) des Nucleus interpeduncularis und b) der Valvula cerebelli von *Chlamydogobius eremius*. Abkürzungen in der Legende. Maßstäbe 200 µm.

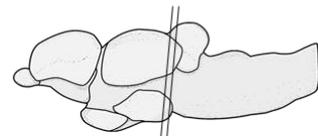
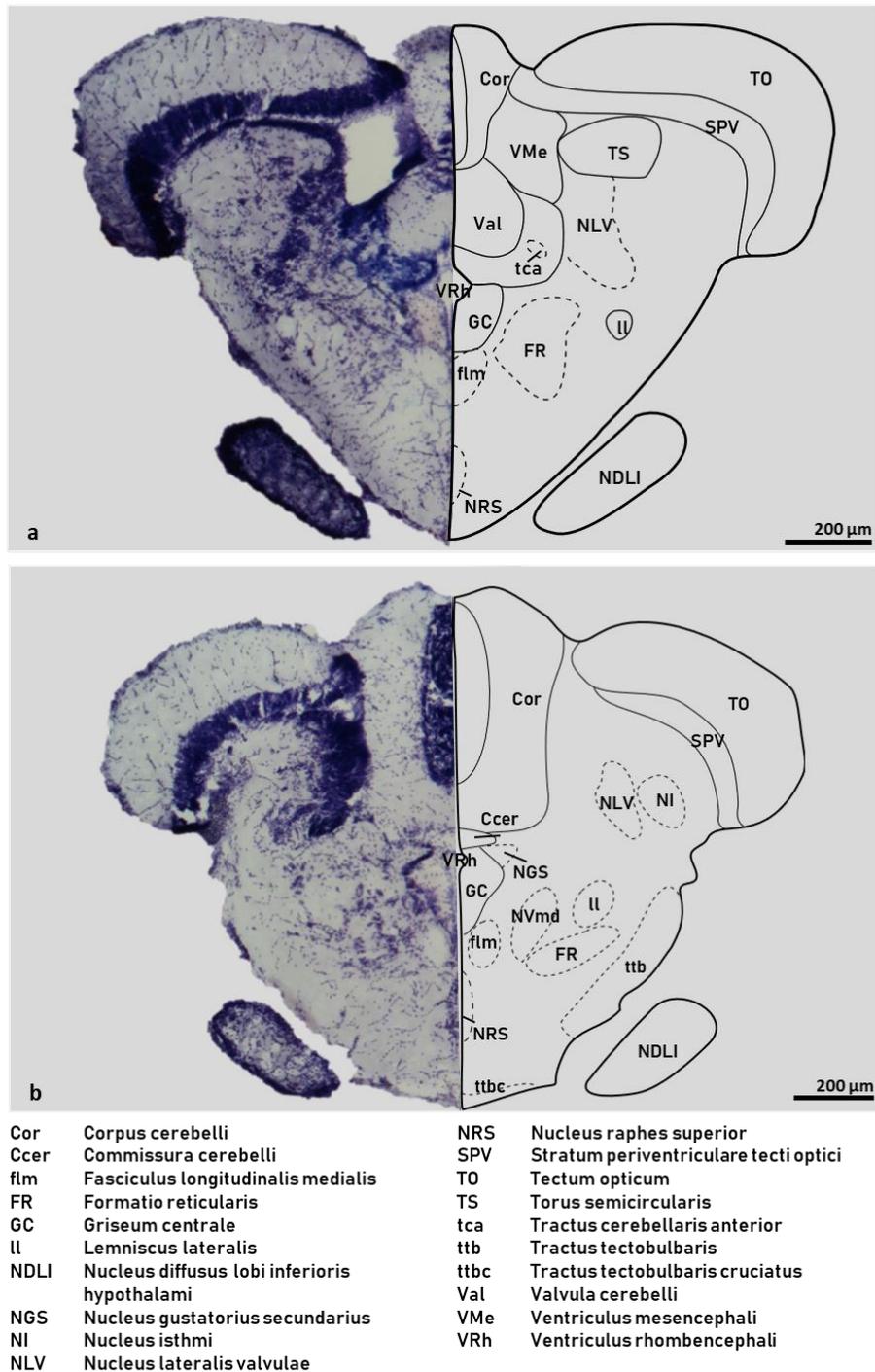


Abbildung 4.11: Querschnitte durch die Region des Mesen- und Rhombencephalons auf Ebene der Valvula cerebelli und des Nucleus isthmi

Kresylviolett Querschnitt und korrespondierende Strichzeichnung durch das a) Mesencephalon auf der Ebene der Valvula cerebelli und b) Rhombencephalon auf der Ebene des Nucleus isthmi von *Chlamydogobius eremius*. Abkürzungen in der Legende. Maßstäbe 200 µm.

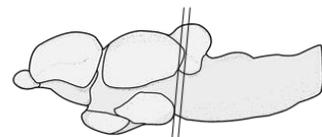


Abbildung 4.12: Querschnitte durch das rostrale Rhombencephalon auf der Ebene des Sekundären gustatorischen Nucleus Kresylviolett Querschnitt und korrespondierende Strichzeichnung durch das rostrale Rhombencephalon auf der Ebene a) der rostralen und b) der kaudalen Region des Sekundären gustatorischen Nucleus von *Chlamydogobius eremius*. Abkürzungen in der Legende. Maßstäbe 200 µm.

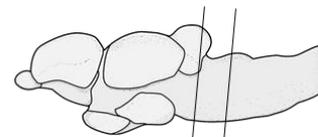
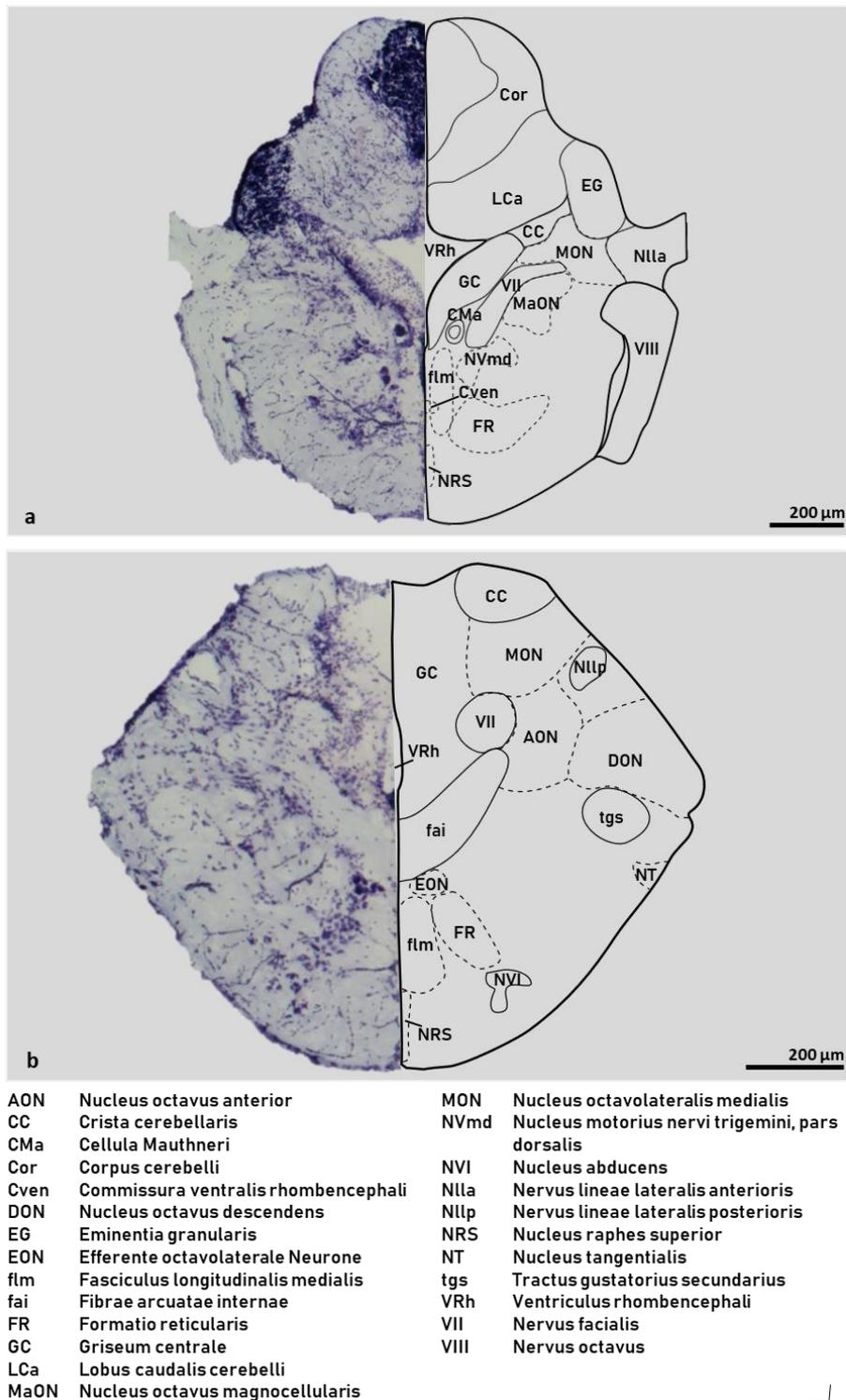


Abbildung 4.13: Querschnitte durch das Rhombencephalon auf der Ebene des anterioren Seitenliniennervs und der octavalen Region

Kresylviolett Querschnitt und korrespondierende Strichzeichnung durch das Rhombencephalon auf der Ebene a) des anterioren Seitenliniennervs und b) der octavalen Region von *Chlamydogobius eremius*. Abkürzungen in der Legende.

Maßstäbe 200 µm.

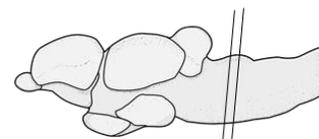
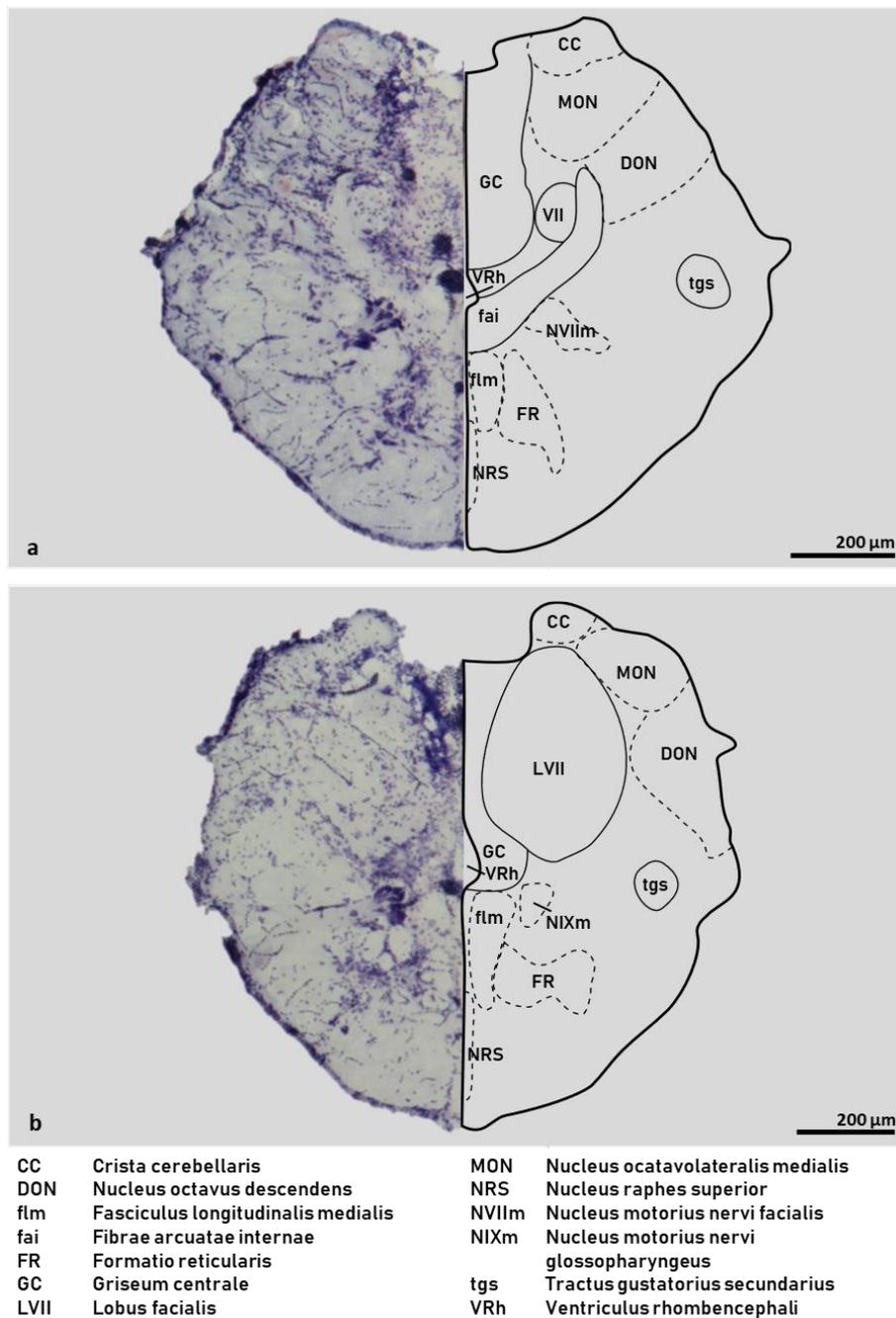


Abbildung 4.14: Querschnitte durch das Rhombencephalon auf der Ebene der Crista cerebellaris und des Facialis Lobus
 Kresylviolett Querschnitt und korrespondierende Strichzeichnung durch das Rhombencephalon auf der Ebene a) der Crista cerebellaris und b) des Facialis Lobus von *Chlamydogobius eremius*. Abkürzungen in der Legende. Maßstäbe 200 µm.

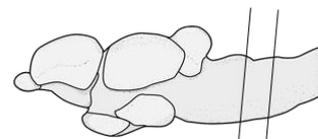
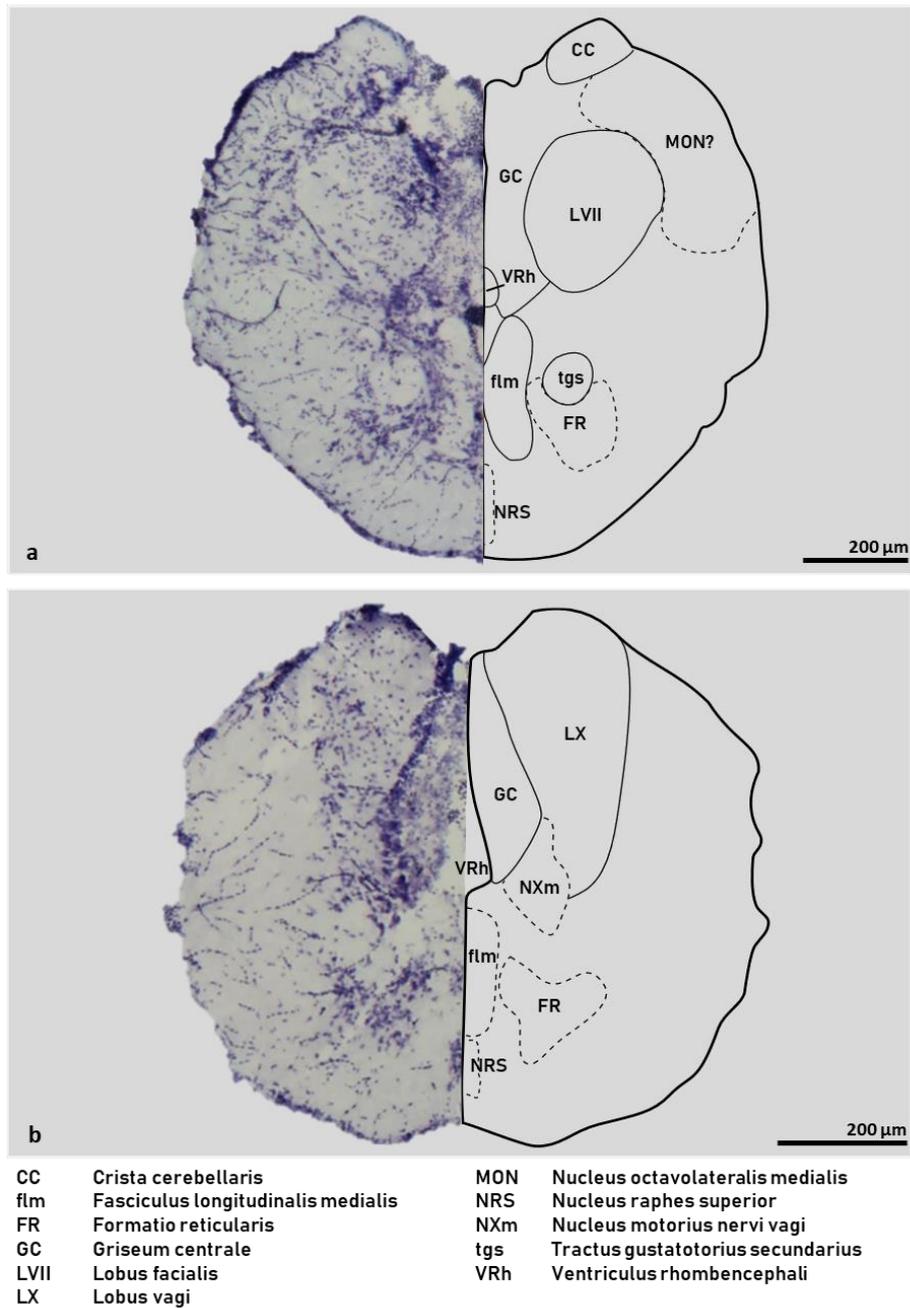


Abbildung 4.15: Querschnitte durch das kaudale Rhombencephalon auf der Ebene des Facialis und Vagus Lobus

Kresylviolett Querschnitt und korrespondierende Strichzeichnung durch das kaudale Rhombencephalon auf der Ebene a) des Facialis Lobus und b) des Vagus Lobus von *Chlamydogobius eremius*. Abkürzungen in der Legende. Maßstäbe 200 µm.



4.1.2 Fasertrakt Atlas von *Sicyopterus japonicus*

Myelinisierte Fasertrakte lassen sich mit der Dunkelfeld Polarisationsmikroskopie in Querschnitten visualisieren. Eine Identifizierung der Fasertrakte orientierte sich an Wullimann et al. (1996). Die Originalfotos zeigen helles Myelin über einem dunklen Hintergrund. Dargestellt sind 14 invertierte Querschnitte durch das Gehirn von *Sicyopterus japonicus* von rostral nach kaudal (Abb. 4.16). Parallel zur Schnittebene verlaufende Fasertrakte, sowie Kommissuren und eintretende Nerven sind farblich dargestellt. Fasertrakte die senkrecht durch die Querschnittsebene laufen sind schwarz. Die Farbgebung ergibt sich aus der Dreidimensionalität der Fasern. Fasern mit einem steilen Z-Winkel erscheinen in dem nicht invertierten Bild hell, unabhängig von der Richtung der Fasern. In allen getesteten Winkeln zeigen die Fasern die gleiche Helligkeit und erscheinen nach Zuordnung zu den RGB Kanälen weiß, somit schwarz in dem invertierten Bild. Alle anderen Fasern mit einem kleinen Z-Winkel sind farbkodiert, weil sie gerichtete Unterschiede in der Birefringenz aufweisen. Der daraus resultierende RGB Wert besitzt immer eine Farbkomponente.

Die Abb. 4.16 a-c zeigen Querschnitte durch das Telencephalon, die Abb. 4.16 d-e durch das Diencephalon, Abb. 4.16 f-i durch das Mesencephalon und die Abb. 4.16 j-n durch das Rhombencephalon. Das Telencephalon von *Sicyopterus japonicus* ist die Region mit den wenigsten myelinisierten Fasertrakten. Abb. 4.16 a zeigt einen Querschnitt auf Ebene des rostralen Telencephalons und des kaudalen Bulbus olfactorius. Auf diesem Level zeigt sich nur der mediale olfaktorische Trakt (mot) im Querschnitt. Dieser verläuft senkrecht durch den Bulbus, da er schwarz dargestellt ist. In direkter Nachbarschaft dieses Traktes befinden sich diffuse Farbschattierungen, die möglicherweise für kleinere myelinisierte Fasern im Bulbus sprechen. Weiter kaudal im Telencephalon auf Höhe des Dx stellen sich die beiden Vorderhirnbündel dar (Abb. 4.16 b). Das mediale Vorderhirnbündel (fmt), nahe der medialen Grenze der telencephalen Hemisphäre, ist in dieser Ebene im Querschnitt getroffen und besteht aus vielen kleinen Faserbündeln. Im Gegensatz dazu verläuft das laterale Vorderhirnbündel (flt) parallel zur Schnittebene und ist daher farbig abgebildet. Der breite Trakt liegt lateral des medialen Vorderhirnbündels. Auf der rechten Hemisphäre zeigt sich in blau-grün Tönen ein weiterer Trakt, der als Trakt des Dx (tDx) bezeichnet wird. Dieses Faserbündel terminiert in den Dx der Grundeln. Da der Dx nur bei Grundeln vorhanden ist und die Homologie des Dx nicht bekannt ist, wurde der Trakt als tDx bezeichnet. Ob es sich dabei



um einen Ast des lateralen Vorderhirnbündels handelt ist nicht bekannt. Weiterhin ist in dieser Ebene der stark myelinisierte optische Nerv (II) farblich abgebildet. Im kaudalen Telencephalon lässt sich das mediale Vorderhirnbündel nur schwach als leichte Farbschattierung medial des prominenten lateralen Vorderhirnbündels erkennen (Abb. 4.16 c). Zudem stellt sich das Chiasma opticum (Co) der beiden optischen Nerven auf diesem Level gut dar.

Im Diencephalon der Grundel sind deutlich mehr Fasern myelinisiert. Auf Höhe des rostralen Tectum opticums (TO) und der Area praeoptica (APo) zeigen sich gleich zwei Kommissuren (Abb. 4.16 d). Ventral der Area praeoptica befindet sich eine schmale Kommissur, die als Commissura postoptica (Cpop) identifiziert wurde. Ventral der Cpop und dorsal der Hypophyse (H) liegt die Commissura horizontalis (Chor), die in dieser Ebene fusioniert. Lateral der Cpop und ventral des Tectum opticums zeigt sich eine stark gefärbte Region, die aufgrund der Topologie als Tractus opticus ventromedialis (vot) bezeichnet wurde. Zusätzlich sind viele Fasern im dorsalen TO myelinisiert. Weiter kaudal zeigt sich die horizontale Kommissur als zwei separate Trakte, die nach lateral laufen (Abb. 4.16 e).

Der Querschnitt durch das rostrale Mesencephalon zeigt die Ebene des rostralen Torus longitudinalis (TL), der posterioren Kommissur (Cpos) und der rostralen Region des Nucleus glomerulosus (NG) (Abb. 4.16 f). Die Commissura posterior liegt ventral des Torus longitudinalis. Dorsal des TL befindet sich die tectale Kommissur (Ctec), die die beiden tectalen Hälften miteinander verbindet. Das dorso-medialen TO zeigt zudem myelinisierte Fasern im Bereich der äußeren Schicht des Tectums, dem Stratum marginale. Medial des TO steigen Fasern ab, die den Tractus tectobulbaris (ttb) bilden, der ventro-medial des Torus semicircularis (TS) und des Tegmentums verläuft. Im dorsalen Tegmentum angrenzend an den mesencephalen Ventrikel befindet sich der Laterale Lemniscus (ll), der in den TS terminiert. An der Grenze der beiden Hemisphären ventral der Cpos liegt ein kleiner im Querschnitt getroffener Fasertrakt, der als Fasciculus retroflexus (fr) benannt wurde. Dieser Trakt terminiert in der Habenula des Diencephalons. Auf der rechten Hemisphäre zeigt sich die horizontale Kommissur, die in dorso-ventraler Orientierung in den Nucleus glomerulosus eintritt. In der Ebene des Torus lateralis (TLat) verläuft lateral des NG ein Trakt in Richtung des TLat, der als Tractus gustatorius secundarius (tgs) identifiziert wurde (Abb. 4.16 g). Dieser Trakt läuft von den primären gustatorischen Zentren zum sekundären gustatorischen Kern und von dort zum TLat. Die horizontale Kommissur ist in dieser Ebene durch den NG

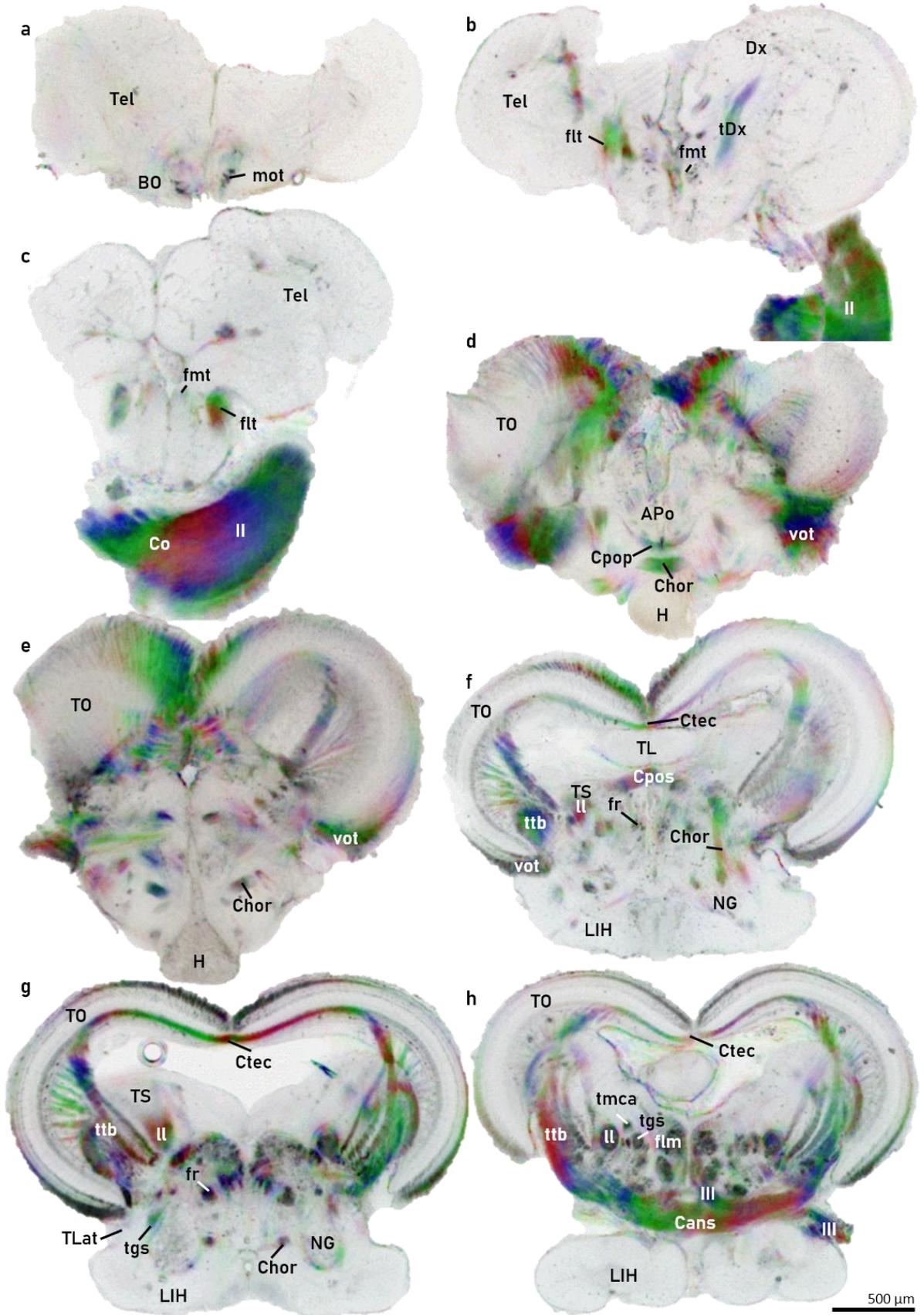


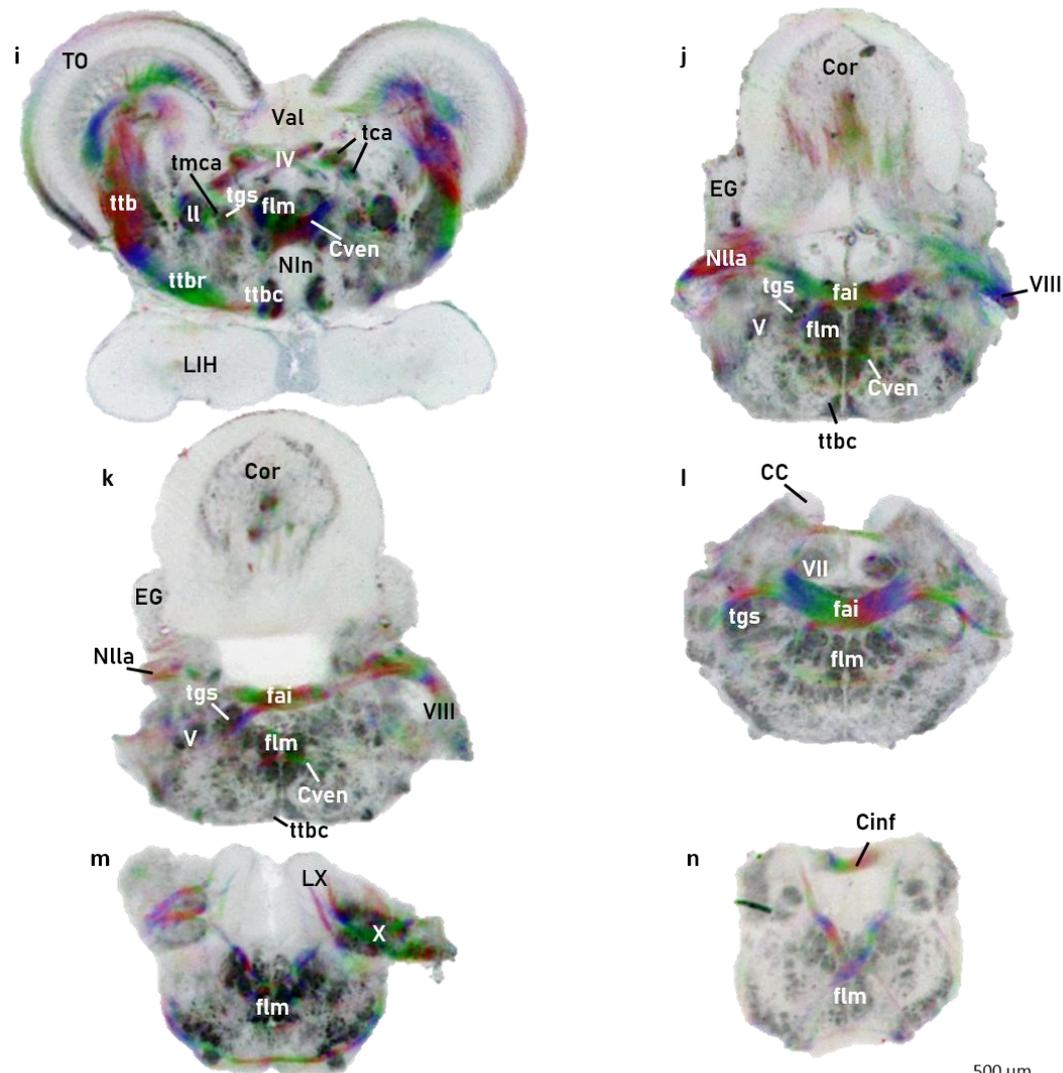
durchgelaufen und verläuft wieder medial zu diesem. Der nächste Querschnitt repräsentiert die Eintrittsebene des Nervus oculomotorius (III) (Abb. 4. 16 h). Neben dem Nerv sind auch die Fasern des Oculomotorius zu sehen, die sich dorsal entlang der Mittellinie erstrecken. In dieser Ebene kreuzen außerdem viele Fasern des ttb die Mittellinie über die Commissura ansulata (Cans). Entlang der Mittellinie in kaudo-rostraler Richtung verläuft der Fasciculus longitudinalis medialis (flm). Dieser Trakt erstreckt sich bis in die Medulla oblongata (MO). Aufgrund seiner longitudinalen Ausrichtung erscheint dieser Trakt immer im Querschnitt. Lateral zum Fasciculus longitudinalis medialis verläuft der sekundäre gustatorische Trakt. Zwischen dem sekundären gustatorischen Trakt und dem Lemniscus lateralis liegt der Tractus mesencephalo-cerebellaris anterior (tmca). Dieser Trakt transportiert cerebellare Afferenzen des Praetectums (Wullimann & Northcutt, 1988; 1989). Er durchquert weiter kaudal den Nucleus lateralis valvulae. Vor dem Eintritt ins Cerebellum fusioniert dieser Trakt mit dem posterioren mesencephalo-cerebellaren Trakt. Diese beiden Faserbündel formen den anterioren cerebellaren Trakt (tca). Der anteriore cerebellare Trakt ist gut auf der Ebene der Kreuzung des Trochlear Nervs (IV) ventral der Valvula cerebelli (Val) zu erkennen (Abb. 4.16 i). Auf diesem Querschnittlevel wird der flm von der Commissura ventralis (Cven) gekreuzt. Zudem lässt sich der ttb in zwei weitere Fasertrakte einteilen. Der gekreuzte tecto-bulbare Trakt (ttbc) grenzt lateral direkt an den Nucleus interpeduncularis (Nin), der ventral des flm liegt. Zwischen dem ttb und ttbc hat sich der Tractus tectobulbaris rectus (ttbr) gebildet, ein Fasertrakt der sich von den Hauptfasern des ttb abgesondert hat.

Die beiden Querschnitte durch das rostrale Rhombencephalon zeigen die Ebene des Eintritts des anterioren Seitenliniennervs (Nlla) und des Nervus octavus (VIII) (Abb. 4. 16 j-k). Das Cerebellum ist hier am stärksten ausgeprägt und zeigt auch zahlreiche farbige Fasern, die durch die Granulärschicht verlaufen. Im darauffolgenden kaudalen Schnitt sind die Fasern im Cerebellum wieder konzentrierter und bilden wieder zwei Trakte. Der dorsale Bereich des flm wird von einer prominenten Kommissur gekreuzt. Diese verläuft von unterhalb der Eintrittsstelle des Seitenliniennervs auf die gegenüberliegende Seite. Der Verlauf dieser Kommissur lässt sich in den beiden Querschnitten gut darstellen. Bei dieser Kommissur handelt es sich um die Fibrae arcuatae internae (fai), die mit der octavo-lateralis Region assoziiert sind. Weiter kaudal liegt diese Kommissur dorsal der flm. Die flm wird im ventralen Bereich von der Cven gekreuzt, die nur als dünner Fasertrakt zu erkennen ist. Dorso-lateral



der flm und ventral der fai ist der tgs im Querschnitt getroffen. Ventro-lateral des tgs ist ein weiterer Fasertrakt im Querschnitt dargestellt. Dabei handelt es sich um einen Ast des Nervus trigeminus (V). Auf Höhe der Crista cerebellaris (CC) stellt sich der Nervus facialis (VII) im Querschnitt da (Abb. 4.16 l). Der Nervus facialis tritt weiter rostral ins Gehirn ein und verläuft dann in Richtung Hirnstamm, wo er dann in den Facialis Lobus terminiert. Ventral des Facialis Nervs kreuzt erneut ein kräftiges Faserbündel der fai. Der darauffolgende Schnitt zeigt die Ebene des Vagus Lobus (LX) mit einem Ast des Vagus Nervs (X) (Abb. 4.16 m). Fasern des Nervus Vagus ziehen in den Vagus Lobus. Zudem zeigen sich angrenzend an die flm einige Fasertrakte im Querschnitt die nicht benannt werden konnten. Ventral im Hirnstamm verläuft eine lange Kommissur, die ebenfalls nicht bezeichnet werden konnte. Im Querschnitt durch die kaudale Medulla oblongata zeigt sich dorsal die Commissura infima Halleri (Cinf), sowie eine x-förmige Kommissur, die den Hirnstamm in dorso-ventraler Richtung vollständig durchkreuzt (Abb. 4.16 n). Eine Bezeichnung für diese Kommissur konnte nicht gefunden werden.





APo	Area praeoptica	Nlla	Nervus lineae lateralis anterioris
BO	Bulbus olfactorius	NG	Nucleus glomerulosus
CC	Crista cerebellaris	NIn	Nucleus interpeduncularis
Cans	Commissura ansulata	tDx	Tractus zum Dx
Chor	Commissura horizontalis	Tel	Telencephalon
Cinf	Commissura infima Halleri	tgs	Tractus gustatorius secundarius
Co	Chiasma opticum	TLat	Torus lateralis
Cor	Corpus cerebelli	tca	Tractus cerebellaris anterior
Cpop	Commissura postoptica	tmca	Tractus mesencephalo-cerebellaris anterior
Cpos	Commissura posterior	TO	Tectum opticum
Ctec	Commissura tecti	TL	Torus longitudinalis
Cven	Commissura ventralis	TS	Torus semicircularis
Dx	neues Areal der Area dorsalis telencephali	ttb	Tractus tectobulbaris
EG	Eminentia granularis	ttbc	Tractus tectobulbaris cruciatus
fai	Fibrae arcuatae internae	ttbr	Tractus tectobulbaris rectus
flm	Fasciculus longitudinalis medialis	Val	Valvula cerebelli
flt	Fasciculus lateralis telencephali	vot	Tractus opticus ventromedialis
fmt	Fasciculus medialis telencephali	II	Nervus opticus
fr	Fasciculus retroflexus	III	Nervus oculomotorius
H	Hypophysis	IV	Nervus trochlearis
LIH	Lobus inferior hypothalami	V	Nervus trigeminus
ll	Lemniscus lateralis	VII	Nervus facialis
LX	Lobus vagi	VIII	Nervus octavus
mot	Tractus olfactorius medialis	X	Nervus vagi

Abbildung 4.16: Polarisationsatlas von *Sicyopterus japonicus*

Darstellung der Fasertrakte von *Sicyopterus japonicus* als Atlas von rostral nach kaudal mittels Polarisationsmikroskopie. Querschnitte durch das a-c) Telencephalon, d-e) Diencephalon, f-i) Mesencephalon und j-n) Rhombencephalon. Senkrecht zur Querschnittsebene verlaufene Trakte sind dunkel dargestellt und horizontal verlaufende Fasern und Kommissuren sind farblich abgebildet. Abkürzungen sind in der Legende angegeben. Maßstab 500 µm.



4.1.3 Darstellung des Gehirns von *Valenciennesia strigata* in der optischen Projektionstomographie (OPT)

Die optische Projektionstomographie gehört zu den 3D Methoden mittels der das Gehirn, die Hirnnerven und myelinisierte Fasern dargestellt werden können, ohne histologische Schnitte anzufertigen. Abb. 4.17 stellt sechs Rekonstruktionen des Gehirns von *Valenciennesia strigata* in verschiedenen Ebenen dar. Dabei zeigen die Abb. 4.17 a-c die drei möglichen äußeren Ansichten lateral (Abb. 4.17 a), dorsal (Abb. 4.17 b) und ventral (Abb. 4.17 c). Die Abb. 4.17 d-f repräsentieren virtuelle Sagittal- (Abb. 4.17 d) und Horizontalebene (Abb. 4.17 e-f). Dabei stellt die Abb. 4.17 e eine ventrale Ebene und die Abb. 4.17 f eine dorsale Ebene dar.

Anhand der externen Morphologie des Gehirns von *Valenciennesia strigata* können die primären sensorischen Zentren identifiziert werden. Der Bulbus olfactorius (BO) erhält olfaktorische Projektionen vom Nasenepithel mittels des Nervus olfactorius (I). Die olfaktorischen Loben liegen rostro-ventral des Telencephalons. Bei *V. strigata* ist der BO relativ gering ausgeprägt. Dafür zeigt sich das visuelle Zentrum, das Tectum opticum, als prominente dorsale Loben auf dem Mittelhirn. Retinale Projektionen werden über den Nervus opticus (II), zum Tectum opticum transportiert. Dabei kreuzt der optische Nerv vor dem Eintritt ins Diencephalon. Diese Kreuzung wird als Chiasma opticum (Co) bezeichnet und ist gut in der Ventralansicht (Abb. 4.17 c) zu erkennen. Die interne Gustatorik wird im Vagus Lobus (LX) verarbeitet, der in dieser Spezies eine große Ausformung auf der Medulla oblongata (MO) bildet (Abb. 4.17 a). Gustatorische Informationen erreichen den Lobus über den Nervus vagi (X), der die Kiemenbögen innerviert. Der Facialis Lobus, der die externe Gustatorik verarbeitet, ist in der äußeren Ansicht des Gehirns nicht zu erkennen. Jedoch kann mit dem Torus lateralis, der rostro-lateral des Inferioren Lobus (LIH) liegt (Abb. 4.17 c), das tertiäre gustatorische Kerngebiet abgebildet werden. Während das visuelle und gustatorische System in *V. strigata* gut entwickelt sind, sind das olfaktorische System und das mechanosensorische Seitenliniensystem gering ausgeprägt. Die Seitenlinie projiziert über die anterioren und posterioren (NIIp) Seitenliniennerven zur Crista cerebellaris, die kaudal des Corpus cerebelli (Cor) und rostral des Vagus liegt. In der OPT kann die Crista cerebellaris nur als kleine Wölbung zwischen diesen beiden Gebieten erkannt werden.

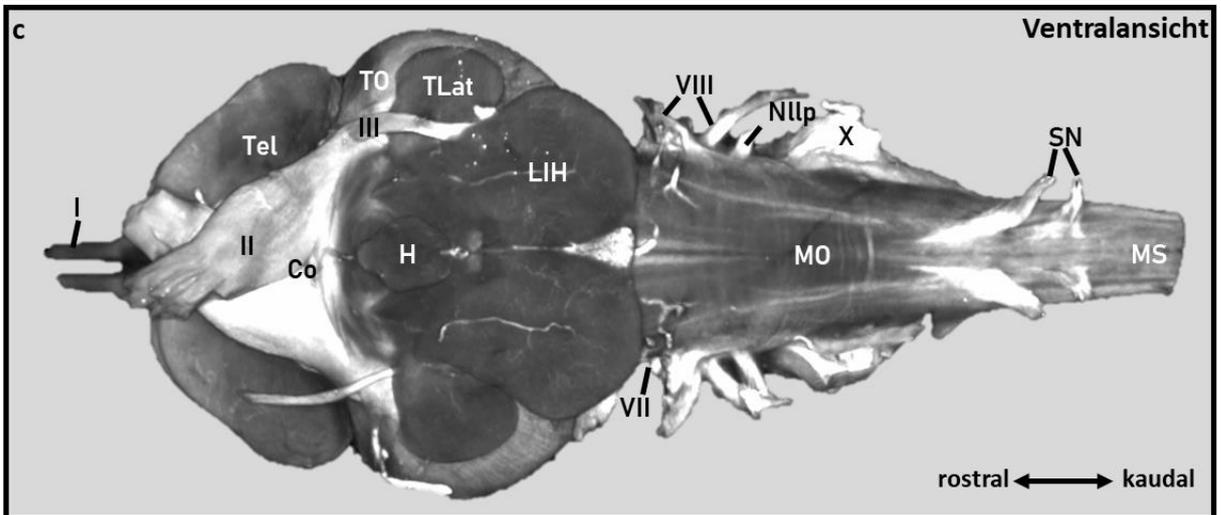
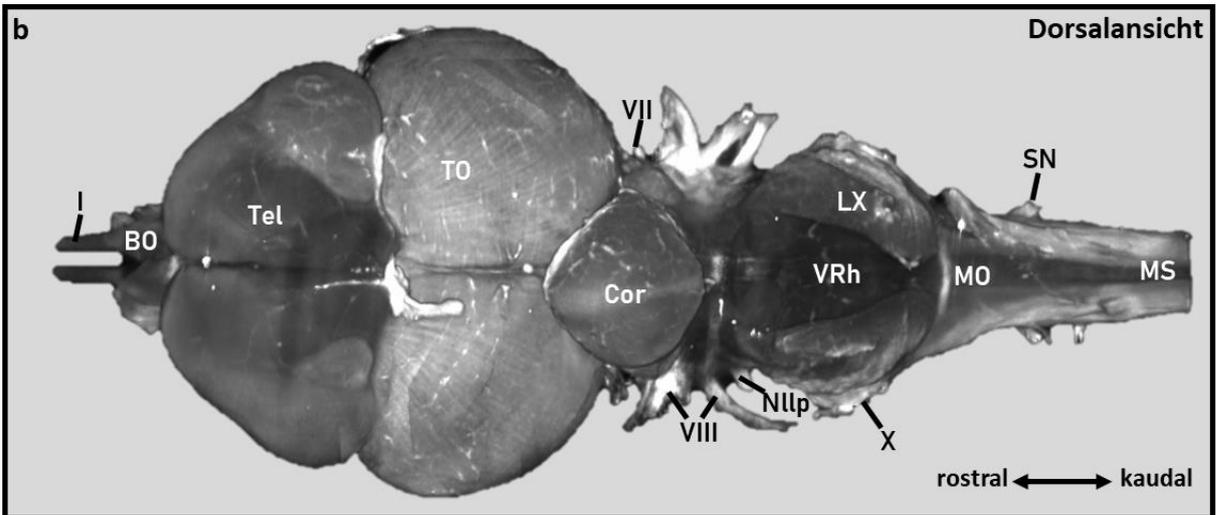
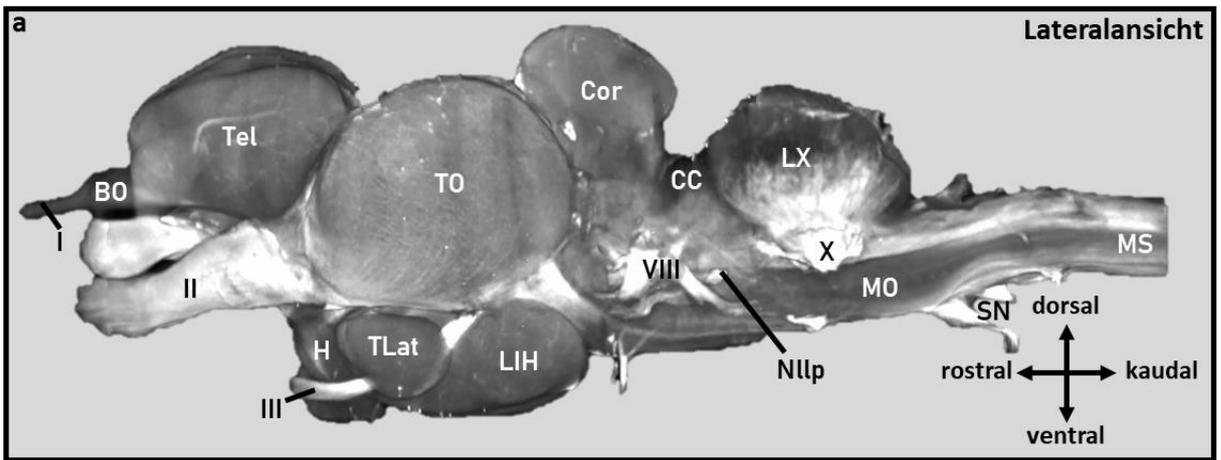
Die OPT bietet zudem die Möglichkeit die Kranialnerven und Spinalnerven (SN) dreidimensional abzubilden (Abb. 4.17). Dargestellt sind der Nervus olfactorius (I), Nervus



opticus (II), Nervus oculomotorius (III), Nervus facialis (VII), Nervus octavus (VIII) und der Nervus vagi (X). In der Horizontalebene der Abb. 4.17 f kann zudem die Kreuzung des Nervus trochlearis (IV) dargestellt werden.

Mittels der Sagittalansicht kann der Verlauf des Trakts zum Dx (tDx) visualisiert werden (Abb. 4.17 d). Dieser verläuft vom ventralen Diencephalon zum Dx im posterioren Telencephalon. Zudem sind eintretende Fasern ins Tectum opticum und das Corpus cerebelli zu erkennen, sowie zahlreiche Kommissuren im Hirnstamm. Die medullären Kommissuren können in der ventralen Horizontalebene (Abb. 4.17 e) besser abgebildet werden. Eine prominente Kommissur im Grundelgehirn bilden die Fasern der Fibrae arcuatae internae (fai), die die octavolaterale Region miteinander verknüpft. Auf Höhe dieser Kommissur kann der eingetretene Facialis Nerv ebenfalls markiert werden. Neben den zahlreichen Kommissuren zeigen sich einige myelinisierte Fasern, die in den Vagus Lobus ziehen. Im Mittelhirn können die aufsteigenden Fasern des Tractus tectobulbaris (ttb) zum Tectum Opticum abgebildet werden. Etwas schwächer sind diese Fasern in der dorsalen Horizontalebene zu erkennen (Abb. 4.17 f). Dafür kann in dieser Ebene die Kreuzung des Nervus trochlearis im kaudalen Mesencephalon gezeigt werden, sowie die Commissura posterior (Cpos) im Übergang vom Mesencephalon zum Diencephalon.

Das Gehirn von *V. strigata* besitzt zahlreiche myelinisierte Trakte und kleinere Fasern, die nicht alle in den gezeigten Ebenen beschriftet werden können. Dafür sind weitere Abbildungen notwendig, aber dennoch zeigt die Abb. 4.17 den Vorteil der OPT, gegenüber der Kresylviolett Färbung und der Polarisationsmikroskopie. Diese 3D Methode stellt damit eine gute Ergänzung zu histologischen Schnitten dar und ermöglicht somit weitere Einblicke in die Organisation des Grundelgehirns.



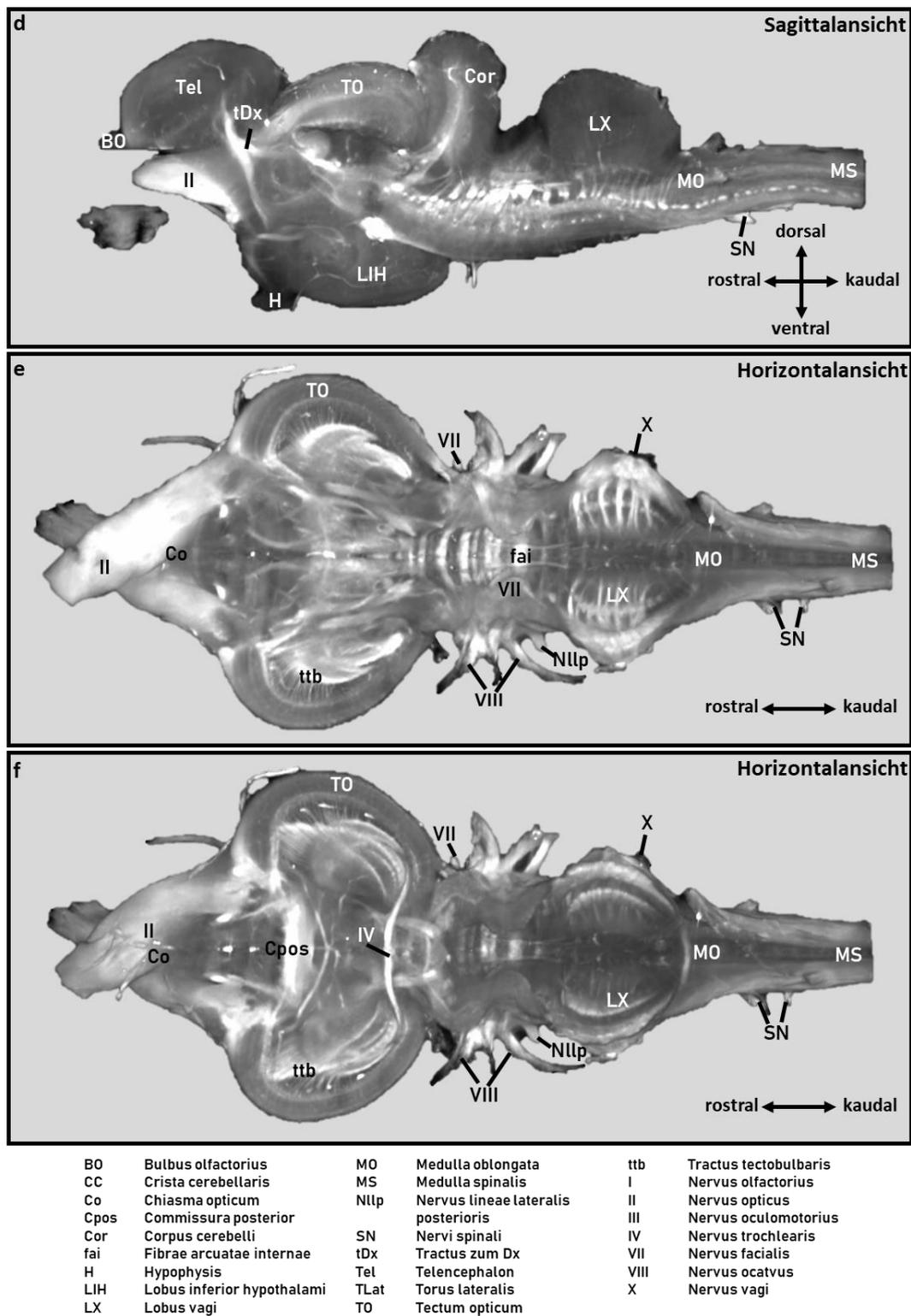


Abbildung 4.17: OPT Ansichten des Gehirns von *Valenciennesa strigata*

Darstellung der 3D Rekonstruktion des Gehirns von *Valenciennesa strigata* im Alpha Blending, rekonstruiert aus den Aufnahmen der optischen Projektionstomographie. Externe Morphologie des Gehirns in der a) Lateralansicht, b) Dorsalansicht und c) Ventralansicht. Interne Morphologie des Gehirns repräsentiert durch eine d) Sagittalebene und zwei e-f) Horizontalebene. Das Gehirn ist dunkel dargestellt, während myelinisierte Fasern und Nerven hell abgebildet sind. Die externen Ansichten zeigen die Eintrittsstellen der Hirnnerven. Die Sagittal- und Horizontalebene bilden Faserverläufe im Gehirn ab. Abkürzungen sind in der Legende angegeben.



Kapitel 4.2: Volumenvergleich von Strahlenflossern und Grundeln

4.2.1 Das „Mittelwert Actinopterygii Gehirn“

Mittels der BFI Methode konnte bei rund 200 verschiedenen Strahlenflossern das Gesamtgehirnvolumen und zehn weitere Gehirngebiete volumetrisch untersucht und verglichen werden. Als Grundlage für den Vergleich wurde aus einem reduzierten Datensatz ein Mittelwert für jedes der zehn gemessenen Hirngebiet berechnet. Damit die Grundeln in dem Mittelwert mit über 60 Arten nicht überrepräsentiert sind und somit den Mittelwert eines Gehirnareals in seiner Größe positiv oder negativ zu beeinflussen, wurde ihre Anzahl auf elf Arten begrenzt. In dieser Analyse wurden 166 Arten aus 81 Familien aus 35 Ordnungen berücksichtigt.

Als Grundlage für die Volumenverhältnisse der einzelnen Gebiete zueinander wurde ein „Mittelwert Gehirn“ der Actinopterygii gebildet. Dazu wurde für jedes Individuum eine Matrix erstellt bei der jedes Hirnareal mit allen anderen Gebieten verglichen wurde. Aus den Verhältnismatrizen aller Individuen wurde der Mittelwert gebildet. Abb. 4.18 zeigt die \log_{10} -Werte der Verhältnisse aller Gebiete zueinander in der entsprechenden Matrix. Positive Werte sind als rote Felder und negative Verhältnisse in blau Felder dargestellt. Werte um Null repräsentieren gleichgroße Gebiete. Unterhalb der Diagonalen befinden sich die gespiegelten Werte mit umgekehrten Vorzeichen. Das Verhältnis von Tel/OB entspricht einem Wert von 1,33, was bedeutet, dass das Telencephalon ca. 21-mal größer als der Bulbus ist, da $10^{1,33} \approx 21,38$ ist. Telencephalon, Tectum opticum, Inferiorer Lobus und Cerebellum bilden die Großgebiete des Gehirns. Die restlichen Areale sind eher kleinere Gebiete, die jedoch teilweise große Unterschiede im Volumen besitzen können. Mit diesen Werten kann ein „Mittelwert Fischgehirn“ erstellt werden, das als Vergleichsbasis dient.



Mittelwert Actinopterygii Gehirn										
	OB	Tel	TO	TL	TLat	IL	Cer	CC	FL	VL
OB		1,33	1,4	-0,39	-0,35	0,97	1,2	-0,02	-0,72	-0,1
Tel	-1,33		0,07	-1,72	-1,71	-0,42	-0,11	-1,31	-2,02	-1,45
TO	-1,4	-0,07		-1,82	-1,8	-0,51	-0,18	-1,4	-2,11	-1,55
TL	0,39	1,72	1,82		0,01	1,31	1,6	0,37	-0,3	0,28
TLat	0,35	1,71	1,8	-0,01		1,3	1,59	0,38	-0,33	0,25
IL	-0,97	0,42	0,51	-1,31	-1,3		0,31	-0,9	-1,65	-1,06
Cer	-1,2	0,11	0,18	-1,6	-1,59	-0,31		-1,2	-1,89	-1,32
CC	0,02	1,31	1,4	-0,37	-0,38	0,9	1,2		-0,65	-0,1
FL	0,72	2,02	2,11	0,3	0,33	1,65	1,89	0,65		0,57
VL	0,1	1,45	1,55	-0,28	-0,25	1,06	1,32	0,1	-0,57	

Abbildung 4.18: Mittelwert Matrix des Actinopterygii Gehirns

Volumenverhältnisse der untersuchten Gehirngebiete zueinander im „Mittelwert Actinopterygii Gehirn“. Die dargestellten Werte repräsentieren die \log_{10} -transformierten Werte. Rote Felder entsprechen positiven Werten und blaue Felder negativen Werten.

4.2.2 Vergleich der Familien mit dem „Mittelwert Gehirn“

In Tab. 4.1 wurden alle untersuchten Familien mit dem zuvor berechneten Mittelwert der Actinopterygii verglichen. Dazu wurde aus allen Individuen der jeweiligen Familie ein Mittelwert für jedes Gebiet berechnet, welches mit dem Mittelwert der Actinopterygii verglichen wurde. Der Wert in den Feldern entspricht der Subtraktion des dekadischen Logarithmus des Verhältnisses des einzelnen Gebietes in Bezug auf das Gesamtgehirn vom Mittelwert der Actinopterygii. Dabei repräsentieren rote Felder größere Verhältnisse bei den Familien und blaue Felder kleinere Verhältnisse. Die Farbintensität wird hierbei durch den Größenunterschied bestimmt. Je deutlicher der Unterschied, desto intensiver die Färbung des Feldes. Ist das Verhältnis nahezu gleich sind die Felder weiß. Die Familien wurden ihrer Systematik nach angeordnet. Untersucht wurden die zehn Hirngebiete Bulbus olfactorius (OB), Telencephalon (Tel), Tectum opticum (TO), Torus longitudinalis (TL), Torus lateralis (TLat), Inferiorer Lobus (IL), Cerebellum (Cer), Crista cerebellaris (CC), Facialis Lobus (FL) und Vagus Lobus (VL). Nicht messbare Werte kennzeichnet ein Strich.

Der Bulbus olfactorius ist besonders gut entwickelt (0,64-1,25) in den basalen Actinopterygii. Zu ihnen gehören die Polypteriformes, Acipenseriformes, Lepisosteiformes. Außerdem besitzen die Elopomorpha einen stark vergrößerten OB. Große olfaktorische Bulben sind



ebenfalls bei den Pseudopimelodidae (0,69), Channidae (0,57) und Mastacambelidae (0,77) vorhanden. Weiterhin ist ein überdurchschnittlich großer OB in einigen anderen Ordnungen/Familien vorhanden, z. B. Siluriformes, Butidae, Antennariidae und Percidae. Im Gegensatz dazu stehen die Callionymidae (-0,75), Gobiesocidae (-0,62), Trichonotidae (-1,1), Balistidae (-0,65) und Monacanthidae (-0,86) deren OB sehr klein ist.

Das Telencephalon zeigt ein einheitliches Muster, deren Werte um Null herum ($\pm 0,2$) liegen. Kleinere positive Abweichungen sind in den Familien Notopteridae (0,27), Zanclidae (0,23) und Lutjanidae (0,29) vorhanden. Während negative Werte in den Familien Cobitidae (-0,3), Salmonidae (-0,35) und Pegasidae (-0,33) auftreten. Das größte Telencephalon ist in den Polypteridae (0,37) und das kleinste in den Esocidae (-0,45) zu finden.

Ein ebenfalls homogenes Muster liegt beim Tectum opticum vor. Nur wenige Gruppen weisen ein deutlich kleineres Tectum auf, wie die Polypteridae (-0,61), Mormyridae (-0,77) oder die meisten Familien der Siluriformes. Stark positive Werte hingegen sind nicht vorhanden. Geringfügige Vergrößerungen des TO ($< 0,3$) treten bei den Syngnathiformes, Tripterygiidae und Osteoglossidae auf.

Die nächsten beiden Spalten beinhalten die beiden kleineren Mittelhirn Strukturen Torus longitudinalis (TL) und Torus lateralis (TLat). Der TL zeigt häufiger deutliche Abweichungen vom Mittelwert, wohingegen der TLat ein uniformes Muster aufzeigt. Eine deutliche Vergrößerung des TL tritt in den Lepisosteidae (0,66), Notopteridae (0,79), Pantodontidae (0,62), Holocentridae (0,57), Apogonidae (0,55), und Mugilidae (0,73) auf. Hohe negative Werte sind in den Pegasidae (-0,83), Gobiesocidae (-0,84), Labridae (-0,64) und Ammodytidae (-0,69) vorhanden. Der TLat der Otophysi, mit Ausnahme der Gastromyzontidae, ist größer als der Durchschnitt. Außerdem besitzen die Chilodontidae der Characiformes (0,63) den höchsten Wert für den TLat. Die basalen Strahlenflosser, hingegen, haben einen kleineren TLat. Innerhalb der Acanthopterygii bestehen im TLat nur geringe Abweichungen ($\pm 0,44$).

Die basalen Actinopterygii kennzeichnet ein kleiner Inferiorer Lobus. Stark negative Werte bis zu -1,23 sind in den Holostei (-0,42), Elopomorpha (-0,27; -0,53) und den Osteoglossomorpha (-0,3; -0,63; -1,23) zu finden. Ebenfalls einen kleinen IL besitzen die Cypriniformes. In den restlichen Otophysi ist der IL vergleichbar mit dem errechneten Mittelwert. Ausnahmen bilden hier die zwei Familien Loricariidae und Apternotidae mit einem verkleinerten IL. Schwach positive Werte sind in nahezu allen höheren Teleostei vorhanden.



Wie die anderen Hauptgehirnstrukturen auch, bestehen im Cerebellum keine extremen Abweichungen vom Mittelwert. Jedoch zeigen sich hier gruppenspezifische Muster. Ein großes Cerebellum besitzen neben den Otophysi, mit Ausnahme der Characiformes, die Eupercaria (ohne Labriformes und Lophiiformes). Die Ordnungen Batrachiodiformes, Gobiiformes, Syngnathiformes und die Familien Opistognathidae und Trichonotidae repräsentieren Gruppen mit einem kleinen Cerebellum. Ein hoher positiver Wert (0,5) tritt in den Mormyridae auf und der höchste negative Wert ist bei den Lophiiformes (-0,63) zu finden.

Das primäre Seitenlinienzentrum ist die Crista cerebellaris (CC). Dieses Gebiet zeigt häufige Abweichungen vom Mittelwert. Mit Ausnahme der Gastromyzontidae, besitzen alle Otophysi positive Werte. Auch manche basalen Gruppen (z. B. Lepisosteidae (0,4), Congridae (0,45), Pantodontidae (0,39) oder Notopteridae (0,37)), sowie einige Acanthopterygii (z. B. Batrachiodidae (0,4), Helostomatidae (0,43) oder Mugilidae (0,47) weisen eine überdurchschnittlich große CC auf. Hohe negative Werte treten nur bei den Stachelflossern auf (z. B. bei den Callionymidae (-0,55), Pegasidae (-0,87) und Blenniidae (-0,69)).

Die zuletzt untersuchten Strukturen sind die beiden primären Geschmackszentren Facialis Lobus (FL) und Vagus Lobus (VL), welche extreme gruppenspezifische Muster zeigen. Die Ordnungen Cypriniformes, Siluriformes und Gadiformes besitzen in beiden Arealen hohe positive Werte. Zusätzlich haben die Chilodontidae einen vergrößerten VL. Viele Familien sind durch einen kleinen FL und VL charakterisiert. Zu den Gruppen mit einem besonders kleinen FL gehören die Bothidae (-0,73), Gobiesocidae (-0,65), Zanclidae (-0,9), Kuhlidae (-0,7) und Monacanthidae (-0,74). Hohe negative Werte des VL sind z. B. in den Osteoglossidae (-0,78), Notopteridae (-0,83), Lutjanidae (-0,95) und Pomacanthidae (-0,61) vorhanden.

Ein Blick auf die Gobiiformes zeigt, dass diese Ordnung keine extremen Volumenunterschiede im Vergleich zu dem „Mittelwert Gehirn“ der Strahlenflosser aufweist, wie z. B. der FL der Siluriformes oder der OB der Polypteriformes. Der OB der Gobiiformes zeigt sowohl positive, als auch negative Werte auf. Während die Eleotriden als auch die Gobiiden einen kleineren Bulbus als der Durchschnitt besitzen, haben die Butiden einen größeren Bulbus olfactorius. Dabei entspricht der Wert von 0,5 einem 3-mal größeren OB. Die Größe des Bulbus der Oxuderciden ist gleich dem Mittelwert der Actinopterygii. Das Telencephalon und das Tectum opticum zeigen für alle vier Familien Werte um Null, sodass die Größe dieser beiden Gebiete dem Durchschnitt der Strahlenflosser entspricht. Die beiden mesencephalen Kerngebiete TL



und TLat sind bei den Eleotridae (TL -0,09 und TLat -0,1) geringfügig kleiner. Bei den Butidae sind diese Strukturen geringfügig größer (TL 0,08 und TLat 0,09). Die Oxudercidae zeigen Werte um Null herum (TL 0,01 und TLat 0,06). Eine deutlichere Tendenz zu einem vergrößerten TL und TLat besitzen die Gobiidae mit Werten von 0,24 (TL) und 0,3 (TLat).

Der IL der Gobiiformes ist ebenfalls durchschnittlich groß, während das Cerebellum aller Grundelfamilien verkleinert ist. Innerhalb der Grundeln haben die Butiden das größte Cerebellum mit einem Wert von -0,17, wohingegen die Oxuderciden mit -0,26 das kleinste Cerebellum besitzen.

Die Crista cerebellaris ist das Gebiet mit der größten Variation bei den Grundeln. Drei der vier Familien haben eine kleinere CC. Während der Wert der Eleotriden eine leichte negative Tendenz zeigt, ist dieses Gebiet bei den Oxuderciden (-0,22) und Gobiiden (-0,49) deutlich verkleinert. Im Gegensatz dazu haben die Butidae eine doppelt so große CC ($\log 0,31 \approx 2,04$) wie der Durchschnitt.

Die im Hirnstamm befindlichen primären gustatorischen Zentren FL und VL zeigen bei allen Gobiiformes positive Werte. Beim FL belaufen sich die Werte von 0,08 (Gobiidae) bis zu 0,23 (Butidae) und beim VL von 0,19 (Butidae) bis zu 0,33 (Gobiidae).

Der Volumenvergleich der Gobiiformes mit den Actinopterygii zeigt kein spezifisches Muster in den Volumina der verschiedenen Hirngebiete. Auffällig ist allein das verkleinerte Cerebellum, sowie die positiven Werte für die gustatorischen Zentren FL und VL. Jedoch ist auch dies nicht spezifisch für Grundeln. Kleinere Cerebelli tauchen in mehreren Gruppen auf, z. B. bei den Pantontidae (-0,3), Batrachioidiformes (-0,34) oder Lophiiformes (-0,63). Gleiches gilt auch für den FL und VL. Hier stechen vor allem die Cypriniformes, Siluriformes und Gadiformes hervor, die über ein besonders ausgeprägtes Geschmackssystem verfügen. Bei den anderen Gehirnarealen und Kerngebieten sind die Abweichungen vom Mittelwert nur gering.

Darüber hinaus ist zu erkennen, dass es grundsätzlich wenig Muster in Volumenverteilungen innerhalb taxonomischer Gruppe gibt, vor allem innerhalb der Acanthopterygii. Insbesondere die großen Gebiete wie das Telencephalon, Tectum opticum oder Cerebellum weisen nur selten größere Abweichungen vom Mittelwert aller Strahlenflosser auf. Größere Variationen treten eher in den kleineren sensorischen Arealen auf.



Tabelle 4.1: Volumenvergleich aller Familien mit dem Mittelwert der Actinopterygii

Tabellarische Auflistung der Volumenunterschiede der Hirnareale aller Familien verglichen mit dem Mittelwert Actinopterygii Gehirn. Dazu wurde der Mittelwert des jeweiligen Gebietes der Familie, bezogen auf das Gesamtgehirn, ermittelt und der Mittelwert der Actinopterygii subtrahiert. Die Werte sind als log₁₀-Werte angegeben. Positive Werte (rot) geben größere Verhältnisse und negative Werte (blau) kleinere Verhältnisse innerhalb der Familie an. Nicht messbare Werte sind mit einem Strich gekennzeichnet. Die Anzahl der untersuchten Arten pro Familie ist ebenfalls dargestellt. Grundeln sind grau hinterlegt.

Familien / Mittelwert der Actinopterygii															
Division	Ordnung	Familie	Nr. Ind.	OB	Tel	TO	TL	Tlat	IL	Cer	CC	FL	VL		
Cladistia	Polypteriformes	Polypteridae	2	1,10	0,38	-0,61	-	-	-	-0,14	0,14	-	-		
Chondrostei	Acipenseriformes	Polyodontidae	1	0,64	-0,25	-0,37	-0,08	-0,44	-	0,20	-	-	-		
		Acipenseridae	1	0,75	-0,13	-0,38	-	-	-	0,04	-	-	-		
Holostei	Lepisosteiformes	Lepisosteidae	1	0,87	0,07	-0,16	0,66	-	-0,42	0,10	0,40	-	-		
Elopomorpha	Anguilliformes	Muraenidae	2	1,03	0,21	-0,11	-0,44	-0,06	-0,27	-0,16	-0,21	-0,03	-0,21		
		Ophichthidae	1	1,25	0,24	-0,4	0,10	-0,47	-	-0,02	-0,05	0,16	-0,26		
		Congridae	1	0,96	0,02	-0,15	0,20	-0,24	-0,53	0,15	0,45	-0,17	-0,36		
Osteoglossomorpha	Osteoglossiformes	Pantodontidae	1	-	0,14	0,08	0,62	-0,29	-0,3	-0,3	0,39	0,11	-0,24		
		Osteoglossidae	1	-0,02	-0,02	0,21	-	-	-0,06	-0,14	-0,22	-0,36	-0,78		
		Notoperidae	2	-	0,27	-0,09	0,79	-0,36	-0,63	0,13	0,37	-0,38	-0,83		
		Mormyridae	4	-0,36	-0,2	-0,77	-	-	-1,23	0,50	-	-	-		
Gymnarchidae	Gymnarchidae	Gymnarchidae	1	-0,01	0,12	-0,45	-	-	-	-0,23	-	-	-		
		Cyprinidae	8	0,26	-0,19	0,04	0,28	0,20	-0,13	0,15	0,30	0,50	0,63		
		Gyrinocheilidae	1	0,10	0,07	0,05	0,00	0,35	-0,77	0,17	0,13	0,45	0,42		
Cypriniformes	Cypriniformes	Cobitidae	1	-	-0,3	0,05	-0,34	-	-	0,01	0,24	1,17	0,67		
		Gastromyzontidae	1	0,44	-0,05	-0,09	-0,39	-0,28	-0,36	-0,24	-0,1	0,97	0,05		
		Chilodontidae	1	0,16	-0,11	0,18	0,31	0,63	0,05	-0,2	0,23	-0,09	0,63		
		Lebiasinidae	1	0,11	0,00	0,11	-0,13	0,44	0,07	-0,27	0,08	-0,5	0,17		
Characiformes	Characiformes	Characidae	3	0,22	0,00	0,13	0,14	0,24	-0,08	-0,09	0,17	-0,12	0,06		
		Callichthyidae	3	0,33	-0,06	-0,13	0,00	0,07	0,03	0,07	0,35	1,27	0,95		
		Loricariidae	5	0,34	0,08	-0,13	0,08	0,32	-0,3	0,04	0,31	1,09	0,27		
Siluriformes	Siluriformes	Bagridae	1	-	0,13	-0,33	0,06	0,42	-0,05	0,14	0,50	1,35	0,26		
		Erethistidae	1	-	0,03	-0,61	-0,11	-	-0,01	-0,03	0,35	1,66	0,55		
		Mochokidae	2	0,26	0,12	-0,29	0,18	0,28	-0,03	0,25	0,43	1,28	0,32		
		Heteropneustidae	1	-	0,11	-0,47	-0,09	0,24	0,01	0,17	0,62	1,32	0,30		
		Doradidae	1	0,49	0,11	-0,51	0,00	0,36	0,10	0,14	0,36	1,52	0,60		
		Pimelodidae	1	0,14	-0,04	0,02	0,16	-	-	0,12	0,08	0,84	-0,06		
		Pseudopimelodidae	1	0,69	0,17	-0,73	-0,41	0,11	0,05	-0,03	0,38	1,45	0,05		
		Gymnotiformes	Gymnotiformes	Apteronotidae	1	0,06	-0,04	-0,46	0,15	0,17	-0,33	0,34	0,65	-0,26	-0,11
		Salmoniformes		Salmonidae	2	0,15	-0,35	0,10	0,49	0,05	-0,21	0,19	0,09	-0,23	-0,42
		Protacanthopterygii	Salmoniformes	Esocidae	1	0,17	-0,45	0,09	-0,06	-	-0,12	0,08	0,09	-	-
Paracanthopterygii	Gadiformes			Gadidae	1	-	-	-0,35	0,04	-	0,00	-0,1	1,25	0,74	
Acanthopterygii		Holocentiformes	Holocentridae	1	-0,35	0,15	0,07	0,57	-0,14	-0,03	0,16	0,10	-0,5	-0,57	
	Batrachoidiformes		Batrachoididae	1	0,39	-0,02	-0,26	-0,59	-0,26	-0,32	-0,34	0,40	-0,09	0,33	
Gobiaria	Kurtiformes	Kurtidae	1	-0,31	-0,09	0,19	0,55	-0,14	0,12	-0,15	0,23	-0,2	-0,26		
		Gobiiformes	Eleotridae	1	-0,26	0,00	0,09	-0,09	-0,1	0,12	-0,2	-0,05	0,11	0,23	
			Butidae	1	0,50	0,13	-0,05	0,08	0,09	0,03	-0,17	0,31	0,23	0,19	
			Oxudercidae	4	0,01	0,04	0,04	0,01	0,06	-0,08	-0,26	-0,22	0,17	0,27	
			Gobiidae	5	-0,27	0,05	0,08	0,24	0,30	0,09	-0,2	-0,49	0,08	0,33	
			Callionymidae	3	-0,75	-0,22	0,25	-0,55	0,22	0,30	-0,2	-0,55	-0,39	0,18	
		Syngnathiformes	Syngnathiformes	Pegasidae	1	-	-0,33	0,27	-0,83	-	0,29	-0,2	-0,87	-0,6	0,12
				Syngnathidae	3	-0,3	-0,13	0,19	-0,48	-	0,23	-0,23	-	-0,26	-0,35
				Anabantaria	Synbranchiformes	Mastacembelidae	1	0,77	-0,06	0,03	-0,13	-0,12	-0,05	0,05	-0,14
		Helostomatidae	1	0,09		-0,1	0,08	0,08	-0,16	-0,02	0,01	0,43	-0,04	-0,13	
Anabantiformes	Osphronemidae	3	0,13	0,00		0,08	-0,03	-0,02	-0,02	-0,09	0,23	-0,35	0,11		
Pleuronectiformes	Pleuronectiformes	Channidae	1	0,57	0,18	-0,04	-0,03	-0,21	-0,08	-0,04	0,06	0,26	-0,12		
		Bothidae	1	-	-0,25	0,17	-0,39	-0,44	0,23	-0,14	0,00	-0,73	-0,35		
Carangaria	Carangiformes	Rachycentridae	1	0,36	-0,07	-0,01	0,05	-0,31	0,05	0,14	0,00	-0,23	-0,27		
		Ovalentaria	Mugiliformes	1	0,20	-0,18	0,04	0,73	-0,13	-0,19	0,20	0,47	0,13	0,27	
Ovalentaria	Ovalentaria Incertae sedis	Opistognathidae	1	-0,37	-0,24	0,16	0,06	0,08	0,23	-0,22	-0,27	-0,51	0,05		
		Polycentridae	1	-0,15	-0,12	0,15	-0,03	0,05	0,00	-0,17	0,12	0,17	-		
		Pomacentridae	7	-0,52	0,07	0,16	0,18	-0,14	0,08	0,06	-0,09	-0,36	-0,19		
	Cichliformes	Cichliformes	Cichlidae	12	-0,03	0,04	0,10	0,04	0,11	0,10	-0,03	0,06	-0,29	0,22	
			Atheriniformes	Melanotaeniidae	2	0,02	-0,12	0,07	0,15	0,36	0,12	0,18	0,22	-0,37	-0,07
	Cyprinodontiformes	Cyprinodontiformes	Goodeidae	1	0,12	-0,05	-0,03	0,13	0,01	0,02	0,09	0,21	-0,24	0,23	
			Poeciliidae	4	0,01	-0,08	0,04	-0,07	-0,09	0,07	-0,01	0,14	-0,14	0,23	
	Beloniformes	Beloniformes	Zenarchopteridae	1	-0,09	-0,11	0,02	0,06	-0,07	0,12	0,04	0,22	0,25	0,12	
			Gobiesociformes	Gobiesocidae	1	-0,62	-0,01	0,21	-0,84	-0,29	0,18	-0,19	-	-0,65	0,10
	Blenniiformes	Blenniiformes	Tripterygiidae	1	-0,13	0,02	0,23	-0,01	-	0,12	-0,2	-	-0,35	-0,31	
Blenniidae			10	-0,53	0,04	0,10	-0,11	-0,18	0,11	-0,06	-0,6	-0,09	-0,4		
Eupercaria	Acanthuriformes	Zanclidae	1	-0,13	0,23	0,04	0,41	0,01	0,03	0,17	-0,03	-0,9	-0,46		
		Acanthuridae	2	-0,24	0,11	0,13	0,10	-0,1	-0,02	0,05	-	-0,6	-0,43		
	Centrarchiformes	Centrarchiformes	Centrarchidae	1	-0,12	-0,11	0,12	0,13	0,15	0,06	0,03	0,11	0,13	0,10	
			Cirrhitidae	4	-0,26	0,11	0,09	-0,03	-0,11	0,14	0,08	-0,25	-0,63	-0,53	
			Kuhliidae	1	0,15	-0,08	0,12	0,23	0,05	-0,03	0,19	-0,03	-0,7	-0,42	
	Chaetodontiformes	Chaetodontiformes	Chaetodontidae	1	-	0,05	0,12	0,35	0,02	0,08	0,20	0,01	-0,2	-0,53	
			Haemulidae	1	-0,16	0,20	-0,08	0,38	0,02	0,17	0,17	0,23	-0,28	0,33	
	Eupercaria Incertae sedis	Eupercaria Incertae sedis	Lutjanidae	1	0,36	0,29	-0,26	0,06	-0,39	0,19	0,10	0,04	-0,38	-0,95	
			Pomacanthidae	3	-0,31	0,17	-0,09	0,20	0,08	0,21	0,16	-0,09	-0,5	-0,61	
			Trichonotidae	1	-1,11	-0,15	0,17	-0,4	-	0,01	-0,26	-	-	-0,18	
Labriformes	Labriformes	Labridae	3	-0,42	0,03	0,12	-0,64	-0,01	0,36	-0,02	-0,38	-0,46	-0,38		
		Lophiiformes	Antennariidae	1	0,50	-0,01	0,19	-0,15	-0,16	-0,01	-0,63	-0,14	0,11	-	
Perciformes	Perciformes	Cottidae	2	0,10	-0,09	0,09	-0,01	-0,08	0,00	-0,13	-0,11	-0,09	0,17		
		Percidae	2	0,45	-0,21	0,13	0,25	-0,01	0,01	-0,09	0,28	-0,08	-0,06		
		Scorpenidae	2	0,34	0,07	0,17	0,10	-0,11	0,12	-0,17	-0,06	-0,25	-0,55		
		Serranidae	2	-0,25	0,09	0,07	0,00	-0,3	0,06	0,16	-0,03	-0,7	-0,36		
Tetraodontiformes	Tetraodontiformes	Balistidae	3	-0,65	0,21	0,02	-0,4	-0,09	0,27	-0,01	-0,33	-0,18	-0,06		
		Monacanthidae	3	-0,86	0,10	0,13	-0,27	-0,07	0,29	-0,07	-0,35	-0,74	-0,24		
		Tetraodontidae	4	-0,46	0,00	0,09	-0,48	-0,4	0,28	-0,07	-0,42	-0,55	-0,12		
Uranoscopiformes	Ammodytidae	1	-	-	0,19	-0,69	-	-0,22	0,09	-0,01	-	-			



4.2.3 Großgruppenvergleich der Actinopterygii

Zur besseren Übersicht der Volumenunterschiede zwischen Großgruppen wurden verschiedene VRT-Matrizen erstellt (Abb. 4.19). In Tab. 4.1 fallen besonders die Otophysi auf. Aufgrund dessen wird das Prinzip der VRT-Matrix mit Anwendungsbeispielen anhand dieser Gruppe erläutert. Im ersten Schritt wird für jedes Individuum eine eigene Matrix gebildet, bei der alle Hirngebiete miteinander verglichen werden. Aus allen Individuen Matrizen wird dann die abgebildete Mittelwert Matrix der Otophysi erstellt (Abb. 4.19 a). Gleiches gilt für die Mittelwert Matrix der Acanthopterygii (Abb. 4.19 b). Diese beiden Matrizen geben an, wie die Verhältnisse aller Gebiete zueinander sind, daher sind sie vergleichbar. Unterschiede dieser Gruppen werden in der VRT-Matrix deutlich. Für die VRT-Differenz-Matrix dieser beiden Gruppen (Abb. 4.19 c) werden die Werte der Acanthopterygii von denen der Otophysi subtrahiert. Positive Werte in den Spalten bedeuten, dass das Verhältnis der Otophysi größer ist als das der Acanthopterygii. Negative Werte geben ein kleineres Verhältnis an. Unterhalb der Diagonalen werden die Werte gespiegelt und weisen das umgekehrte Vorzeichen auf. Aus der VRT-Differenz-Matrix ergibt sich, dass die Otophysi durch einen großen Bulbus olfactorius, Crista cerebellaris, Facialis Lobus und Vagus Lobus charakterisiert sind. Dafür haben sie ein kleineres Telencephalon, Tectum opticum und Inferioren Lobus als die Acanthopterygii. Eine zufällige Eingruppierung der Individuen in die beiden Gruppen Otophysi und Acanthopterygii zeigt, dass zufällige Unterschiede in den Gebieten auf einem deutlich geringeren Niveau schwanken. Die so entstandene VRT-Differenz-Matrix zeigt in keinem Gebiet einen Unterschied (Abb. 4.19 d). Alle Zellen zeigen Werte um Null.

Als weiteres Anwendungsbeispiel wurden VRT-Differenz-Matrizen für den Lebensraum der Actinopterygii (Abb. 4.19 e) und Acanthopterygii (Abb. 4.19 f) erstellt. Dabei wurden die Arten in Salz- bzw. Süßwasser eingruppiert. Beide Matrizen zeigen das gleiche Muster. Bulbus olfactorius, Crista cerebellaris, Facialis und Vagus sind bei Süßwasserarten größer, und das Telencephalon, Tectum opticum und Inferiorer Lobus sind kleiner. Die Farbintensitäten der Actinopterygii sind dabei größer, was für größere Unterschiede in den Verhältnissen spricht. Ein Vergleich mit der VRT-Differenz-Matrix der Otophysi und Acanthopterygii, zeigte bereits ein ähnliches Muster, was nicht verwunderlich ist, da alle Otophysi Süßwasserbewohner sind.

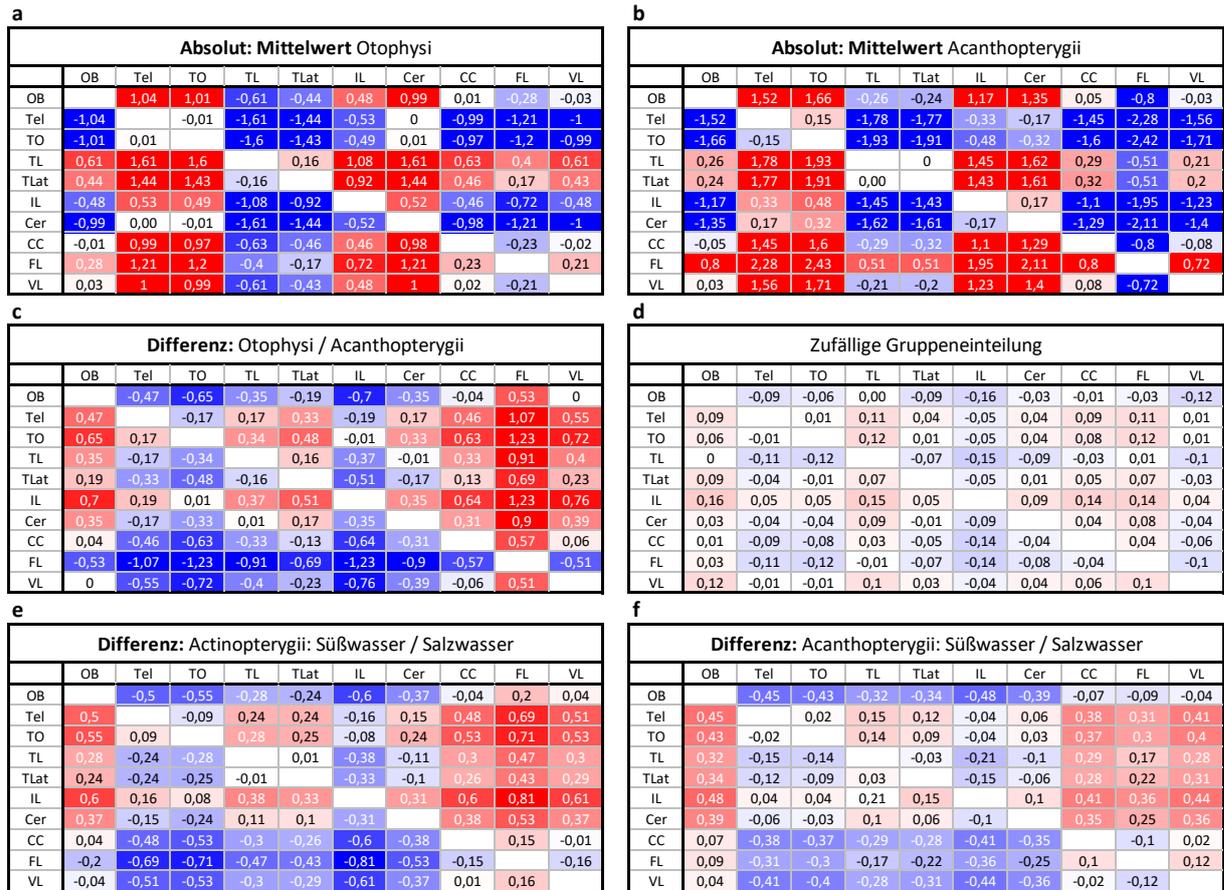


Abbildung 4.19: VRT-Matrizen als Anwendungsbeispiele bei gruppenweisen Vergleichen

a) Absoluter Mittelwert der Otophysi, b) Absoluter Mittelwert der Acanthopterygii, c) Differenz-Matrix der Otophysi und Acanthopterygii, d) zufällige Gruppenverteilung der gemessenen Werte, e) Differenz-Matrix der Süß- und Salzwasser Actinopterygii und f) Differenz-Matrix der Süß- und Salzwasser Acanthopterygii. Alle Verhältnisse sind als log₁₀-Werte angegeben. Rote Felder zeigen größere Verhältnisse und blaue Felder kleinere Verhältnisse an.

4.2.4 Vergleich von ökologischen Gruppen

Neben dem volumetrischen Vergleich aller Actinopterygii Familien mit dem Mittelwert der Strahlenflosser und dem obigen Gruppenvergleich wurden auch diverse morphologische Merkmale der Acanthopterygii untersucht. Dieser Vergleich testet morphologisch bedingte Unterschiede. Die Körpermorphologie kann dabei als Annäherung für ökologische Spezialisierungen genommen werden. Abb. 4.20 stellt die VRT-Matrizen für die Körperhöhe (Abb. 4.20 a), die Schwanzflossenform (Abb. 4.20 b), die Schwimmblase (Abb. 4.20 c), die Schwanzflossengröße (Abb. 4.20 d), den Beginn der Rückenflosse (Abb. 4.20 e) und die Augenröße (Abb. 4.20 f) dar. Aus den bestehenden Datensätzen wurden zwei Gruppen gebildet, die in etwa die gleiche Anzahl an Individuen haben, mit Ausnahme der Schwimmblase, da hier als Merkmal das Vorhandensein oder Fehlen der Schwimmblase



zugrunde liegt. Die Symbole in der oberen Ecke deuten an, welches Merkmal in den Zeilen und Spalten abgebildet ist.

Hochrückige Fische haben einen kleineren Bulbus olfactorius, Facialis und Vagus Lobus, während das Cerebellum und die Crista cerebellaris tendenziell größer sind (Abb. 4.20 a). Zudem zeigen das Tectum opticum und der Torus lateralis eine leichte Tendenz bei Fischen mit einer höheren Körperform kleiner zu sein.

Fische mit einer gegabelten Schwanzflosse zeigen ein ähnliches Muster wie hochrückige Fische (Abb. 4.20 b). Diese haben ebenfalls einen kleineren Bulbus, Facialis und Vagus, sowie ein größeres Cerebellum und eine größere Crista cerebellaris. Zudem scheint der Torus longitudinalis in dieser Gruppe größer zu sein, als bei Arten mit einer runden Schwanzflosse. Das Vorhandensein einer Schwimmblase geht ebenfalls mit einem kleinen Facialis und Vagus Lobus einher und einem größeren Cerebellum, sowie einer vergrößerten Crista cerebellaris (Abb. 4.20 c). Die verbleibenden Gebiete sind nahezu gleich groß und zeigen nur minimale Unterschiede.

Im Gegensatz zu den zuvor beschriebenen VRT-Matrizen ist das Muster der Schwanzflossengröße genau umgekehrt (Abb. 4.20 d). Fische mit einer großen Schwanzflosse haben einen größeren Bulbus, Facialis und Vagus. Das Cerebellum zeigt nur geringfügig negative Werte. Bei den verbleibenden Hirnarealen bestehen keine Unterschiede.

Es gibt auch Unterschiede bei der Position der Rückenflosse. Fische mit einer weit vorne ansetzenden Rückenflosse haben eine größere Crista cerebellaris (Abb. 4.20 e). Der Vagus zeigt zudem schwach positive Werte und der Bulbus schwach negative Werte. In den übrigen Gebieten sind die Verhältnisse nahezu gleich groß.

In der Augengröße in Bezug auf die Kopfgröße bestehen die geringsten Unterschiede. Lediglich die Crista cerebellaris und der Torus longitudinalis scheinen bei Fischen mit größeren Augen ein wenig größer zu sein.

Die meisten Grundeln sind in diesen Matrizen in folgende Gruppen eingeordnet: Abb. 4.20 a) geringere Körperhöhe, Abb. 4.20 b) runde Schwanzflosse, Abb. 4.20 c) keine Schwimmblase und Abb. 4.20 d) große Schwanzflosse. Da vor allem die beiden Merkmale Beginn der Rückenflosse (Abb. 4.20 e) und die Augengröße (Abb. 4.20 f) artspezifisch sind, können die Grundeln nicht als Einheit einer Gruppe zugeordnet werden.

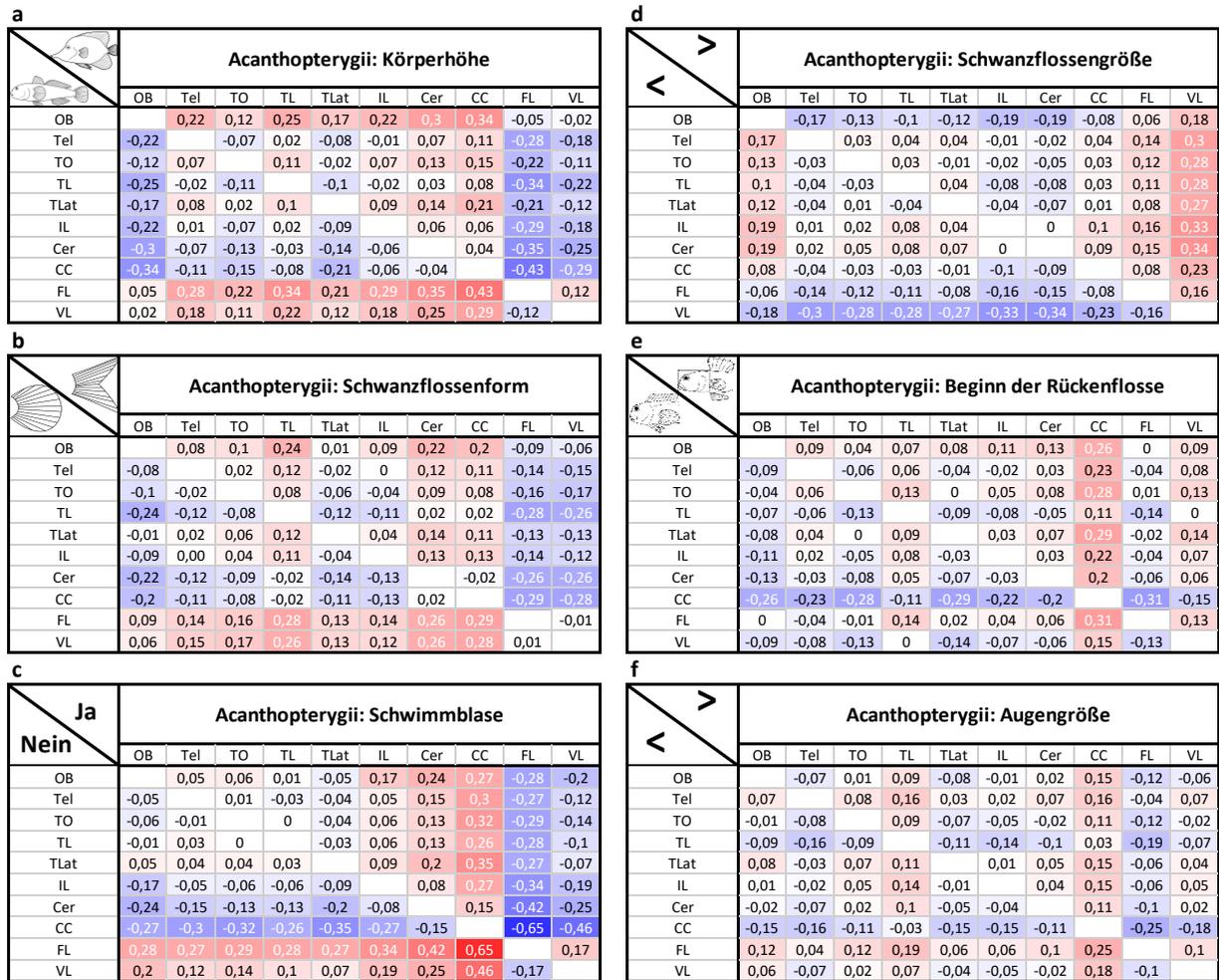


Abbildung 4.20: VRT-Differenz-Matrizen morphologischer Parameter der Acanthopterygii.

a) Körperhöhe, b) Schwanzflossenform (gegabelt oder rund), c) Vorhandensein einer Schwimmblase, d) Schwanzflossengröße, e) Beginn der Rückenflosse und f) Augengröße in Bezug auf die Kopfgröße. Die Symbole geben an welche Gruppe in den Spalten und welche in den Zeilen abgebildet ist. Alle Verhältnisse sind als log₁₀-Werte angegeben. Rote Felder zeigen größere Verhältnisse und blaue Felder kleinere Verhältnisse an.

Kapitel 4.3: Histologische Unterschiede zwischen Strahlenflossern und Grundeln

4.3.1 Telencephalon (Dx)

Innerhalb der Ordnung Gobiiformes zeigte sich im posterioren dorsalen Telencephalon eine histologische Besonderheit. An den DI grenzt ein aus verschiedenen Zell- und Faserschichten bestehendes Kerngebiet an. Solch ein strukturiertes Areal konnte bei keiner anderen Fischordnung identifiziert werden. Dieses Gebiet wurde Dx genannt, da nicht klar ist, zu welchem Areal es homolog ist. Die Histologie des Dx wird anhand von Querschnitten durch das Telencephalon von *Valenciennesa muralis* von rostral nach kaudal dargestellt (Abb. 4.21).



Zudem erfolgt eine Beschreibung der verschiedenen Zell- und Faserschichten (Abb. 4.22). Zur besseren Differenzierung wird die Kombination aus Zell- und Faserschicht hier als Untereinheit bezeichnet. Die einzelnen Untereinheiten werden von medial nach lateral nummeriert.

Im rostralen Bereich des Telencephalons besteht der Dx aus einer Untereinheit, der Untereinheit 1 (Abb. 4.21 a). Medial grenzt diese an den Dd und lateral an den Dl. Die ventrale Grenze wird durch den Dc gebildet. In der darauffolgenden Ebene treten zwei weitere Untereinheiten lateral zu der Untereinheit 1 auf, die als Untereinheit 2 und 3 bezeichnet werden (Abb. 4.21 b). Weiter kaudal auf Höhe des anterioren Dp tritt die Untereinheit 4 auf, die an den Dl angrenzt (Abb. 4.21 c). Auf dieser Ebene ist die Untereinheit 1 am breitesten, während die anderen drei Untereinheiten eher gleichförmig sind. Abb. 4.21 d zeigt einen Querschnitt durch die Mitte des Dx, in der alle vier Untereinheiten vollständig ausgeprägt sind. Dabei bleibt die Untereinheit 1 am breitesten. Die medial gelegene Untereinheit 1 wird auf Höhe des optischen Trakts (to) deutlich kleiner (Abb. 4.21 e). Hier bildet die benachbarte Untereinheit 2 ventral eine deutliche Beule aus und der Dx erscheint als prominente Struktur in der Area dorsalis. Im posterioren Bereich des Telencephalons besteht der Dx noch aus drei Untereinheiten, wobei die Untereinheit 1 nicht mehr zu erkennen ist (Abb. 4.21 f). Die Untereinheit 2 ist nur noch als schmale Struktur vorhanden, während die Untereinheiten 3 und 4 verbreitert sind.

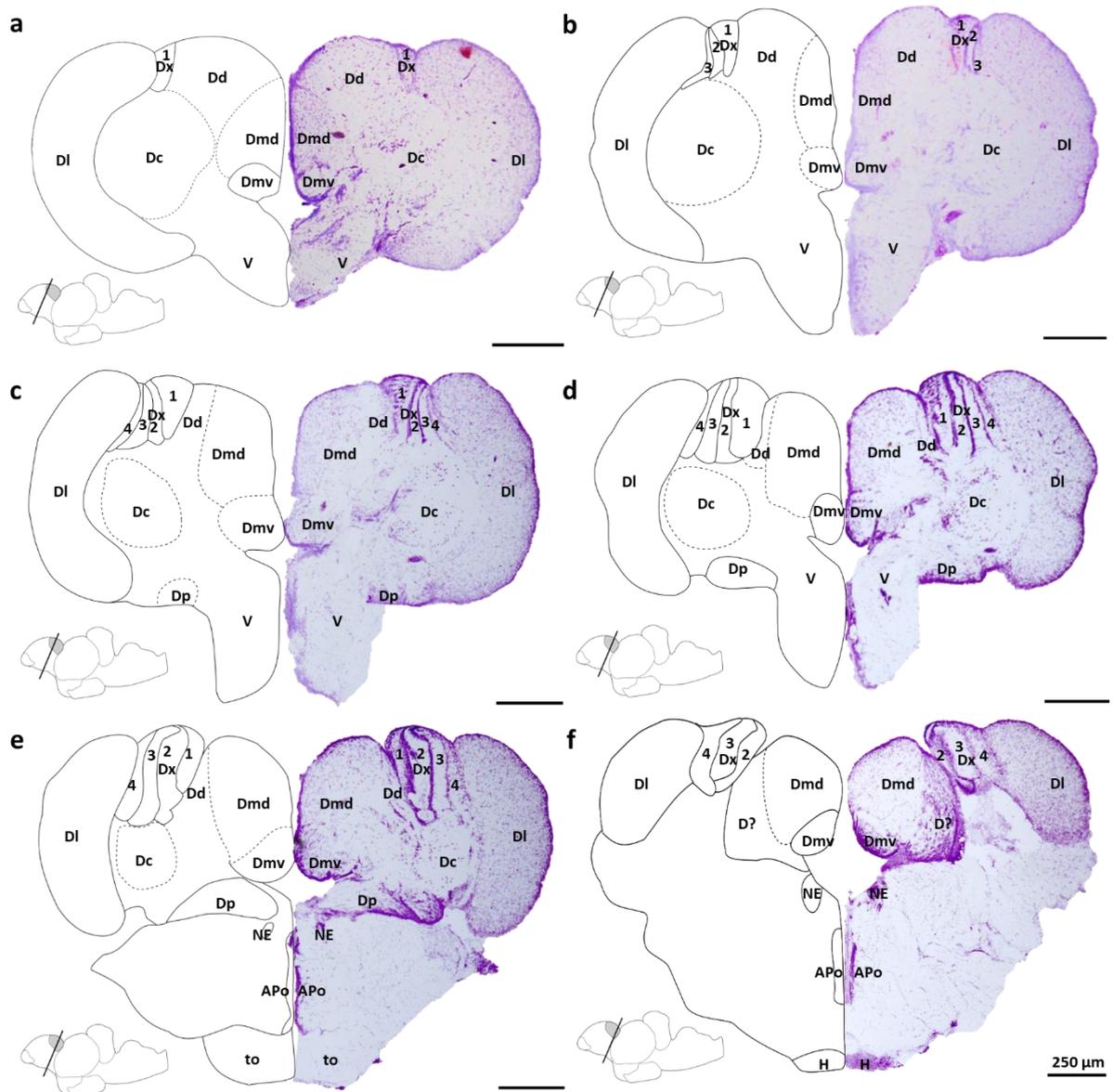


Abbildung 4.21: Atlas des Dx bei *Valenciennes muralis*

Dargestellt sind Kresylviolett gefärbte Querschnitte (rechts) und korrespondierende Strichzeichnungen (links) durch das posteriore Telencephalon, das den Dx von *Valenciennes muralis* von a) rostral nach f) kaudal zeigt. Der Dx besteht aus vier Untereinheiten, die aus Zell- und Faserschichten aufgebaut sind. Die Schnittebenen sind in der Zeichnung der Lateralansicht des Gehirns markiert. Der Dx ist in der Zeichnung grau hinterlegt. Maßstäbe 250 µm.

In Abb. 4.22 sind die verschiedenen Schichten der Untereinheiten des Dx am Beispiel von *V. muralis* abgebildet. Der Dx besteht abwechselnd aus Zell- und Faserschichten. Bei *V. muralis* besteht der Dx aus vier Faser- und fünf Zellschichten. Die einzelnen Schichten sind dabei von medial nach lateral fortlaufend durchnummeriert, sodass die Zellschichten ungerade Nummern und die Faserschichten gerade Nummern haben. Innerhalb der Zellschichten zeigen



sich Unterschiede in der Zellgröße und Anordnung der Zellen. Es konnten dabei drei verschiedene Zellgrößen identifiziert werden. Die kleinen Zellen haben eine Größe von 2-3 μm , die mittleren Zellen von 3,5-5 μm und die großen Zellen von 5-7 μm . Zudem sind die kleinen Zellen durch ein uniformes rundliches Aussehen geprägt, während die beiden größeren Zelltypen eher oval sind. Die Schichten 1., 3. und 5. bestehen aus mehreren Reihen dicht gepackter kleiner Zellen, wohingegen die mittelgroßen bis großen Zellen in den beiden letzten Zellschichten (7. Schicht und 9. Schicht) in einer Reihe liegen. Dabei liegen die größeren Zellen in der 7. Schicht und die mittelgroßen Zellen in der 9. Schicht, die die Abgrenzung zum DI bildet.

Unterschiede in den Faserschichten betreffen den Anteil an vorhandenen Zellen im Neuropilbereich. Während die Faserschichten 4., 6. und 8. nahezu zellfrei sind, bzw. nur vereinzelt gestreute Zellen besitzen, ist die Faserschicht 2. durch zahlreiche Zellen, vor allem im dorsalen Bereich, charakterisiert. Zudem stellt die erste Faserschicht (2. Schicht) die breiteste Schicht dar. Die beiden darauffolgenden Schichten (4. und 6. Schicht) sind etwa gleich breit und die letzte Neuropilschicht (8. Schicht) ist am schmalsten. Bei den kleinen runden Zellen im Faserbereich, die auf einer Linie aufgereiht sind, handelt es sich um Blutzellen und nicht um Nervenzellen.

Der Dx der Gobiiformes stellt nicht nur ein wichtiges histologisches Merkmal für die Ordnung dar, sondern zeigt zudem eine charakteristische Histologie auf. Diese Organisation in Zell- und Faserbereiche tritt nur bei wenigen Hirnstrukturen auf und repräsentiert einen hohen Differenzierungsgrad. Dabei ist die Histologie des Dx nicht in allen Familien gleich, sondern unterliegt einer gewissen Variation innerhalb der Gobiiformes. Diese familiären Unterschiede werden in Kapitel 4.4.5 genauer untersucht.

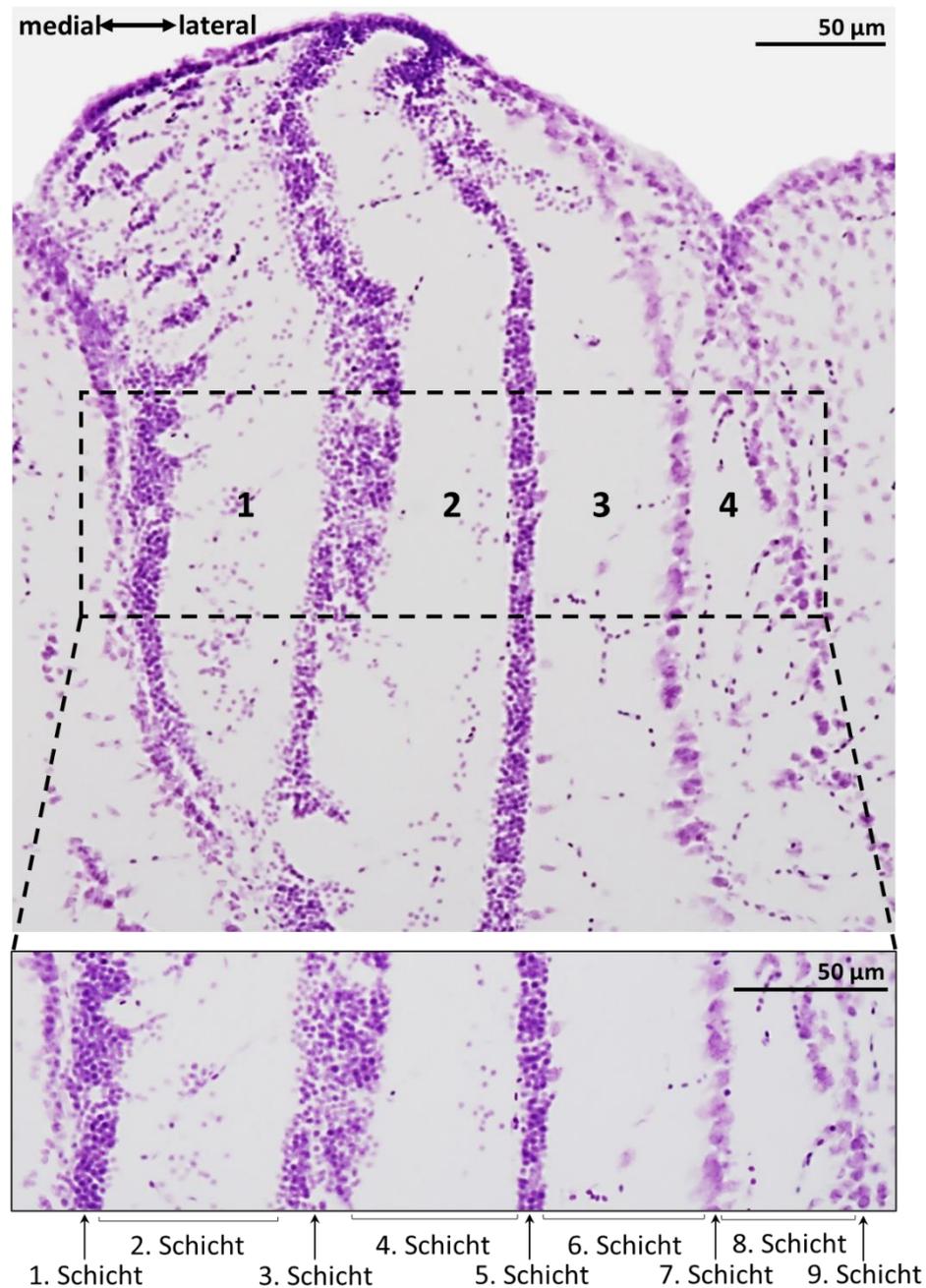


Abbildung 4.22: Zytoarchitektur des Dx

Kresylviolett gefärbter Querschnitt aus der Mitte des Dx von *Valenciennea muralis*. Dargestellt sind die vier Untereinheiten und die neun verschiedenen Schichten des Dx. Die Untereinheiten bestehen jeweils aus Zell- und Faserschicht. Schichten 1, 3 und 5 bestehen aus Zellreihen kleiner kompakter Zellen und Schichten 7 und 9 aus größeren einreihig angeordneten Zellen. Die Faserschichten hingegen weisen nur wenige Zellen auf, mit Ausnahme der 2. Schicht, die dorsal viele gestreute Zellen besitzt. Maßstäbe 50 µm. Modifiziert nach Gebhardt (2018)

Neben der Beschreibung der Zytoarchitektur des Dx, konnte mittels des BFI Datensatzes von *Valenciennea strigata* zudem ein aufsteigender Fasertrakt (tDx) identifiziert werden (Abb. 4.23). Die Abb. 4.23 zeigt einen Querschnitt durch die Mitte des Dx. Dabei ist die Ebene des Querschnitts in der Zeichnung unten links angezeigt. Der Trakt zum Dx entspringt



vermutlich im Diencephalon von wo aus er in dorso-rostraler Richtung zum Dx läuft. Dabei verläuft der tDx medial zum Dc und durchkreuzt diese Region nicht. Dorsal des Dc teilt sich der Trakt in zwei Äste auf, die in zwei verschiedenen Schichten des Dx terminieren. Der mediale Ast terminiert in der Untereinheit 1, während der zweite Ast in die Übergangsregion Untereinheit 2 und 3 terminiert.

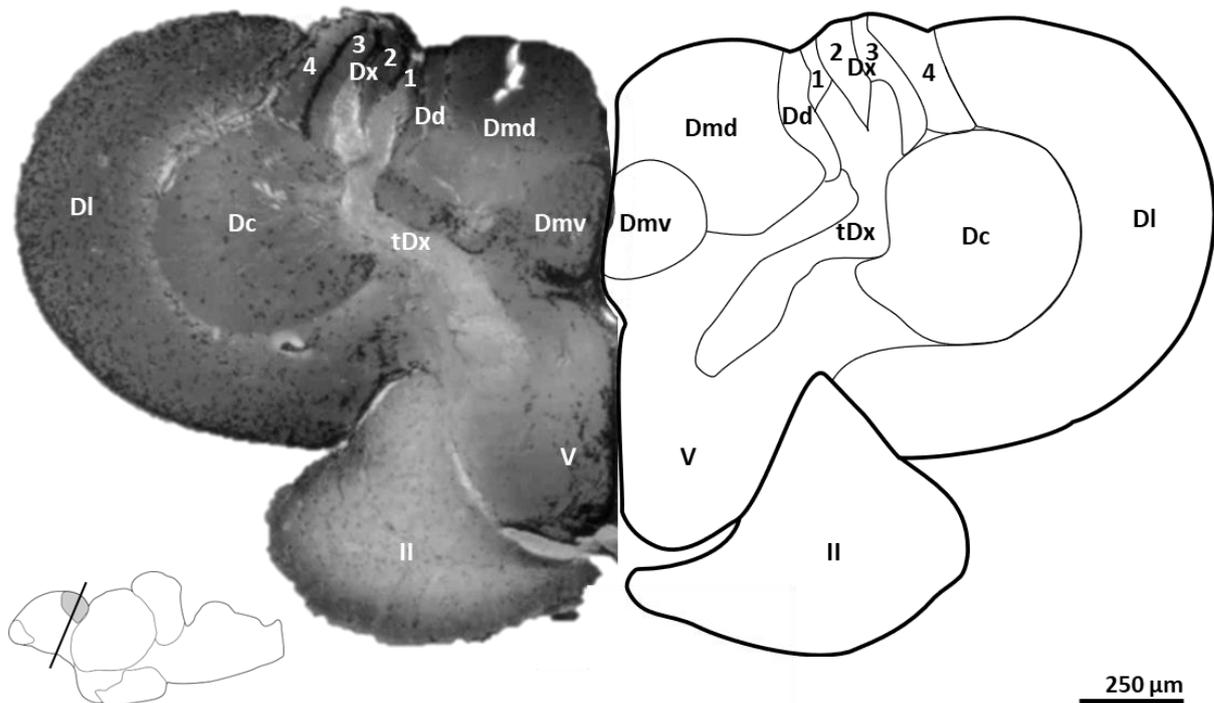


Abbildung 4.23: Fasertrakt zum Dx

BFI Querschnitt (links) und korrespondierende Strichzeichnung (rechts) durch die mittlere Region des Dx bei *Valencienna strigata*. Abgebildet ist der aufsteigende Fasertrakt (tDx) zum Dx, der sich dorsal in zwei Äste aufspaltet und in die Untereinheiten 1 und die Übergangsregion der Untereinheiten 2 und 3 terminiert. Der Trakt verläuft lateral zum Dc und durchkreuzt diesen nicht. Maßstab 250 µm.

4.3.2 Torus longitudinalis (TL)

Neben dem Telencephalon zeigt der Torus longitudinalis der Gobiiformes eine weitere histologische Besonderheit auf. In der ursprünglichen Beschreibung handelt es sich beim TL um eine paarige Struktur ventral des Tectums, angrenzend an den mesencephalen Ventrikel, die aus kleinen dicht angeordneten granulären Zellen besteht. Die Morphologie des TL wurde als zigarrenförmig beschrieben.

Als Basis für die histologische Beschreibung des TLs der Grundeln dienen die mit Kresylviolett gefärbten Kryostat Schnitte und als Vergleichsmaterial die histologische Sammlung, sowie die



BFI Daten. Der Vergleich der Morphologie des TLs wurde an den 3D Gehirn Rekonstruktionen der BFI Datensätze durchgeführt.

Morphologie

Anhand der 3D Gehirn Rekonstruktionen wurden zwei morphologische Typen definiert. Der erste Typ beschreibt die ursprüngliche Morphologie des TLs (pink). Die Dorsalansicht der Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*) zeigt die klassische Zigarrenform des TLs (Abb. 4.24 a). Er erstreckt sich dabei über die gesamte Länge des Tectum opticums (TO; rot), was auch in der Lateralansicht gut zu erkennen ist. Innerhalb dieses Typen gibt es noch eine Variation. Dieser Typ entspricht dem TL der Welse, bei denen der TL kaudal durch das Cerebellum getrennt ist und rostral sich annähert wie bei *Synodontis petricola* (Abb. 4.24 a). Auch hier erstreckt sich der TL über die ganze Länge des TOs, zu erkennen in der Lateralansicht. Wäre das Cerebellum nicht so enorm vergrößert, würde der TL der Grundform entsprechen, weswegen dieser TL als Subtyp geführt wird.

Im Gegensatz zur ursprünglichen Form, die wenig Spielraum in der Morphologie darstellt, besitzt der zweite Typ eine große Variation. Allen untersuchten Arten ist gemein, dass der Hauptteil des TLs sich in der rostralen Region des Tectum opticums befindet, bzw. sich ausschließlich auf diesen Bereich konzentriert. Zudem ist die Form oftmals stark asymmetrisch, wodurch sich diese von dem Typ I unterscheidet, bei denen der TL gleichmäßig über die Länge des Tectums verteilt ist. Der Unterschied in der Positionierung des TLs ist ausschlaggebend für die Kategorisierung als ein Typus mit Variationen. Als Variationen wurden die verschiedenen Ausformungen beschrieben. Der Typ II umfasst einen Grundtypus mit vier verschiedenen Variationen. Innerhalb dieser Kategorie gibt es oftmals auch graduelle Übergänge in den Formen.

Der Grundtyp weist entgegen der länglichen Form eine eher rundliche bis ovale Morphologie aus, wie bei *Sicyopterus longifilis* (Abb. 4.24 b), wodurch er eine kompakte Form erhält. Zudem ist der TL eher im rostralen Ende des Tectums lokalisiert.

Die erste Variation, repräsentiert durch den Dreistreifen-Säbelzahnschleimfisch (*Meiacanthus grammistes*), zeigt im rostralen Ende des Tectums eine Verdickung auf, während der TL kaudal nur sehr schmal ist (Abb. 4.24 b). So erstreckt sich der TL über eine größere Strecke des Tectums, was ihn vom Grundtyp abhebt. Ähnlich ist die zweite Variation, dargestellt durch den Fähnchen-Falterfisch (*Chaetodon auriga*). Die Dorsalansicht zeigt eine Speerspitzenform für



den TL (Abb. 4.24 b). Auch hier ist der gut ausgeprägte TL in der vorderen Region des Tectums deutlich breiter als in der kaudalen Region und verläuft über die gesamte Länge der optischen Loben. Die Rekonstruktion von *Valenciennesa puellaris* stellt die dritte Variation dar. Der TL ist hier wie bei *Sicyopterus longifilis* im rostralen Bereich des Tectum opticums lokalisiert, unterscheidet sich jedoch vom Grundtyp II darin, dass der TL sich stärker lateral des Ventrikels verbreitert hat (Abb. 4.24 b), anstatt entlang des Ventrikels zu verlaufen wie bei *O. mykiss*. Die letzte Variation ähnelt in der Form der ersten Variation, jedoch ist bei *Eurypegasmus draconis* der TL sehr klein und ist auf den vorderen Bereich der optischen Loben beschränkt.

Der Torus longitudinalis kann entgegen der Beschreibung zahlreiche Formen haben, die durch umliegende Strukturen, wie z. B. das Cerebellum, beeinflusst wird. Vor allem Typ II zeigt, dass der TL eine große Variabilität in der Morphologie aufweist und dass es teilweise fließende Übergänge in der Form gibt. Für die Grundeln lässt sich sagen, dass sie entweder dem Grundtyp II oder den Variationen I oder III entsprechen. Bei keiner Grundel konnte die klassische längliche Form nachgewiesen werden. Es ist auch immer der Fall, dass sich der TL hauptsächlich im rostralen Tectum opticum befindet und in keinem Fall im kaudalen Bereich.

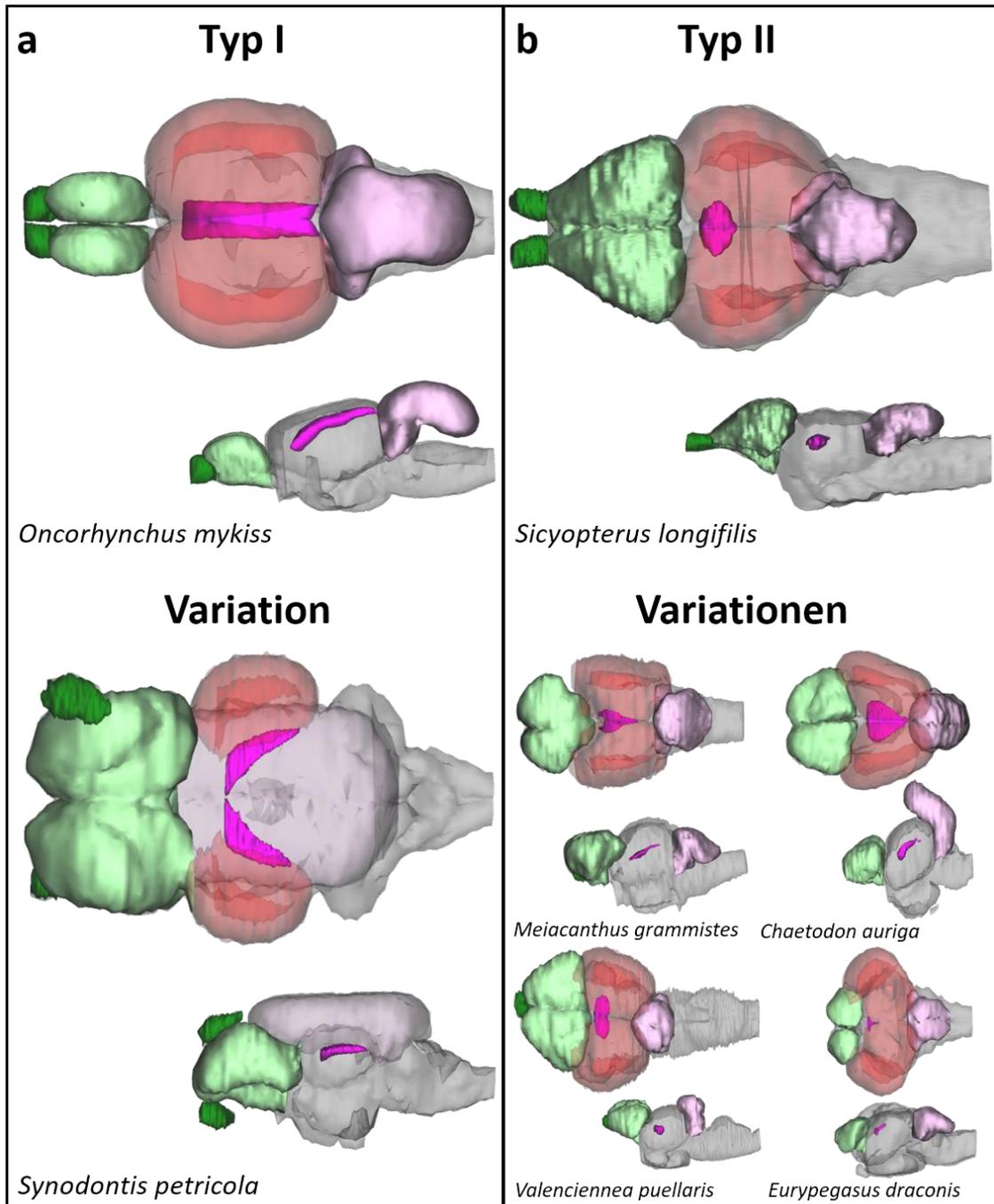


Abbildung 4.24: Morphologischer Vergleich des TL anhand von 3D Gehirnrekonstruktionen

Darstellung der morphologischen Typen des TLs (pink) anhand von 3D Gehirnrekonstruktionen in Dorsal- und Lateralansicht. a) Typ I, der die ursprüngliche längliche Form beschreibt bei der der TL sich nahezu über die gesamte Länge des Tectum opticums (rot) erstreckt und b) Typ II, der eine nicht längliche und meist verkürzte Form aufweist. Beide Typen zeigen eine gewisse Variation. Typ I wird z. B. von *Oncorhynchus mykiss* repräsentiert. Als Variation wurde *Synodontis petricola* angegeben, da der TL hier zwar länglich, jedoch nicht entlang der Mittellinie des Tectums verläuft. Den Grundtypus von Typ II stellt die Grundel *Sicyopterus longifilis* dar. Der TL zeigt sich eher als rundlich Struktur im anterioren Bereich des Tectums. Variationen dieses Typus treten bei z. B. *Meiacanthus grammistes* (Blenniidae), *Chaetodon auriga* (Chaetodontidae), *Valencienna puellaris* (Gobiidae) und *Eurypegasus draconis* (Pegasidae) auf. Mit Ausnahme der Grundel weisen alle drei Arten einen verbreiterten TL im anterioren Bereich auf, der im posterioren Mesencephalon spitz zuläuft. Bei *V. puellaris* ist der TL im Vergleich zu *S. longifilis* lateral verbreitert.



Histologie

Die Histologie des TLs wurde bei rund 300 verschiedenen Arten (Tab. A 2) von Actinopterygii untersucht und kategorisiert. Dabei wurden alle Schnitte, die den TL zeigten untersucht, um mögliche Veränderungen in unterschiedlichen Ebenen zu identifizieren. Als Referenz für die Kategorisierung gilt ein Schnitt vor der Commissura posterior. Für den TL wurden zwei Typen mit Subtypen definiert (Abb. 4.25). Typ I entspricht dabei der ursprünglichen Beschreibung, wodurch dieser auch als „Ursprungstyp“ bezeichnet werden kann. Definiert ist dieser Typus durch einen TL, der nahezu vollständig mit kleinen gleichförmigen und unregelmäßig angeordneten Zellen gefüllt ist. Diese Histologie ist beispielsweise bei der Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*) zu finden (Abb. 4.25 a). Für den Typ I wurden noch Subtypen definiert. Beim Rotaugen (*Rutilus rutilus*; Abb. 4.25 a) sind die Zellen in horizontalen Linien angeordnet, wodurch der TL eine Laminierung erhält und sich von der unstrukturierten Organisation abhebt. In manchen Arten ziehen Fasern ins Zentrum des TLs, wie bei dem Feuermaulbuntbarsch *Thorichthys meeki* (Abb. 4.25 a) oder dem Afrikanischen Messerfisch *Xenomystus nigri* (Abb. 4.25 a). Die Zellorganisation und Zelltypen unterscheiden sich jedoch nicht.

Der Torus longitudinalis der Siluriformes unterscheidet sich von den meisten restlichen Strahlenflossern in seiner Position. Aufgrund der vergrößerten Valvula cerebelli werden die Hälften des TLs separiert und verlaufen nicht mehr entlang der Mittellinie (Abb. 4.25 a). Histologisch unterscheidet sich diese Struktur nicht vom Ursprungstyp. In manchen Wels Spezies sind die TL Hälften nur im kaudalen Bereich getrennt, während sie rostral wieder entlang der Mittellinie verlaufen. Dies lässt sich am besten anhand der 3D Gehirn Rekonstruktionen darstellen. Jedoch gibt es auch Arten bei denen der TL nicht separiert ist. Entscheidend hierbei ist die Größe des Cerebellums, bzw. der Valvula cerebelli.

Der Typ II oder auch „Grundeltyp“ weicht stark von der ursprünglichen Definition ab. Die folgende Beschreibung der Histologie wurde erstmalig bei Grundeln entdeckt und von Yamamoto (2017) erwähnt. Charakteristisch ist eine sehr kompakte äußere Zellschicht, die ein großes Neuropil umhüllt, wie bei *Valenciennesa muralis* (Abb. 4.25 b) zu erkennen ist. Bei *V. muralis* ist die Zellschicht dorsal dicker und ventral nur dünn, jedoch ist dies nicht für alle Grundeln typisch. Bei anderen Arten ist die Zellschicht gleichmäßig dick oder im ventralen Bereich dicker. Im Neuropilbereich befinden sich entweder gar keine granulären Zellen oder



nur wenige granuläre Zellen wie bei *Awaous flavus* (Abb. 4.25 b). Die Grenze der beiden Torus Hälften ist bei den meisten Grundeln nur schwach ausgeprägt, sodass es den Anschein hat, dass die beiden Hälften mittig fusioniert sind. Als Subtyp des Typus II wurde der TL von *Synchiropus splendidus* definiert, welcher ebenfalls eine kompakte Zellschicht und ein zentrales Neuropil besitzt. Vom Grundtypus II unterscheidet er sich dadurch, dass die beiden Torus Hälften komplett getrennt sind und die äußere Zellschicht komplett geschlossen ist, sowie im dorsalen Bereich eine Einfaltung aufweist (Abb. 4.25 b).

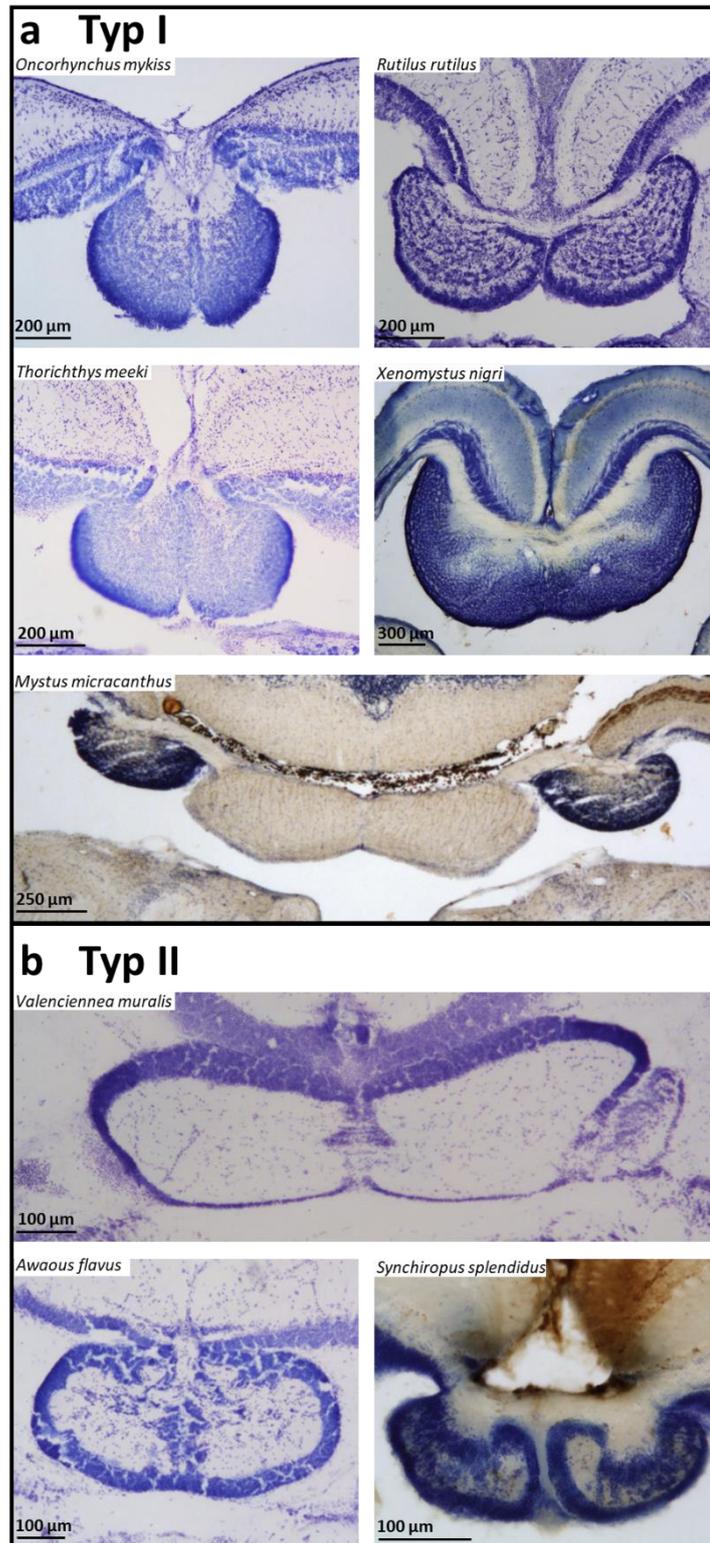


Abbildung 4.25: Histologischer Vergleich des TL

Darstellung der beiden histologischen Typen des TL bei verschiedenen Actinopterygii. a) Typ I, der den TL in der ursprünglichen Beschreibung als Struktur mit kleinen granulären Zellen beschreibt. Repräsentiert wird dieser Typ von *Oncorhynchus mykiss* (Salmonidae), *Rutilus rutilus* (Cyprinidae), *Thorichthys meeki* (Cichlidae), *Xenomystus nigri* (Notopteridae) und *Mystus micracanthus* (Bagridae). b) Typ II, der „Grundeltyp“, der durch einen großen zentralen Neuropilbereich charakterisiert ist. Repräsentiert durch *Valenciennesa muralis* (Gobiidae), *Awaous flavus* (Oxudercidae) und *Synchiropus splendidus* (Callionymidae).



Die Morphologie und Histologie des Torus longitudinalis wurde in den verschiedenen systematischen Gruppen untersucht und kategorisiert. Dabei stellt die Abb. 4.26 den phylogenetischen Stammbaum nach Betancur-R et al. (2017) dar, indem die Ergebnisse der histologischen und morphologischen Untersuchung integriert wurden. Die Ordnung der Gobiiformes wurde im Stammbaum grau hinterlegt, um ihre Position hervorzuheben. Gruppen, die in dieser Studie nicht untersucht werden konnten, wurden grau dargestellt. Die schwarz abgebildeten Gruppen konnten in der histologischen Untersuchung bewertet werden. Ordnungen, die zusätzlich einen farbigen Balken aufweisen, konnten außerdem in der TL Morphologie ausgewertet werden. Fehlt ein farbiger Balken, lagen für diese Ordnung oder Familie keine 3D Gehirnrekonstruktionen vor.

Im phylogenetischen Stammbaum in Abb. 4.26 wurde der Ursprung des TL als ungefülltes Kästchen eingezeichnet. Der Ursprung des TL befindet sich erst nach der Ordnung Polypteriformes. Veränderungen in der Histologie sind im Stammbaum durch die schwarzen Kästchen repräsentiert. Die beiden Morphotypen des TL wurden als blauer Balken (Typ I) und roter Balken (Typ II) abgebildet. Dabei ist die Anzahl der untersuchten Arten anhand der Zahl in den Balken abzulesen, bzw. das Verhältnis der beiden Morphotypen innerhalb einer Gruppe. Der Stammbaum zeigt, dass die längliche Form des TL, mit wenigen Ausnahmen, in den basalen Actinopterygii vorliegt. Ab den Paracanthopterygii tritt der Morphotyp II häufiger auf. Innerhalb der Acanthopterygii gibt es sowohl Gruppen, die ausschließlich den Morphotyp I (z. B. Cyprinodontiformes), als auch den Morphotyp II (z. B. Gobiiformes), sowie beide Typen (z. B. Perciformes) aufweisen. Dies zeigt, dass es kein eindeutiges Muster in der Verteilung der Morphotypen gibt und somit die Form des TL innerhalb der Arten variabel ist. Im Gegensatz dazu ist die Morphologie innerhalb einer Familie einheitlich. Der „Grundeltyp“ des TL ist jedoch nicht ausschließlich bei Grundeln zu finden, sondern auch bei den Ordnungen Anguilliformes, Esociformes, Batrachoidiformes, Syngnathiformes, Beloniformes, Lophiiformes und Tetraodontiformes. Jedoch gibt es innerhalb der Esociformes und Tetraodontiformes Unterschiede in den Familien. Bei den Esociformes konnten die beiden Familien Esocidae und Umbridae untersucht werden. Dabei weist die untersuchte Art der Umbridae (*Umbra pygmaea*) den TL Histotyp II auf und *Esox lucius* (Esocidae) den Histotyp I auf. Innerhalb der Tetraodontiformes zeigen nur die Spezies, die zur Familie Tetraodontidae gehören, den Typ II auf. In den übrigen Familien ist der Typ I vorhanden. Diese Histologie ist somit mehrfach im Laufe der Evolution der Actinopterygii entstanden (Abb. 4.26) und kein



apomorphes Merkmal der Grundeln. Zudem lässt sich anhand des Stammbaums auch erkennen, dass es keinen Zusammenhang zwischen der Histologie und der Morphologie des Torus longitudinalis besteht. Tendenziell sind die ursprünglich beschriebene Histologie und Morphologie des Torus longitudinalis in den basalen Actinopterygii vorhanden, während die höheren Teleostei einer größeren Variation unterliegen.

Die histologische Einteilung der Arten erfolgte auf einer oberflächlichen Histologie des TL und weniger auf Zellniveau. Dabei lag der Fokus auf einer systematischen Kategorisierung der Ordnungen. Jedoch gibt es im Torus longitudinalis auch verschiedene Zellgrößen. Daher werden die Unterschiede in der Zytoarchitektur des Torus longitudinalis im darauffolgenden Abschnitt an den verschiedenen Grundelfamilien beschrieben.



Abbildung 4.26: Systematische Verteilung der TL Morpho- und Histotypen

Auftragung der TL Histo- und Morphotypen im Stammbaum der Actinopterygii nach Betancur-R et al. (2017). Der Ursprung des TL und des TL Histotyp I sind durch das ungefüllte Kästchen nach der Abzweigung der Polypteriformes eingezeichnet. Der TL Histotyp II ist durch gefüllte schwarze Kästchen gekennzeichnet. Dazu gehören die Gruppen Anguilliformes, Umbridae, Batrachoidiformes, Gobiiformes, Syngnathiformes, Beloniformes, Lophiiformes und Tetraodontidae. Die Morphotypen I (blau) und II (rot) sind durch farbige Balken hinter der untersuchten Gruppe angezeigt. Ausgegraute Gruppen konnten nicht betrachtet werden. Die Grundeln sind grau hinterlegt. Das Sternchen * bei den Trichonotidae weist auf die geänderte systematische Stellung dieser Familie nach Satoh und Katayama (2022) hin.



Zytoarchitektur des Grundel Torus longitudinalis

Innerhalb der Gobiiformes zeigt die Zytoarchitektur des Torus longitudinalis Unterschiede auf. Dabei variiert nicht nur der Anteil des Neuropils, sondern auch die Zellanordnung und die Zellgröße. Abb. 4.27 zeigt eine Kresylviolett Färbung des TL von *Rhyacichthys aspro*. Der TL *R. aspro* von besteht aus zwei eindeutig getrennten Hälften, die eine Verbindung zum Tectum opticum besitzen. Begrenzt wird diese Struktur durch eine wenig organisierte Zellschicht, deren Zellanordnung sich ventral etwas auflockert (Abb. 4.27 a). In dem Bereich der Austrittsstelle der Fasern des TLs liegen größere Zellen bis zu knapp 4 µm Größe (Abb. 4.27 b). Oftmals weisen diese Zellen eine stark ellipsoide Form auf. Die äußere Schicht wird durch kleine, uniforme rundliche neuronale Perikaryen, ähnlich granulären Zellen des Cerebellums, gebildet (Abb. 4.27 d). Dieser Zelltyp hat eine Größe von ca. 2-3 µm. Zum Zentrum hin nimmt die Streuung der granulären Zellen zu. Das zentrale Neuropil ist in dieser Art relativ klein und beinhaltet zudem zahlreiche Ansammlungen granulärer Zellen (Abb. 4.27 c).

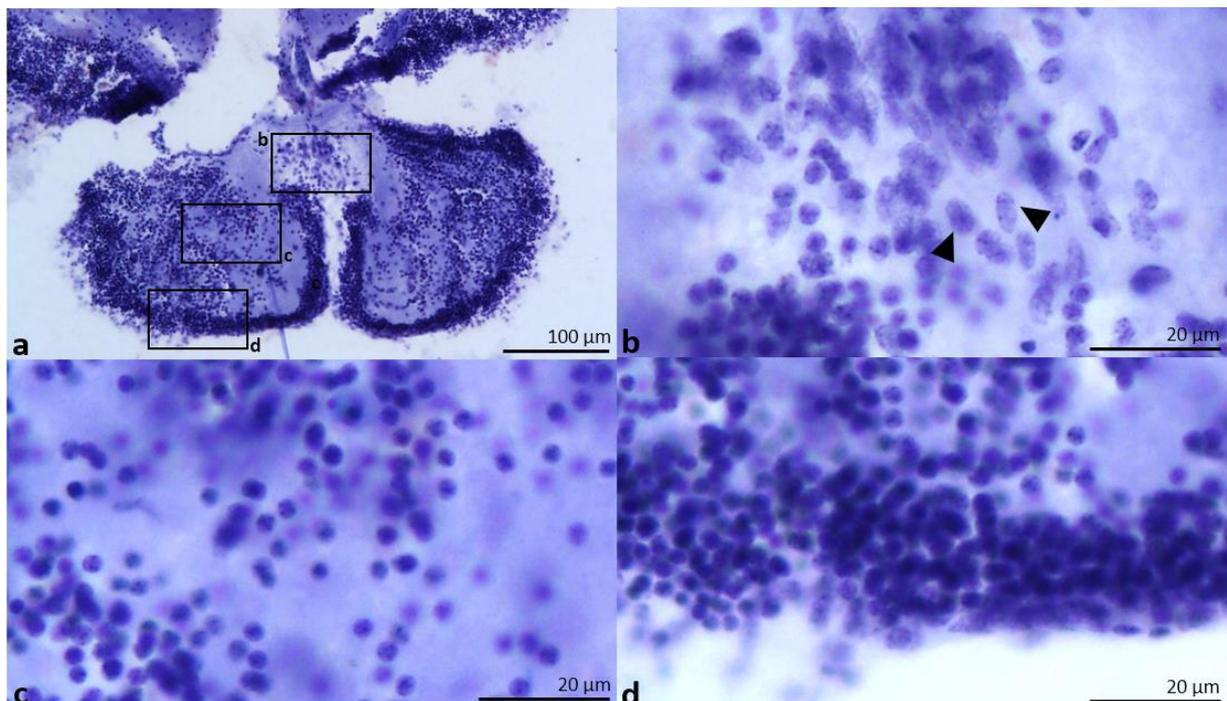


Abbildung 4.27: Histologie des TL von *Rhyacichthys aspro*

Nissl-Färbung des TL von *Rhyacichthys aspro* mittels Kresylviolett, die die Histologie des TL zeigt. a) Übersichtsaufnahme des TL und Detailaufnahmen der Zytoarchitektur b) der Übergangsregion von TL und Tectum opticum, c) der zentralen Region des TL und d) der äußeren granulären Zellschicht. Die Pfeilspitzen markieren größere Zellen in der Übergangsregion zwischen TL und Tectum. Maßstäbe: a) 100 µm und b-d) 20 µm.



Der TL von *Odontobutis obscurus* ähnelt dem von *R. aspro*. Dieser wird ebenfalls durch eine relativ schmale dichte Zellschicht, die sich ventral etwas auflockert, begrenzt (Abb. 4.28 a). Diese kompakte Schicht besteht aus kleinen granulären Zellen mit einer Größe von ca. 2,5-3,5 μm (Abb. 4.28 b). Dorsal des TLs an der Austrittsregion der Fasern liegen kleine gestreute Zellen, sowie vereinzelte Zellen mit einer Größe bis zu 4 μm (Abb. 4.28 c). Der Neuropilbereich ist ebenso klein und enthält viele Zellgruppen von granulären Zellen (Abb. 4.28 d). In dieser Spezies sind die Zellen wenig organisiert und es gibt es nur geringe Größenunterschiede.

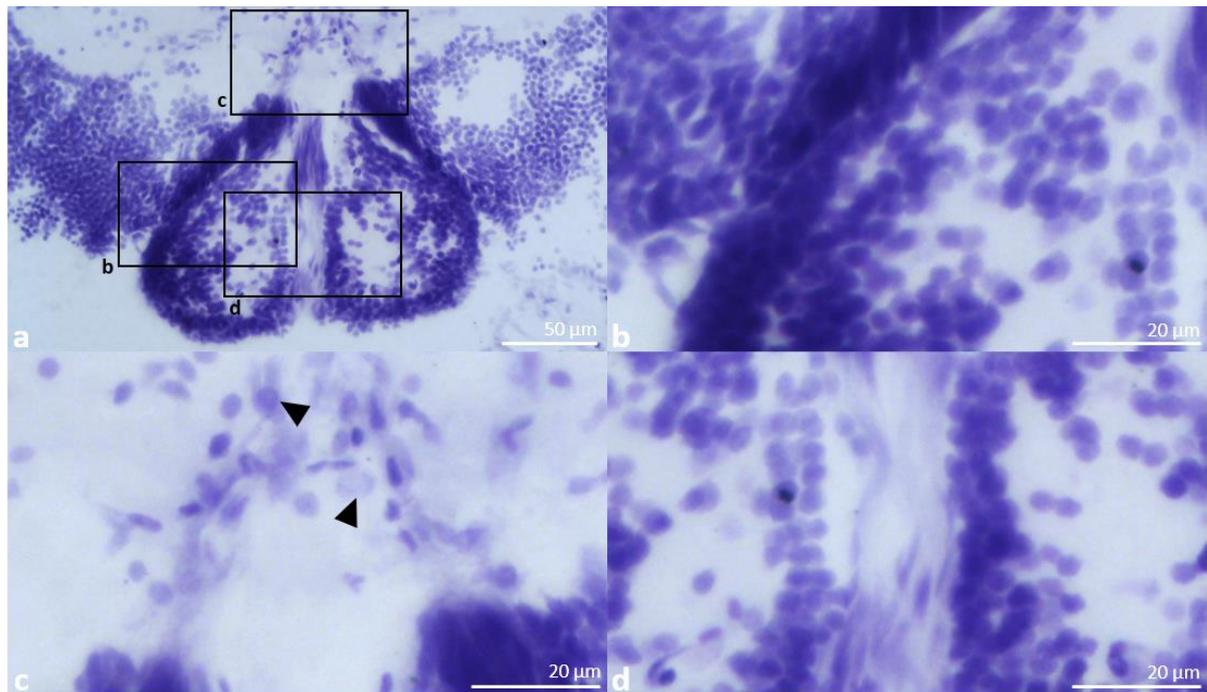


Abbildung 4.28: Histologie des TL von *Odontobutis obscurus*

Nissl-Färbung des TL von *Odontobutis obscurus* mittels Kresylviolett, die die Histologie des TL zeigt. a) Übersichtsaufnahme des TL und Detailaufnahmen der Zytoarchitektur b) der äußeren granulären Zellschicht, c) der Übergangsregion von TL und Tectum opticum und d) der zentralen Region des TL. Die Pfeilspitzen markieren größere Zellen in der Übergangsregion zwischen TL und Tectum. Maßstäbe: a) 100 μm und b-d) 20 μm .

Anders sieht es bei der Gattung *Eleotris* aus. Hier unterliegt der TL einer strengeren Organisation. Auch hier sind die beiden Hälften klar voneinander getrennt. Der TL besitzt neben einer dicken äußeren und nahezu gleichmäßigen Zellschicht, auch einen großen Neuropilanteil (Abb. 4.29 a). An der Austrittsstelle der Fasern liegen einzelne mittelgroße Zellen (3-5 μm) (Abb. 4.29 b). Die kompakte streng abgegrenzte Außenschicht besteht aus mehrreihigen, gleichförmigen granulären Zellen mit einer Zellgröße von 2,5-3,5 μm (Abb. 4.29 c). Im Neuropil befinden sich ebenfalls wenige gestreute granuläre Zellen (Abb. 4.29 d).

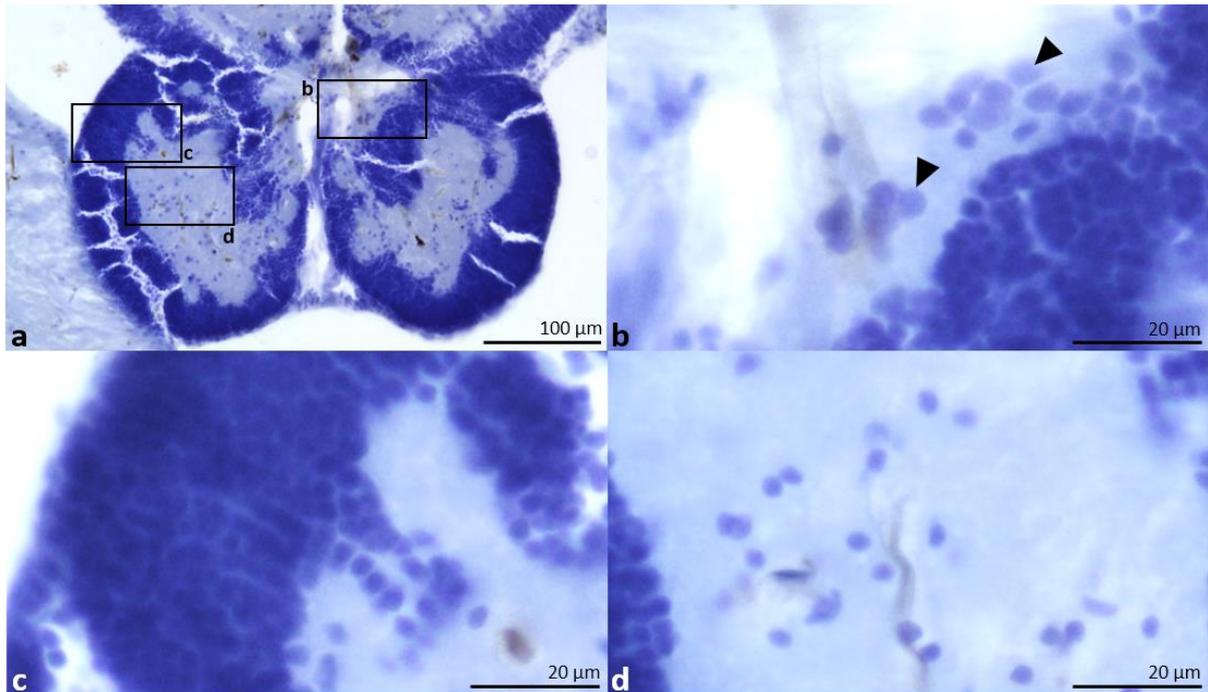


Abbildung 4.29: Histologie des TL von *Eleotris sp.*

Nissl-Färbung des TL von *Eleotris sp.* mittels Kresylviolett, die die Histologie des TL zeigt. a) Übersichtsaufnahme des TL und Detailaufnahmen der Zytoarchitektur b) der Übergangsregion von TL und Tectum opticum, c) der äußeren granulären Zellschicht und d) der zentralen Region des TL. Die Pfeilspitzen markieren größere Zellen in der Übergangsregion zwischen TL und Tectum. Maßstäbe: a) 100 µm und b-d) 20 µm.

Bei *Oxyeleotris marmorata* zeichnet sich der TL durch eine mitteldicke umgebende Zellschicht und ein großes Neuropil aus (Abb. 4.30 a). Die beiden Hälften sind aneinandergelagert und durch eine deutliche Zellschicht getrennt. Im Gegensatz zu den drei anderen Spezies lässt sich keine Austrittsregion der Fasern erkennen. Oberhalb der dorsalen Zellgrenze des TLs liegen gestreute kleine und mittelgroße Zellen (2,5-5,5 µm) (Abb. 4. 31 b). Die äußere Zellschicht besteht aus gleichförmigen in mehreren Reihen angeordneten kleinen granulären Zellen (2,5-3,5 µm) (Abb. 4.30 c). Die zentralen Zellcluster bestehen ebenfalls aus kleinen granulären Zellen (Abb. 4.30 d).

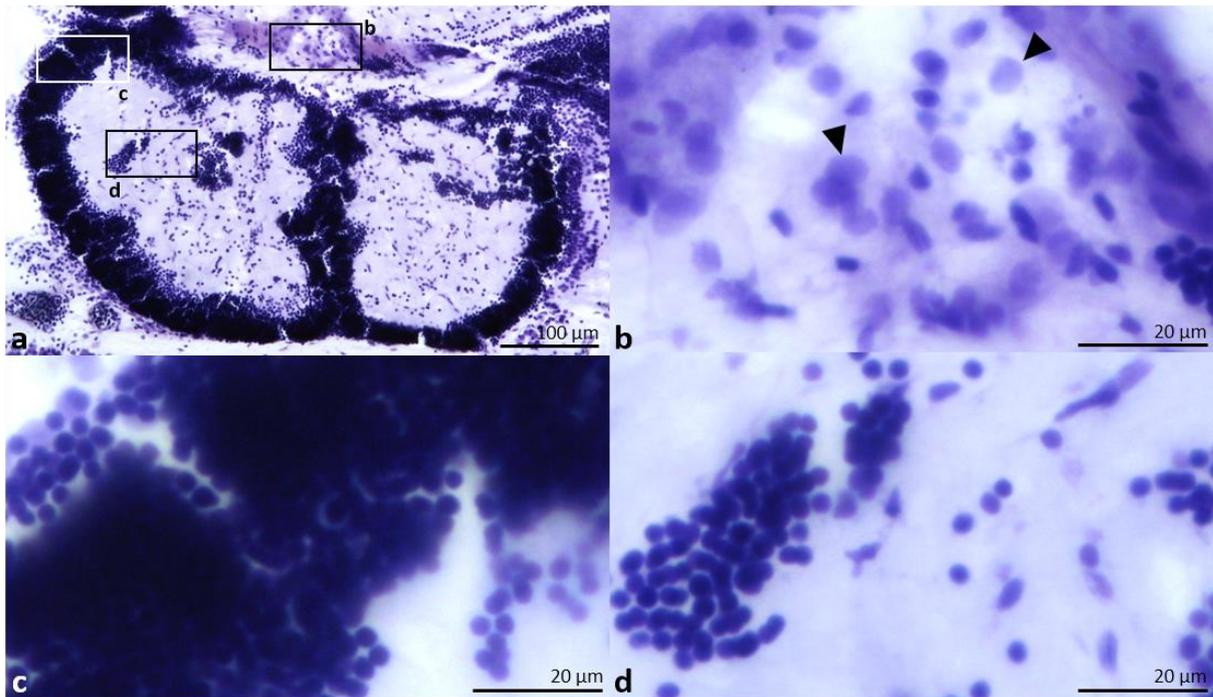


Abbildung 4.30: Histologie des TL von *Oxyeleotris marmorata*

Nissl-Färbung des TL von *Oxyeleotris marmorata* mittels Kresylviolett, die die Histologie des TL zeigt. a) Übersichtsaufnahme des TL und Detailaufnahmen der Zytoarchitektur b) der Übergangsregion von TL und Tectum opticum, c) der äußeren granulären Zellschicht und d) der zentralen Region des TL. Die Pfeilspitzen markieren größere Zellen in der Übergangsregion zwischen TL und Tectum. Maßstäbe: a) 100 µm und b-d) 20 µm.

Die oxudercide Grundel *Chlamydogobius eremius* ähnelt in der Histologie *O. marmorata*, jedoch gibt es Unterschiede in der Zellorganisation (Abb. 4.31 a). Im dorsalen Bereich des TLs liegt zentral eine Zellgruppe von kleinen granulären Zellen (2,5-3,5 µm) (Abb. 4.31 b). Bei *C. eremius* konnten im Vergleich zu den vorherigen Arten in dieser Region keine größeren Zellen gefunden werden. Das zentrale Neuropil wird durch eine mitteldicke Zellschicht umgeben, die wie bei den anderen Arten ebenfalls aus kompakt organisierten granulären Zellen aufgebaut ist (Abb. 4.31 c). Im Neuropil liegen neben kleinen Zellen, vereinzelte mittelgroße Zellen (bis zu 4 µm) (Abb. 4.31 d). Der TL von *C. eremius* zeigt eher ein homogenes Zellmuster, aber eine strenge Organisation mit deutlichen Zellgrenzen.

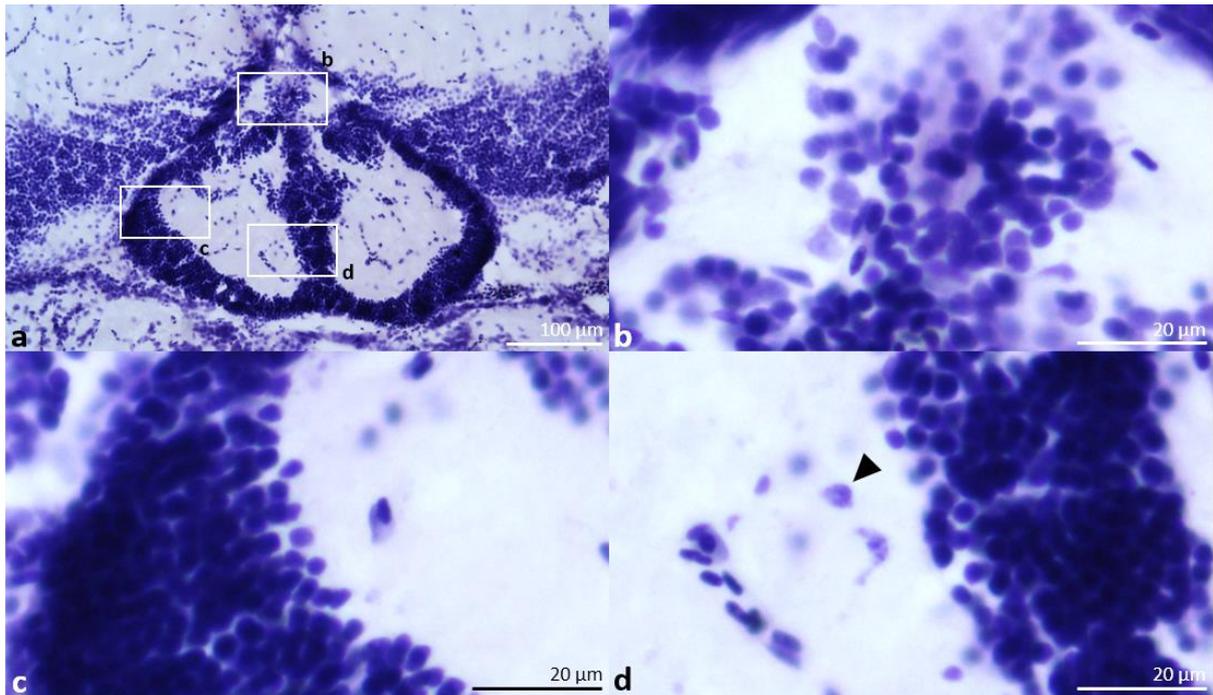


Abbildung 4.31: Histologie des TL von *Chlamydogobius eremius*

Nissl-Färbung des TL von *Chlamydogobius eremius* mittels Kresylviolett, die die Histologie des TL zeigt. a) Übersichtsaufnahme des TL und Detailaufnahmen der Zytoarchitektur b) der Übergangsregion von TL und Tectum opticum, c) der äußeren granulären Zellschicht und d) der zentralen Region des TL. Die Pfeilspitze markiert eine größere Zelle in der zentralen Region des TL. Maßstäbe: a) 100 µm und b-d) 20 µm.

Den TL mit der größten Heterogenität in der Zytoarchitektur und der auffälligsten Zellorganisation besitzt *Valenciennesa muralis*. Der TL von *V. muralis* ist lateral stark verbreitert. In dieser Art besteht der TL aus einem großen zentralen Neuropil, das von einer Zellschicht vollständig umgeben ist (Abb. 4.32 a). Zudem erscheinen die beiden Hälften medial fusioniert. Im Neuropil gibt es nur wenig gestreute Zellen. Begrenzt wird dieser große Faserbereich durch eine kompakte Zellschicht aus kleinen, granulären gleichförmigen Zellen (2-3 µm) (Abb. 4.32 b). In der dorsalen Region ist diese Schicht dicker als ventral. Der medio-ventrale Bereich der äußeren Zellschicht besteht ebenfalls aus granulären Zellen, die dort nur noch aus wenigen Zellreihen besteht (Abb. 4.32 c). Weiter lateral befinden sich neben den kleinen granulären Zellen auch mittelgroße Zellen (3-3,5 µm) (Abb. 4.32 e). Dorsal dieser Zellgruppe liegt ein auffälliges Cluster von vier extrem großen Zellen mit einem Durchmesser von 7,3-10,6 (Abb. 4.32 d). Lateral dieser befindet sich eine weitere Zellgruppe größerer Zellen (4,2-5,8 µm) (Abb. 4.32 f). Die Funktionen der unterschiedlichen Zelltypen sind jedoch nicht bekannt.



Bei *V. muralis* zeigt der TL nur am rostralen Ende eine Austrittsstelle von Fasern, die Richtung des Stratum marginale (SM) des Tectums ziehen. Dabei wird diese Verbindung zwischen TL und SM als Hauptprojektion dieses Gebietes beschrieben. In den meisten anderen Grundeln besitzt der TL über eine größere Strecke eine Verbindung zum TO, zudem wurden in dieser Region bei einigen Grundeln auch größere Zellen gefunden.

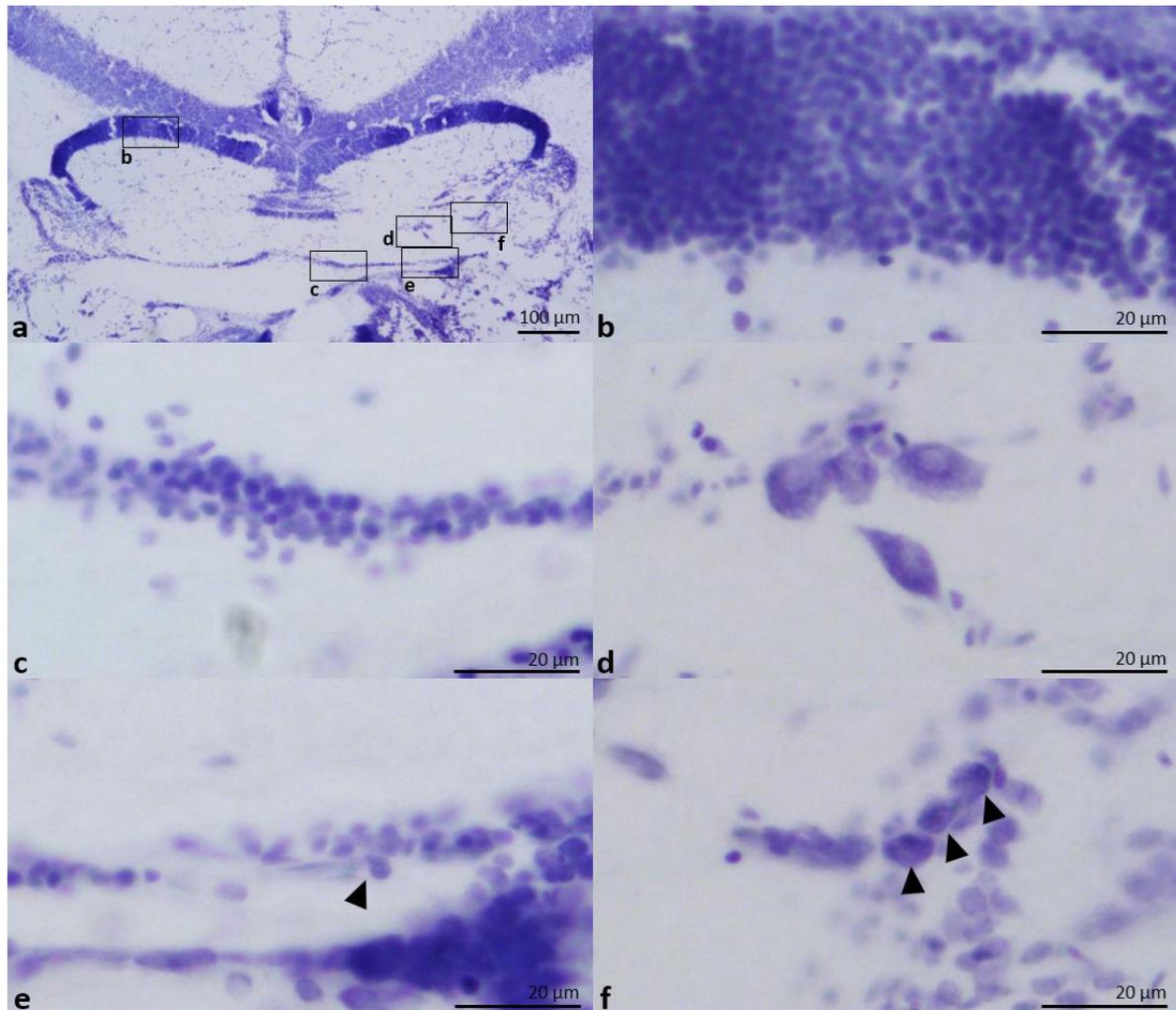


Abbildung 4.32: Histologie des TL von *Valenciennes muralis*

Nissl-Färbung des TL von *Valenciennes muralis* mittels Kresylviolett, die die Histologie des TL zeigt. a) Übersichtsaufnahme des TL und Detailaufnahmen der Zytoarchitektur b) der dorsalen Region der äußeren granulären Zellschicht, c) der medialen Region der ventralen äußeren granulären Zellschicht, d) des Zellclusters der großen Zellen (ca. 7-10 µm), e) der lateralen Region der ventralen äußeren granulären Zellschicht und f) der lateralen Zellgrenze zum NPC. Die Pfeilspitzen markieren die größeren Zellen in den Detailaufnahmen. Maßstäbe: a) 100 µm und b-d) 20 µm.

Der TL der Gobiiformes weicht nicht nur in seiner generellen Histologie von der ursprünglichen Beschreibung ab, sondern zeigt auch innerhalb der Ordnung eine Variation auf. Unterschiede bei den Grundeln sind im Neuropilanteil, der Zellschichtdicke, der Zellanordnung, sowie der



Zelltypen zu finden. Unterschiedliche Zellgrößen wurden bereits bei verschiedenen Strahlenflosser beschrieben. In Cypriniden (Ito, 1971; Folgueira et al., 2020) und Holocentriden (Xue et al., 2003) konnten drei verschieden große Zelltypen identifiziert werden, wohingegen zwei Zelltypen bei Salmoniden vorkommen (Folgueira et al., 2007). Wullimann und Roth (1994) zeigten, dass der TL von *Pantodon buchholzi* aus drei dorso-ventral angeordnete Zellreihen besteht. Das zeigt, dass diese Struktur nicht streng uniform sein muss, sondern durchaus variabel in der Zytoarchitektur ist. Über die Funktionen der unterschiedlichen Zelltypen ist jedoch nichts bekannt.

4.3.3 Praeglomerulärer Komplex (PG)

Wichtige aufsteigende Projektionen zum Telencephalon entspringen dem praeglomerulären Komplex (PG) von Schnitzlein (1962), ein Gebiet, das zur posterioren tuberkulären Region des Diencephalons gehört. Dieser Komplex besteht aus mehreren Nuklei, dennoch wird diese Struktur oftmals nur als Nucleus praeglomerulosus bezeichnet. Über die Nomenklatur gibt es Unstimmigkeiten in der Literatur. Als Grundlage dient hier die Nomenklatur von Imura et al. (2003), Yamamoto und Ito (2005), Yoshimoto et al. (1988) und Wullimann (1988).

Bei genauerer Betrachtung des Diencephalons der Grundeln grenzt medial an den rostralen Torus lateralis (TLat) eine auffällig nahezu kastenförmige Struktur an. Diese würde bei einem topologischen Vergleich mit einem Cichliden dem praeglomerulären Komplex entsprechen, Yoshimoto et al. (1998) und Imura et al. (2003) haben diese Region beim Cichliden beschrieben. Dabei würde der Kasten seiner Lage nach dem tertiären gustatorischen Nucleus (NGT) gleichgesetzt werden.

Für Grundeln konnten drei Subnuklei des Nucleus praeglomerulosus beschrieben werden: der Nucleus praeglomerulosus pars medialis (PGm), Nucleus praeglomerulosus anterioris (PGa) und der tertiäre gustatorische Nucleus (NGT). Die Abb. 4.33 vergleicht die Region des praeglomerulären Komplexes von *Valenciennes muralis* mit der von *Thorichthys meeki*.

Das kaudale Ende des praeglomerulären Komplexes befindet sich dorso-medial des anterioren Teils des Nucleus glomerulosus (NG). In dieser Ebene ist der PGm lediglich eine kleine Zellmasse (Abb. 4.33 a). Weiter rostral wandert diese Zellmasse nach lateral. Auf der Ebene des NPC und des kaudalen Endes der Commissura posterior trifft der PGm auf den posterioren



Abschnitt des NGT (Abb. 4.33 b). Der NGT ist hier noch ein diffuser Kern mit unklaren Zellgrenzen, die sich weiter rostral deutlich ausbilden und dem NGT eine Kastenform geben. In der Ebene der posterioren Kommissur ist der NGT im Fall von *Valenciennesa muralis* durch eine dünne geschlossene Zellschicht, die ein großes Neuropil umschließt, charakterisiert, wodurch dieses Gebiet sich eindeutig vom Torus lateralis abgrenzt (Abb. 4.33 c). Jedoch muss der NGT der Grundeln nicht immer komplett geschlossen sein, wie bei *Chlamydogobius eremius* ersichtlich ist (Kapitel 4.1.1). Der PGm ist in demselben Querschnitt voll ausgeprägt und als Kern, der sich an den NGT anlagert, erkennbar. Eine Zelllinie grenzt den PGm lateral zum NGT und ventral zum TLat ab, jedoch nicht medial zum Diencephalon. Vergleichbar dem NGT, besteht dieser Nukleus ebenfalls aus einem großen Neuropil. Im rostralen Bereich des praeglomerulären Komplexes bildet sich der PGa, der ventral zum Nucleus prethalamicus (Pth) liegt (Abb. 4.33 d). Der PGa stellt bei Grundeln den kleinsten Nukleus des Komplexes dar. Lateral zum PGa und Pth befindet sich das anteriore Ende des NGT.

Der Vergleich mit dem Cichliden *Thorichthys meeki* zeigt histologische Veränderungen des Nucleus praeglomerulosus auf. Im Bereich des anterioren NG ist der PGm der Grundeln nur eine kleine Zellmasse, wohingegen beim Cichliden ein deutlicher Kern medial des NG vorhanden ist (Abb. 4.33 e). Dieser wandert rostral weiter lateral und grenzt ebenfalls, wie bei der Grundel, an den NGT. Während NGT der Grundeln durch ein großes zentrales Neuropil gekennzeichnet ist, besteht der NGT der Cichliden aus einer dicht gepackten Zellmasse kleiner Zellen, die sich vom Torus lateralis abhebt (Abb. 4.33 f-h). Der PGm der Cichliden ist halbmondförmig und gut ausgeprägt (Abb. 4.33 g). Ebenfalls wie der NGT besteht der PGm aus einer dichten Zellmasse. Wie bei *V. muralis* auch stellt der PGa beim Cichliden das anteriore Ende des PG dar (Abb. 4.33 h). Nach Murakami et al. (1986) befindet sich dorsal des rostralen Bereichs des PG der Pth. Für Cichliden wurde der Pth jedoch nicht ausreichend beschrieben, weswegen die Bezeichnung Pth mit einem Fragezeichen versehen wurde.

Sowohl der Pth, als auch der PGa der Grundeln besitzen ein nahezu zellfreies Zentrum, während beim Cichliden beide Kerne aus einer Zellmasse bestehen. Die oben beschriebene Histologie des praeglomerulären Komplexes von *V. muralis* trifft auf alle untersuchten Grundeln zu.

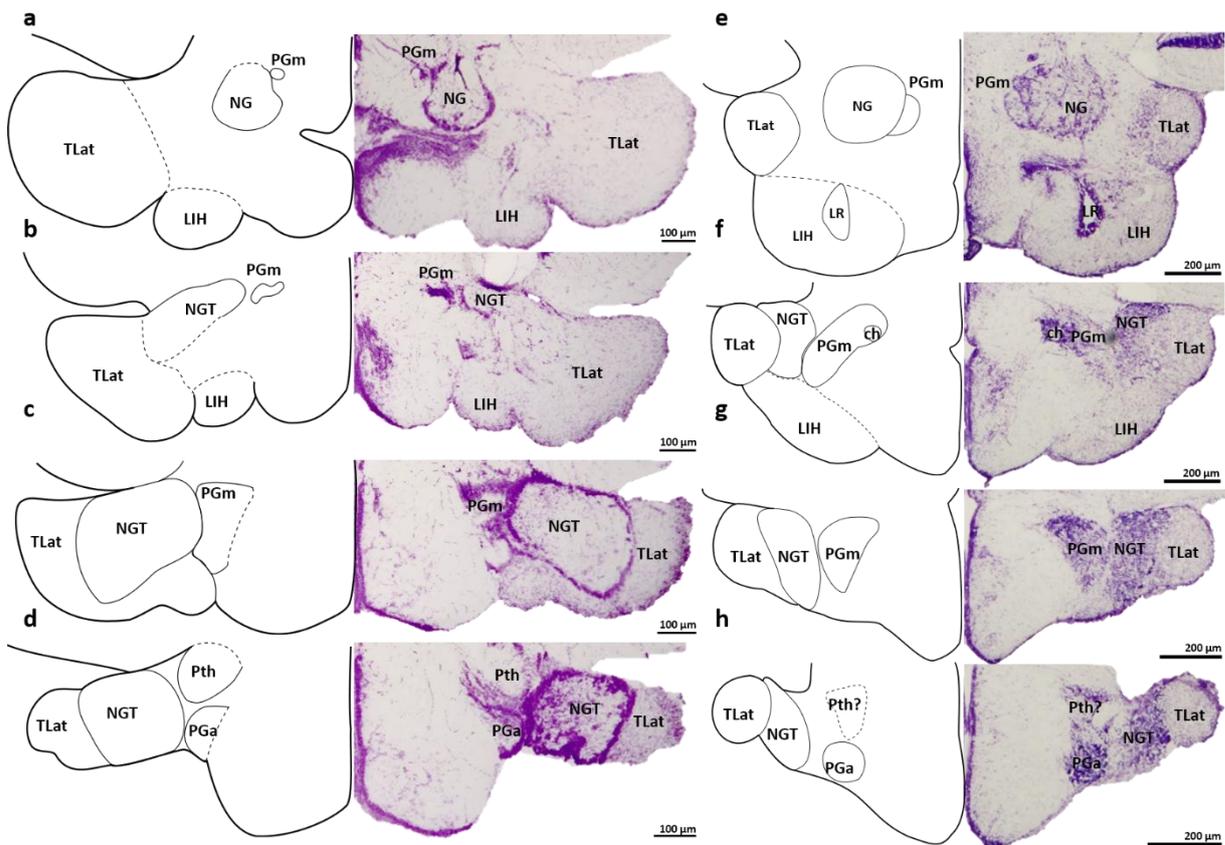


Abbildung 4.33: Histologischer Vergleich des Nucleus praeglomerulosus von Grundel und Cichlide

Kresylviolett gefärbte Querschnitte (rechts) und korrespondierende Strichzeichnung (links) von kaudal nach rostral durch den praeglomerulären Komplex von a-d) *Valenciennesa muralis* und e-h) *Thorichthys meeki*. a und e) Ebene des NG, b und f) Ebene des NPc und dem kaudalen Bereich der posterioren Kommissur, c und g) Ebene des rostralen Bereichs der posterioren Kommissur und d und h) Ebene der Habenula. Maßstäbe *V. muralis* 100 µm und *T. meeki* 200 µm.

4.3.4 Nucleus paracommissuralis (NPc)

Der Nucleus paracommissuralis (NPc) ist ein Kern im Synencephalon, einer Region zwischen dem dorsalen Diencephalon und Mesencephalon. Es wird angenommen, dass diese Struktur in allen Euteleostei vorhanden ist, jedoch in seiner Ausprägung einer großen Variation unterliegt (Imura et al., 2003).

Der paracommissurale Nucleus liegt in der Ebene des rostralen Tectum opticums. Wie der Name andeutet, befindet sich dieses Kerngebiet dorsolateral der Commissura posterior (Cpos). Bei den in der Literatur untersuchten Actinopterygii (Holocentridae, Balistidae, Scorpaenidae) wurde der NPc als rostro-kaudal verlängerte Struktur beschrieben, die im Querschnitt eine auffällige halbrunde bis ovale Form aufweist. Histologisch besteht der NPc



aus einer dicht gepackten Zellschicht, die ein elliptisches Neuropil mit wenigen gestreuten Zellen umschließt.

Innerhalb der Grundeln zeigt sich der NPc als deutlicher Kern auf Höhe des rostralen Torus longitudinalis (TL) und der posterioren Kommissur. Jedoch weist er in seiner topologischen Lage Unterschiede zu anderen Strahlenflossern auf. In Abb. 4.34 sind Kresylviolett gefärbte Querschnitte von zehn verschiedenen Strahlenflossern abgebildet. Dabei repräsentieren die Abb. 4.34 a - Abb. 4.34 e fünf verschiedene Grundelfamilien und die Abb. 4.34 f - Abb. 4.34 j eine Auswahl der untersuchten Strahlenflosser. Dargestellt sind die Spezies *Rhyacichthys aspro* (Rhyacichthyidae; Abb. 4.34 a), *Eleotris sp.* (Eleotridae; Abb. 4.34 b), *Oxyeleotris marmorata* (Butidae; Abb. 4.34 c), *Awaous flavus* (Oxudercidae; Abb. 4.34 d), *Valenciennea muralis* (Gobiidae; Abb. 4.34 e), *Thorichthys meeki* (Cichlidae; Abb. 4.34 f), *Dascyllus trimaculatus* (Pomacentridae; Abb. 4.34 g), *Holocentrus sp.* (Holocentridae; Abb. 4.34 h), *Salarias fasciatus* (Blenniidae; Abb. 4.34 i) und *Clarias gariepinus* (Clariidae; Abb. 4.34 j). Die ausgewählten Querschnitte zeigen hierbei eine vergleichbare Ebene des rostralen TL und der posterioren Kommissur. Histologisch lassen sich innerhalb der Grundeln und der anderen Strahlenflosser keine eindeutigen Unterschiede identifizieren. Kleinere Unterschiede betreffen die Anzahl der Zellen im Neuropil. Während beim Cichliden (Abb. 4.34 f) nur wenig Zellen im NPc liegen, befinden sich mehr Zellen im NPc beim Holocentriden (Abb. 4.34 h). Unterschiede sind auch nicht in der Form vorhanden, die bei allen Arten halbrund bis oval ist. Jedoch fällt die Position des NPc der Grundeln auf. Die ovale Form des NPc ist bei den Strahlenflossern horizontal ausgerichtet, wohingegen sie bei den Grundeln vertikal orientiert ist. Dadurch wird der halbrunde Nukleus um ca. 90° in seiner Ausrichtung gedreht. Dabei lagert sich der NPc bei den Actinopterygii eher an die Kommissur an und zeigt keine Anlagerung an den TL. Im Fall von *C. gariepinus* ist der NPc sowohl vom TL, als auch von der Cpos distanziert.

Bei den Grundeln hingegen schließt der NPc medial an den TL an und wird lateral vom Ventrikel umgeben. Dies konnte bei fast allen untersuchten Gobiiformes festgestellt werden. Die Ausnahme stellt hier *R. aspro* dar, der die gleiche Anordnung wie die anderen Strahlenflosser aufweist. Hier hat der NPc ebenfalls eine horizontale Ausrichtung. Zusätzlich zu der Ausrichtung des NPc fällt bei *V. muralis* auf, dass die äußere Zellschicht in der ventralen Region aufgelockert ist und sich eine Verbindung des NPc zum TL andeutet. Diese Beobachtung konnte auch in einigen BFI Datensätzen gemacht werden. Ob es eine Verbindung



zwischen diesen beiden Strukturen gibt, ist jedoch nicht bekannt und konnte auch in weiteren histologischen Schnitten nicht abschließend geklärt werden.

Die Ausprägung des NPc der Strahlenflosser zeigt deutliche Unterschiede. Wird der NPc hierbei in Beziehung zum TL gesetzt, zeigt sich, dass der NPc der Grundeln, mit Ausnahme von *R. aspro*, relativ groß ist. Beim Cichliden ist dieser Kern ebenfalls gut ausgebildet. Der NPc bei *D. trimaculatus* und *Holocentrus sp.* ist im Verhältnis zum TL relativ klein, jedoch ist in diesen Arten vermutlich der TL besonders gut ausgeprägt. In Bezug auf den TL besitzt *S. fasciatus* den größten NPc. Hier erscheint diese Struktur als prominenter Kern dorsolateral der Kommissur. Bei *C. gariepinus* wiederum ist der NPc geringer entwickelt.

Der NPc der Gobiiformes weist zwar keine eindeutigen histologischen Unterschiede auf, aber zeigt dafür eine auffällige Veränderung in der Ausrichtung und eine mögliche Verbindung zum TL in manchen Grundeln.

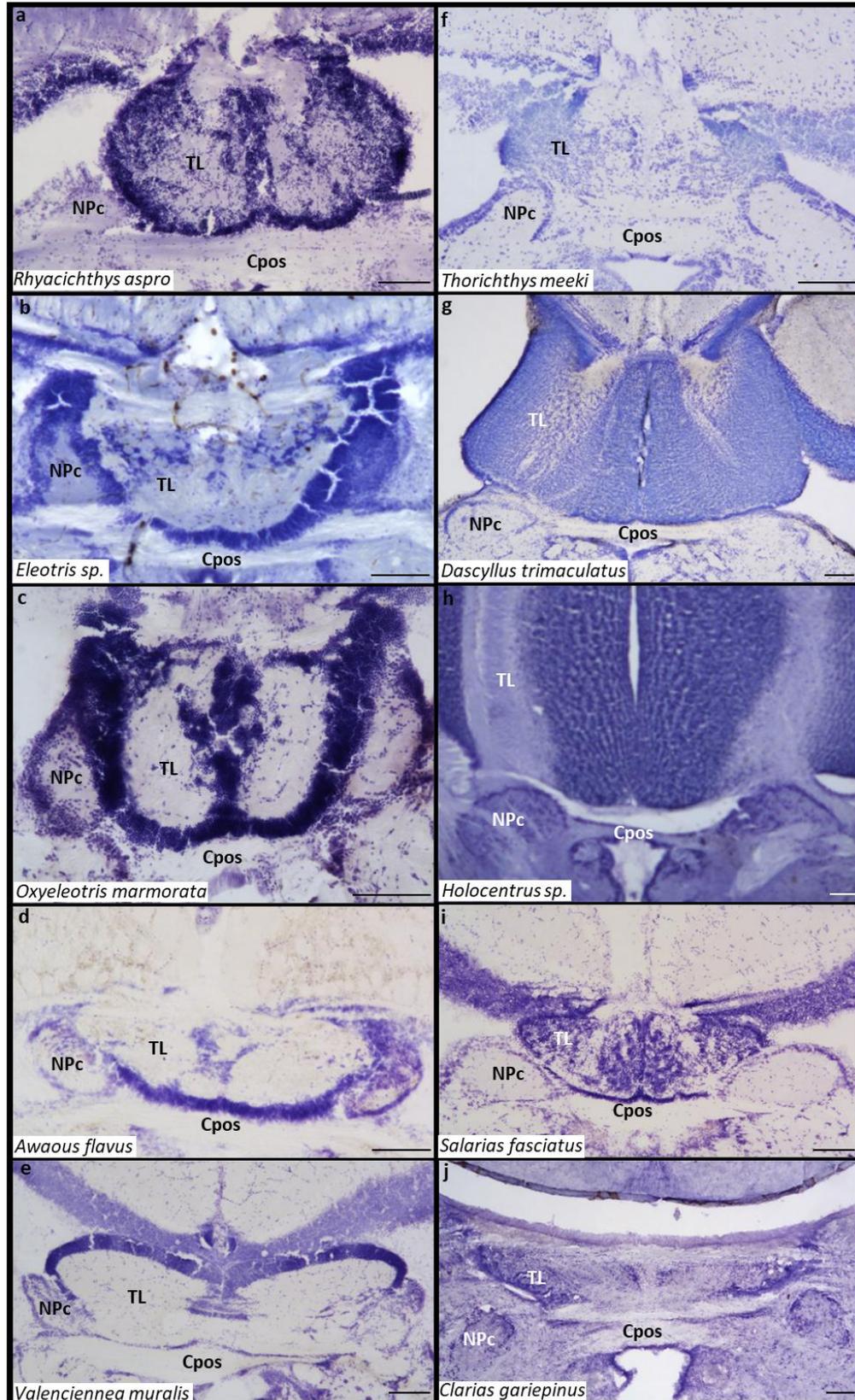


Abbildung 4.34: Histologischer Vergleich des NPc bei verschiedenen Actinopterygii

Vergleichende histologische Darstellung des NPc anhand von Kresylviolett gefärbten Querschnitten von Grundeln (links) und verschiedenen Actinopterygii Arten (rechts). Der NPc bei a) *Rhyacichthys aspro*, b) *Eleotris sp.*, c) *Oxyeleotris marmorata*, d) *Awaous flavus*, e) *Valencienna muralis*, f) *Thorichthys meeki*, g) *Dascyllus trimaculatus*, h) *Holocentrus sp.*, i) *Salaria fasciatus* und j) *Clarias gariepinus*. Maßstab 100 µm.



4.3.5 Vagus Lobus / Sekundärer gustatorischer Nukleus / Torus lateralis

Das gustatorische System der Actinopterygii ist nur für wenige Arten bzw. Familien gut beschrieben. Dazu gehören vor allem die Cypriniformes, die Siluriformes und die Gadiformes. Bei den Cichliformes ist ebenfalls bekannt, dass der Vagus Lobus gut ausgeprägt sein kann. In dieser Studie hat sich gezeigt, dass auch manche Arten der Gobiiformes über ein gut entwickeltes Geschmackssystem verfügen. Infolgedessen werden in Abb. 4.35 die Gebiete Vagus Lobus (LX), Sekundärer gustatorischer Nukleus (NGS) und Torus lateralis (TLat) zwischen den Familien Cyprinidae, Bagridae, Lotidae, Gobiidae und Cichlidae verglichen. Abb. 4.35 a zeigt Querschnitte durch das Gehirn von *Carassius auratus* (Cyprinidae), Abb. 4.35 b von *Mystus tengara* (Bagridae), Abb. 4.35 c von *Lota lota* (Lotidae), Abb. 4.35 d von *Valenciennea muralis* (Gobiidae) und Abb. 4.35 e von *Thorichthys meeki* (Cichlidae). Von links nach rechts sind Querschnitte durch die Region des Vagus Lobus, den Sekundären gustatorischen Nukleus und den Torus lateralis abgebildet. Grenzverläufe der Strukturen sind als gestrichelte Linien eingezeichnet. Die ausgewählten Querschnitte repräsentieren hierbei die Ebene mit der größten Ausformung des jeweiligen Gebietes, um die Größe der Struktur annähernd vergleichbar zu machen.

Das Vagus System von *Carassius auratus* ist hinsichtlich Histologie und Verbindungen am besten untersucht und beschrieben. Der Vagus bildet in dieser Art einen prominenten paarigen Lobus auf dem dorsalen Rhombencephalon aus (Abb. 4.35 a). Die Loben weisen eine laminare topographische Organisation auf und bestehen aus 16 verschiedenen Schichten (Morita et al. 1983; Morita & Finger 1985). Der Vergleich mit den anderen vier Arten zeigt keine derartige laminierte Organisation der Vagus Loben. Zudem ist zu erkennen, dass der Vagus von *C. auratus* am größten ist, wenn das Verhältnis von Vagus zu Rhombencephalon im dargestellten Querschnitt als Annäherung genommen wird. Wird aus der Fläche des Vagus und des Rhombencephalons ein Verhältnis berechnet ergibt sich für *C. auratus* ein Wert von 2,44, für *M. tengara* 0,58, für *L. lota* 0,30, für *V. muralis* 1,41 und für *T. meeki* 0,74. Somit hätte *V. muralis* den zweitgrößten und *L. lota* den kleinsten Vagus der abgebildeten Arten. Neben der Größe des Vagus fallen bei der Grundel die Motoneurone des Vagus auf. Diese werden untenstehend genauer beschrieben.

Der Sekundäre gustatorische Nukleus ist ein ellipsoider Kern im Rhombencephalon ventral des Corpus cerebelli. In allen fünf Spezies befindet sich diese Struktur in einer ähnlichen Position.



Histologische Unterschiede sind in den dargestellten Arten nicht vorhanden. Jedoch gibt es Größenunterschiede zwischen den Spezies. Aus der Fläche des NGS und dem ventralen Bereich des Rhombencephalons, ohne den Inferioren Lobus, ergeben sich für *C. auratus* ein Verhältnis von 0,35, für *M. tengara* von 0,51, für *L. lota* von 0,28, für *V. muralis* von 0,29 und für *T. meeki* von 0,11. Den größten NGS besitzt der Wels *M. tengara*, gefolgt vom Goldfisch *C. auratus*. Bei *T. meeki* ist dieses Gebiet am kleinsten. Aufgrund dessen, dass der NGS neben Projektionen vom Vagus auch Projektionen des Facialis erhält, müssen die Größe des Vagus und des Sekundären gustatorischen Nukleus nicht übereinstimmen. Die Siluriformes und Gadiformes sind insbesondere für ihre stark vergrößerten Facialis Loben bekannt. In diesen Gruppen spielt der externe Geschmackssinn eher eine größere Rolle als der interne Geschmackssinn.

Das tertiäre gustatorische Zentrum stellt der Torus lateralis dar. In verschiedenen Fischen erhielt dieses Gebiet Informationen vom Sekundären gustatorischen Nukleus. Infolgedessen könnte angenommen werden, dass die Größe des TLat mit der Größe des NGS korreliert. Histologische Unterschiede in den abgebildeten Arten konnten nicht identifiziert werden. Bei den untersuchten Arten bestand der TLat jeweils aus kleinen diffus angeordneten Zellen, die eine ventro-laterale Ausformung des Tegmentums bilden. Der hauptsächliche Unterschied betrifft die Größe des Torus lateralis. Am auffälligsten erscheint hier *V. muralis* (Abb. 4.35 d), dessen TLat stark vergrößert ist. Im Gegensatz dazu ist der TLat in *C. auratus*, *M. tengara* und *T. meeki* vergleichsweise klein. Diese Annahme bestätigt sich auch durch die Berechnung des Verhältnisses von TLat zu Tegmentum. Das Tegmentum umfasst die Region ventral des mesencephalen Ventrikels bis hin zum Inferioren Lobus. Bei der Grundel und dem Cichliden wurde der Bereich um den Nucleus glomerulosus bei der Flächenberechnung inkludiert. Für *C. auratus* und *M. tengara* hat sich ein Wert von 0,17, für *L. lota* von 0,30, für *V. muralis* von 0,59 und für *T. meeki* von 0,12 ergeben. Diese Werte bestätigen den optischen Eindruck bezüglich der Größe des Torus lateralis. Es zeigt sich auch, dass die Größe des LX und NGS nicht zwangsläufig mit der TLat Größe korreliert. Bei Grundeln scheint dies jedoch der Fall zu sein, wie sich auch in der Abbildung zur Korrelation der Hirngebiete der Grundeln (Kapitel 4.4.2.4) erkennen lässt.

Auffällig bei dem Vergleich dieser fünf Arten ist weniger die Histologie der Gehirngebiete, als mehr die Kombinationen der Strukturen in Bezug auf die Größe. Während in *C. auratus* der



größte LX zu finden ist, liegt er beim NGS auf Platz 2 und beim TLat zusammen mit dem Wels auf dem 3. Platz. *M. tengara* hat den zweitkleinsten Vagus Lobus, besitzt dafür aber den größten Sekundären gustatorischen Nukleus und einen mittelgroßen Torus lateralis. Den kleinsten Vagus der gezeigten Spezies hat *L. lota*. Zudem ist der NGS ebenfalls recht klein, aber der Torus lateralis ist relativ gut ausgeprägt. Die Grundel *V. muralis* besitzt den zweitgrößten Vagus, einen mittelgroßen Sekundären gustatorischen Nukleus und einen besonders entwickelten Torus lateralis. Der Cichlide *T. meeki* besitzt zwar einen vergleichsweise großen Vagus Lobus, jedoch sind das sekundäre und tertiäre gustatorische Zentrum nur klein.

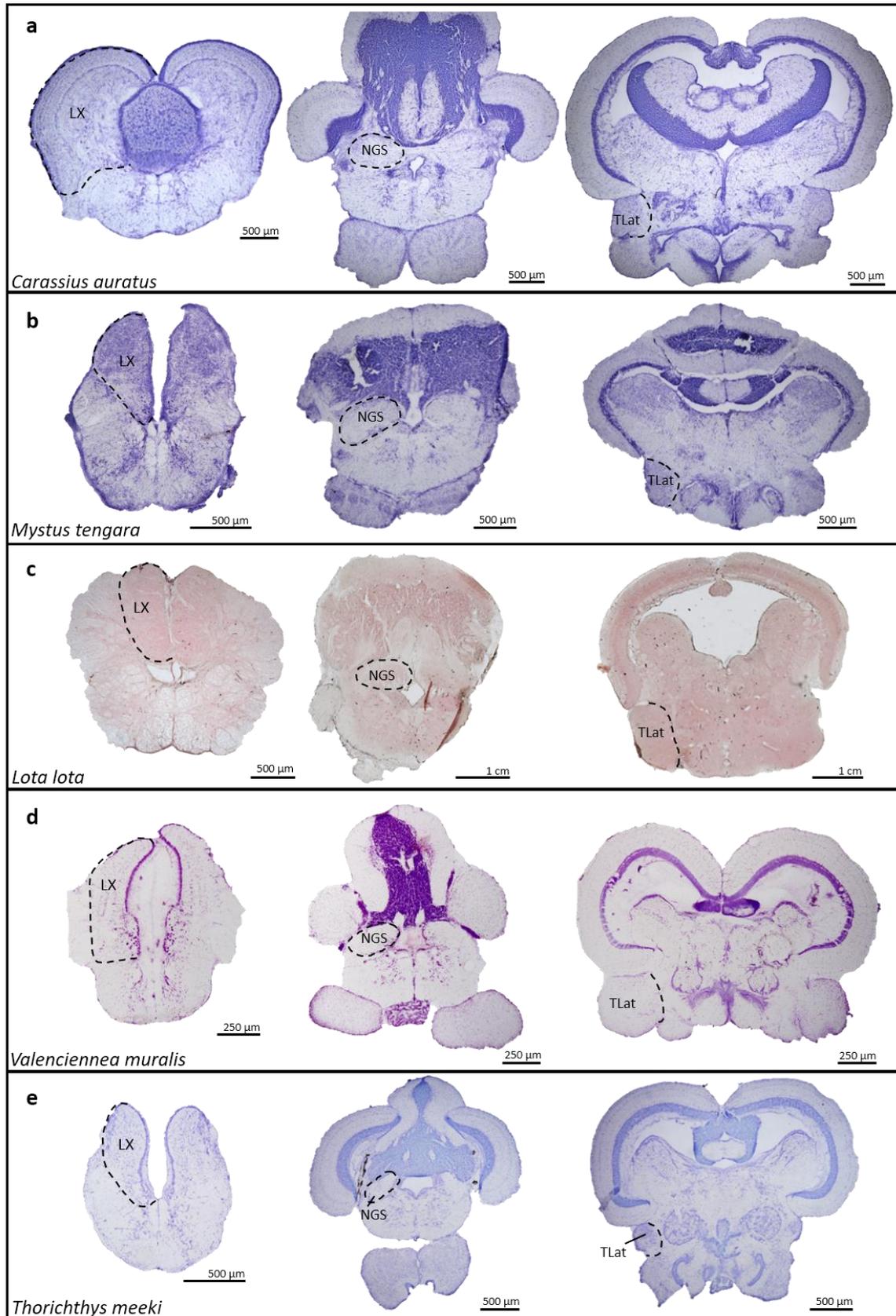


Abbildung 4.35: Vergleich des Vagus Lobus, Sekundären gustatorischen Nukleus und des Torus lateralis

Größenvergleich und vergleichende histologische Darstellung der gustatorischen Hirngebiete Vagus Lobus, Sekundärer gustatorischer Nukleus und Torus lateralis bei a) *Carassius auratus* (Cyprinidae), b) *Mystus tengara* (Bagridae), c) *Lota lota* (Gadidae), d) *Valencienna muralis* und e) *Thorichthys meeki*.



Die Motoneuron Region des Vagus zeigte bei der Grundel in Abb. 4.35 d Auffälligkeiten. Aus diesem Grund wird diese Region in Abb. 4.36 genauer betrachtet und beschrieben. Dazu sind vier Querschnitte von der kaudalen Vagus Region bis zur rostralen Vagus Region repräsentiert. Abgebildet sind alternierende Schnitte eines Gehirns von *Valenciennea muralis* in einer Kresylviolett (CV) Färbung und einer Acetylcholinesterase (AChE) Färbung. In allen Querschnitten ist jeweils ein Teil eines Vagusnerv Asts (X) vorhanden. Die entsprechende Motoneuron Region (NXm) ist mittels eines gestrichelten Rechtecks gekennzeichnet und rechts neben dem Übersichtsbild in Detailansicht gezeigt. In der AChE Färbung können zusätzlich zu den Motoneuronen die drei unterschiedlichen Schichten des Vagus Lobus dargestellt werden, da sie sich im Vorhandensein dieses Neurotransmitters unterscheiden.

In den Kresylviolett Querschnitten sind, mit Ausnahme einer medialen Zellreihe, keine Differenzierung des Vagus Lobus ersichtlich. Die, in der Kresylviolett Färbung, gefärbte mediale Zellreihe ist jedoch in der AChE Färbung nicht gefärbt. Dafür können in der AChE Färbung die externe sensorische Schicht, die intermediäre Faserschicht und die intern gelegene motorische Schicht unterschieden werden. Die sensorische Schicht weist lediglich eine schwach braun-rötliche Färbung auf, während die Faserschicht vollkommen ungefärbt ist und die motorische Schicht eine intensive Färbung besitzt. Innerhalb der sensorischen Schicht lässt sich in der AChE Färbung ebenfalls keine Laminierung erkennen, wie sie bei *C. auratus* vorhanden ist. Insbesondere die Motoneurone sind stark AChE positive Zellen, weswegen die Vagus Motoneuron Region intensiv gefärbte Zellen aufweist.

Abb. 4.36 a zeigt eine Ebene des kaudalen Vagus, in der der Lobus noch nicht in voller Größe vorliegt. In dieser Region des Vagus ist die Faserschicht auch noch sehr schmal. Ebenfalls wie die Faserschicht, zeigt der anliegende Vagus Nerv (X) aufgrund der Myelinisierung keine Färbung. Ventral des Lobus befindet sich eine Anhäufung von kleineren Motoneuronen (7-15 μm), die in der AChE Färbung intensiv gefärbt sind. Diese Motoneurongruppe wurde als M1 bezeichnet.

Weiter rostral wird der Vagus Lobus größer und die Motoneurongruppe M1 wandert dorsal und bildet eine einzellige Linie entlang der Mittellinie (Abb. 4.36 b). Ventral dieser Zellreihe befindet sich ein weiteres Cluster größerer Zellen (15-20 μm), die als M2 benannt wurden. In dieser Ebene ist die Faserschicht des Lobus etwas dicker und es sind Fasern erkennbar, die vom Vagus Nerv in die Faserschicht ziehen.



In den Abb. 4.36 c-d, die rostrale Ebenen des Vagus abbilden, ist der Vagus Lobus vollständig ausgeprägt. Während die Faserschicht in Abb. 4.36 c eher dünn erscheint, ist sie in Abb. 4.36 d wieder breiter und weist zusätzlich eine höhere Anzahl an eintretenden Fasern auf. Die Motoneurongruppe M1 ist auf Höhe der Ebene der Querschnitte aus Abb. 4.36 c nicht mehr vorhanden. Zudem ist die Anzahl der Zellen der Gruppe M2 geringer. Die Motoneurone der Gruppe M2 reihen sich, ähnlich der Zellgruppe M1, auf und formen nahezu eine Linie. In dem am weitesten rostral gelegenen Schnitt wird die Motoneurongruppe M2 durch eine weitere Gruppe von Motoneuronen, die als M3 bezeichnet wurden, ersetzt. Sowohl in der Kresylviolett Färbung, als auch in der AchE Färbung bildet diese Gruppe eine distinkte halbrunde bis runde Anhäufung von kompakten motorischen Zellen. Diese Zellen besitzen eine Größe von ca. 10-15 μm .

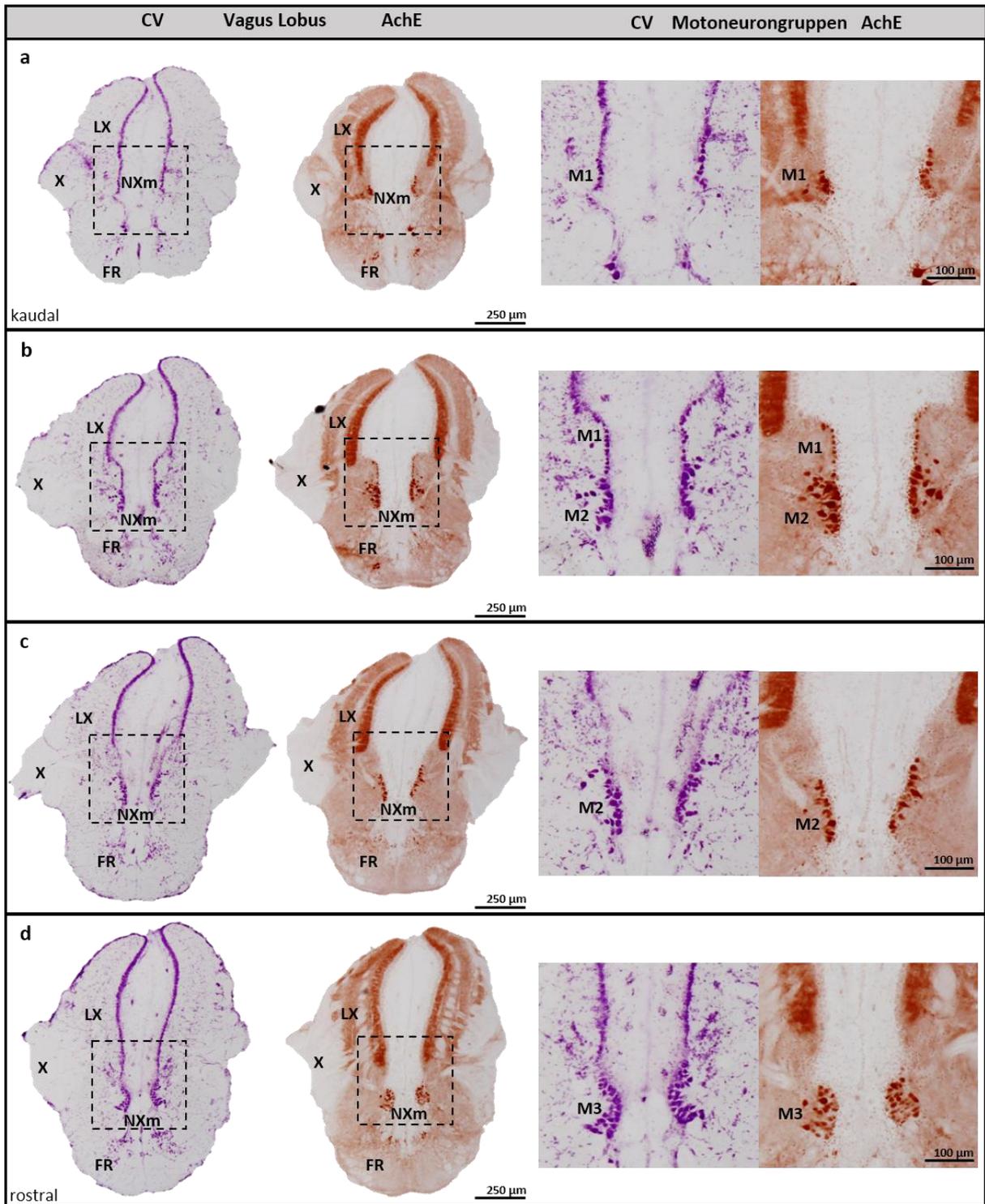


Abbildung 4.36: CV und AChE Färbung des Vagus Lobus und der Vagus Motoneurone von *Valenciennea muralis*

Histologische Darstellung verschiedener Ebenen des Vagus Lobus und der Motoneurone von *Valenciennea muralis* anhand von Kresylviolett (CV) gefärbten Querschnitten (links) und der alternierenden Acetylcholinesterase (AChE) Färbung (rechts) von kaudal nach rostral a) - d). Die Motoneuron Regionen sind rechts als Detailaufnahmen abgebildet. Dunkelrot-braun gefärbte Zellen und Regionen in der AChE Färbung zeigen AChE positive Bereiche an. Maßstäbe Übersicht 250 µm und Detail 100 µm.



Diese Differenzierung in drei verschiedene Motoneurongruppen ist wahrscheinlich auch bei anderen Grundeln, deren Vagus Lobus gut ausgeprägt ist, vorhanden. Bei *Gobioides broussonnetii* konnten ebenfalls verschieden Motoneurongruppen identifiziert werden. Die Funktion dieser drei unterschiedlichen Motoneurongruppen, bzw. deren innervierten Strukturen, sind jedoch nicht bekannt. In Grundelarten mit einem geringer entwickelten Vagus System zeigt die Motoneuron Region keine vergleichbare Differenzierung auf. Abb. 4.37 zeigt vergleichbare Querschnittsebenen durch ein Kresylviolett gefärbtes Gehirn von *Oxyeleotris marmorata* und ein mit AchE gefärbtes Gehirn. Dargestellt sind vier Ebenen durch die kaudale (Abb. 4.37 a-b) und rostrale Region (Abb. 4.37 c-d) des Vagus. Die Motoneuron Region der Querschnitte sind mit dem gestrichelten Kasten markiert und rechts neben den Übersichtsschnitten gezeigt.

Der Vagus Lobus von *O. marmorata* ist nur gering ausgeprägt und zeigt in der AchE Färbung eine einheitliche Färbung auf und keine Schichtung wie der Vagus Lobus von *V. muralis*. Außerdem ist die medial, an den Ventrikel angrenzende, Zellschicht in der CV Färbung gefärbt, wohingegen sie in der AchE Färbung ungefärbt ist. Abb. 4.37 a repräsentiert Querschnitte durch das posteriore Ende des Vagus. An den Ventrikel angrenzend liegt eine kleine halbkreisförmig angeordnete Gruppe von Motoneuronen (M1), die in beiden Färbungen erkennbar ist. In Abb. 4.37 b ist der Vagus vollständig ausgeprägt und es ist ein eingehender Ast des N. Vagus abgebildet. Sowohl die CV Färbung, als auch die AchE Färbung zeigen eine etwas größere kompakte Gruppe von Motoneuronen. Die Motoneurone sind auf dieser Ebene nicht mehr halbkreisförmig organisiert, sondern bilden eine dichte Ansammlung. Größenunterschiede zwischen den Motoneuronen liegen in den beiden kaudalen Ebenen nicht vor, dennoch wurde diese Gruppe von motorischen Zellen als M2 bezeichnet. Abb. 4.37 c bildet Querschnitte durch die rostrale Region des LX ab, bei denen der Vagus beginnt wieder kleiner zu werden und sich nach innen zum Ventrikel orientiert. Die Anzahl der Motoneurone nimmt in dieser Ebene ab. Aufgrund der Anordnung handelt es sich vermutlich um die Gruppe M2. In der AchE Färbung lässt sich erkennen, dass nur wenige Zellen gefärbt sind. Die Abb. 4.37 d zeigt Querschnitte durch den anterioren Vagus auf Höhe der posterioren Crista cerebellaris. In dieser Ebene befindet sich am Ventrikel erneut eine in der AchE Färbung stark gefärbte Motoneurongruppe aus dicht angeordneten Zellen. Durch den Größenunterschied zwischen den Zellen in Abb. 4.37 c und Abb. 4.37 d handelt es um eine andere Gruppe von Motoneuronen, die deswegen als M3 bezeichnet wurde.

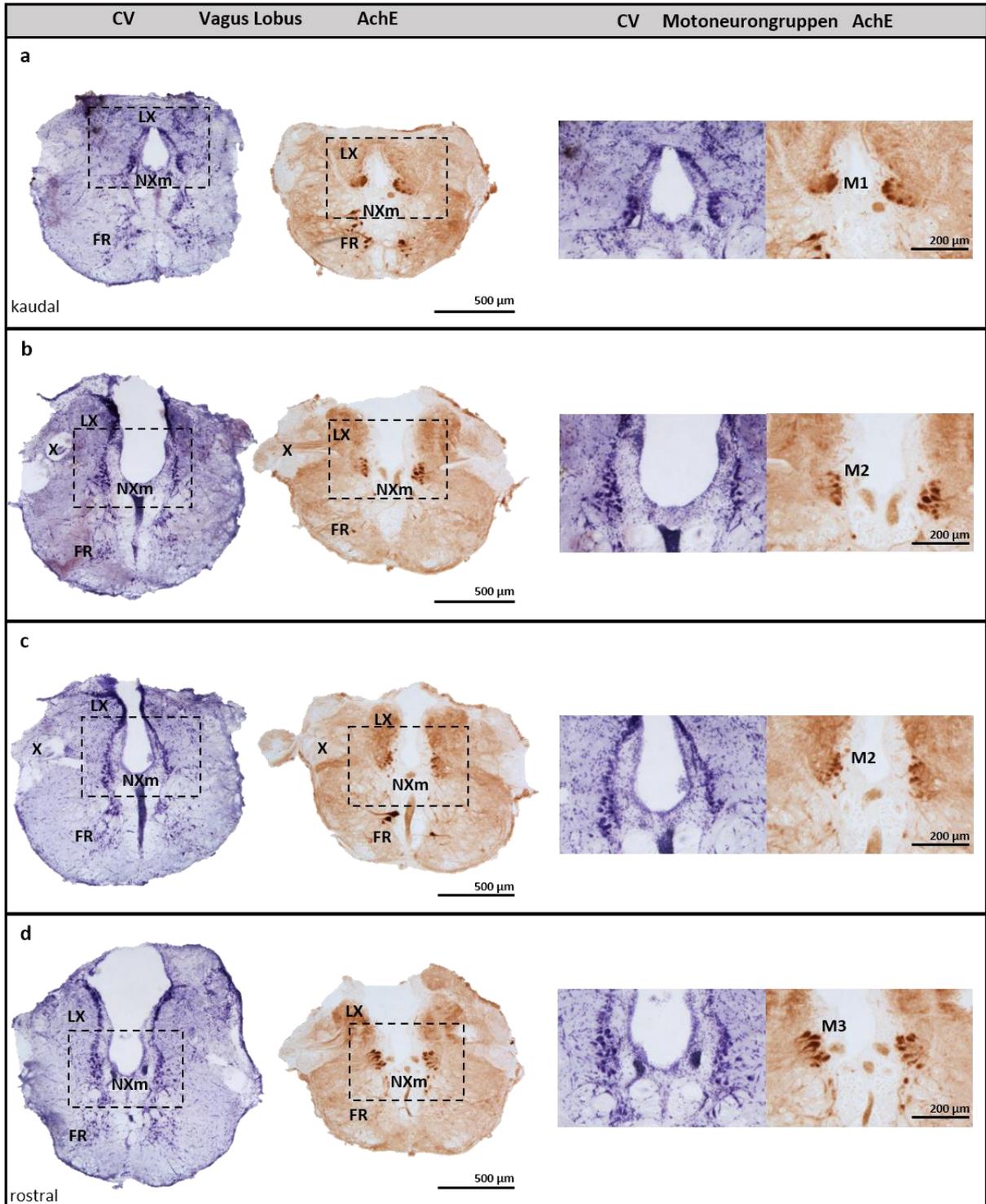


Abbildung 4.37: CV und AChE Färbung des Vagus Lobus und der Vagus Motoneurone von *Oxyeleotris marmorata*

Histologische Darstellung verschiedener Ebenen des Vagus Lobus und der Motoneurone von *Oxyeleotris marmorata* anhand von Kresylviolett (CV) gefärbten Querschnitten (links) und einer Acetylcholinesterase (AChE) Färbung (rechts) von kaudal nach rostral a) - d). Die Motoneuron Regionen sind rechts als Detailaufnahmen abgebildet. Dunkelrot-braun gefärbte Zellen und Regionen in der AChE Färbung zeigen AChE positive Bereiche an. Maßstäbe Übersicht 500 µm und Detail 200 µm.



Unterschiede der Vagus Region zwischen *V. muralis* und *O. marmorata* betreffen vor allem die Größe des Vagus Lobus und die Anordnung der Motoneurone. Bei beiden Arten liegen wahrscheinlich mehrere Gruppen von Motoneuronen vor, die bei *V. muralis* deutlicher differenziert sind, als bei *O. marmorata*. Zudem weisen die Motoneurongruppen bei *V. muralis* Unterschiede in der Zellgröße auf.



Kapitel 4.4: Diversität innerhalb der Grundeln

4.4.1 Diversität in der Gehirnmorphologie anhand von 3D Rekonstruktionen

Die Diversität der Grundeln spiegelt sich in der Hirnmorphologie wider, wie die sechs 3D Rekonstruktionen aus den BFI Datensätzen in Lateral- und Dorsalansicht zeigen (Abb. 4.38). Jeder Hirnstruktur ist in dem 3D Modell eine spezifische Farbe zugeordnet. Das Gesamtgehirn ist dabei in grau-transparent abgebildet. Farblich dargestellt sind hier die sechs Hirngebiete Bulbus olfactorius (dunkelgrün), Telencephalon (mintgrün), Inferiorer Lobus (hellblau), Tectum opticum (rot), Corpus cerebelli (rosa) und Vagus Lobus (dunkelblau). Die sechs Gehirnrekonstruktionen zeigen Vertreter der vier volumetrisch untersuchten Familien Eleotridae, Butidae, Oxudercidae und Gobiidae. *Hypseleotris compressa* (Kaisergrundel) (Abb. 4.38 a) repräsentiert hierbei stellvertretend die Eleotridae, *Bostrychus zonatus* (Abb. 4.38 b) die Butidae, *Periophthalmus novemradiatus* (Indischer Zwergschlammspringer) (Abb. 4.38 c), *Gobioides broussonnetii* (Lila Aalgrundel) (Abb. 4.38 d), *Sicyopterus longifilis* (Langflossen Saugmaulgrundel) (Abb. 4.38 e) die Oxudercidae und *Valenciennesia puellaris* (Maiden-Schläfergrundel) (Abb. 4.38 f) die Gobiidae.

Während der Bulbus olfactorius bei *H. compressa* (Abb.4.38 a), *B. zonatus* (Abb. 4.38 b) und *G. broussonnetii* (Abb. 4.38 d) im Vergleich zum Telencephalon recht groß ist, ist er jedoch bei den meisten Grundeln eher klein wie bei *P. novemradiatus* (Abb. 4.38 c) und *V. puellaris* (Abb. 4.38 f). *S. longifilis* (Abb. 4.38 e) besitzt einen mittelgroßen Bulbus, zudem fällt auf, dass die beiden Bulbi voneinander separiert sind im Vergleich zu den anderen abgebildeten Gehirnen. Das angrenzende Telencephalon zeigt sowohl Unterschiede in der Größe, als auch in der Form. Bezüglich der Morphologie fällt auf, dass das Telencephalon wie bei *S. longifilis* frontal relativ spitz zuläuft, während es bei *B. zonatus* einigermaßen gleichförmig bleibt. In *H. compressa* und *S. longifilis* ist das Telencephalon im Vergleich zum Tectum opticum deutlich kleiner, wohingegen das Telencephalon von *B. zonatus* und *G. broussonnetii* größer erscheint, als das Tectum. Letztere Art weist ein besonders kleines Tectum opticum auf. Bei *P. novemradiatus* und *V. puellaris* hingegen sind diese beiden Großareale in etwa gleich groß. In *G. broussonnetii* ist neben den optischen Loben, der Inferiore Lobus ebenfalls klein. Bei *P. novemradiatus* hingegen, nimmt der Inferiore Lobus den Großteil des ventralen Bereichs ein. Weiterhin ist zu erkennen, dass dieses Gebiet sowohl bei dem Vertreter der Eleotriden, als auch Butiden gut ausgeprägt ist.



Beim Corpus cerebelli gibt es bei den Grundeln nur eine geringe Variation. Sie sind grundsätzlich für ihr kleines Cerebellum bekannt. In den 3D Rekonstruktionen lässt sich erkennen, dass der Schlammspringer ein vergleichsweise kleines Cerebellum hat. Auffällig ist allerdings die Ausformung des Corpus bei *S. longifilis*. Hier ist das Cerebellum nach kaudal geneigt, während sich bei den anderen Rekonstruktionen keine derartige Orientierung zeigt. Ein weiteres wichtiges sensorisches Areal mit einer großen Variabilität ist der Vagus Lobus im Hirnstamm. Manche Grundeln haben sich beim Fressverhalten spezialisiert, wozu sie einen gut ausgebildeten Vagus benötigen, wie z. B. *G. broussonnetii* und *V. puellaris*. Hier ist der Vagus als prominente Wölbung in beiden Ansichten wahrzunehmen. Im Fall der Aalgrundel ist das primäre interne Geschmackssystem in der Größe dem Tectum nahezu gleichzusetzen. In den anderen Arten ist der Vagus nur mäßig ausgebildet und bei externer Betrachtung nur schwach erkennbar.

Es sind nicht nur Größenunterschiede in den Verhältnissen der Hirnstrukturen zueinander vorhanden, sondern auch morphologische Unterschiede in den Gebieten, wie z. B. beim Cerebellum. Darüber hinaus zeigt auch die insgesamt Gehirnmorphologie eine interessante Diversität auf. Besonderes Augenmerk liegt hierbei auf *G. broussonnetii*, dessen Gehirn in die Länge gezogen ist und in der Dorsalansicht so gut wie keine lateralen Ausformungen zeigt. Andere 3D Modelle erscheinen hingegen eher kompakt wie *P. novemradiatus* oder *V. puellaris*. Das Gehirn von *S. longifilis* wirkt im Gegensatz zu den anderen Rekonstruktionen in der Lateralansicht eher abgeflacht.

Diese Abbildung zeigt gut wie sensorische Gebiete im Gehirn repräsentiert sind und wie variabel diese in ihrer Größe sein können. Von der externen Morphologie lassen sich somit Schlüsse auf die Lebensweise ziehen. Es zeigt auch, dass dafür nicht zwangsläufig ein Blick ins Innere notwendig ist. Vor allem repräsentieren die 3D Hirnmodelle die Anpassungsfähigkeit des Gehirns. Die Gehirne von verschiedenen Arten sind nicht identisch, sondern haben ihr eigenes Muster in der Größenzusammensetzung und Ausformung der Kerngebiete.

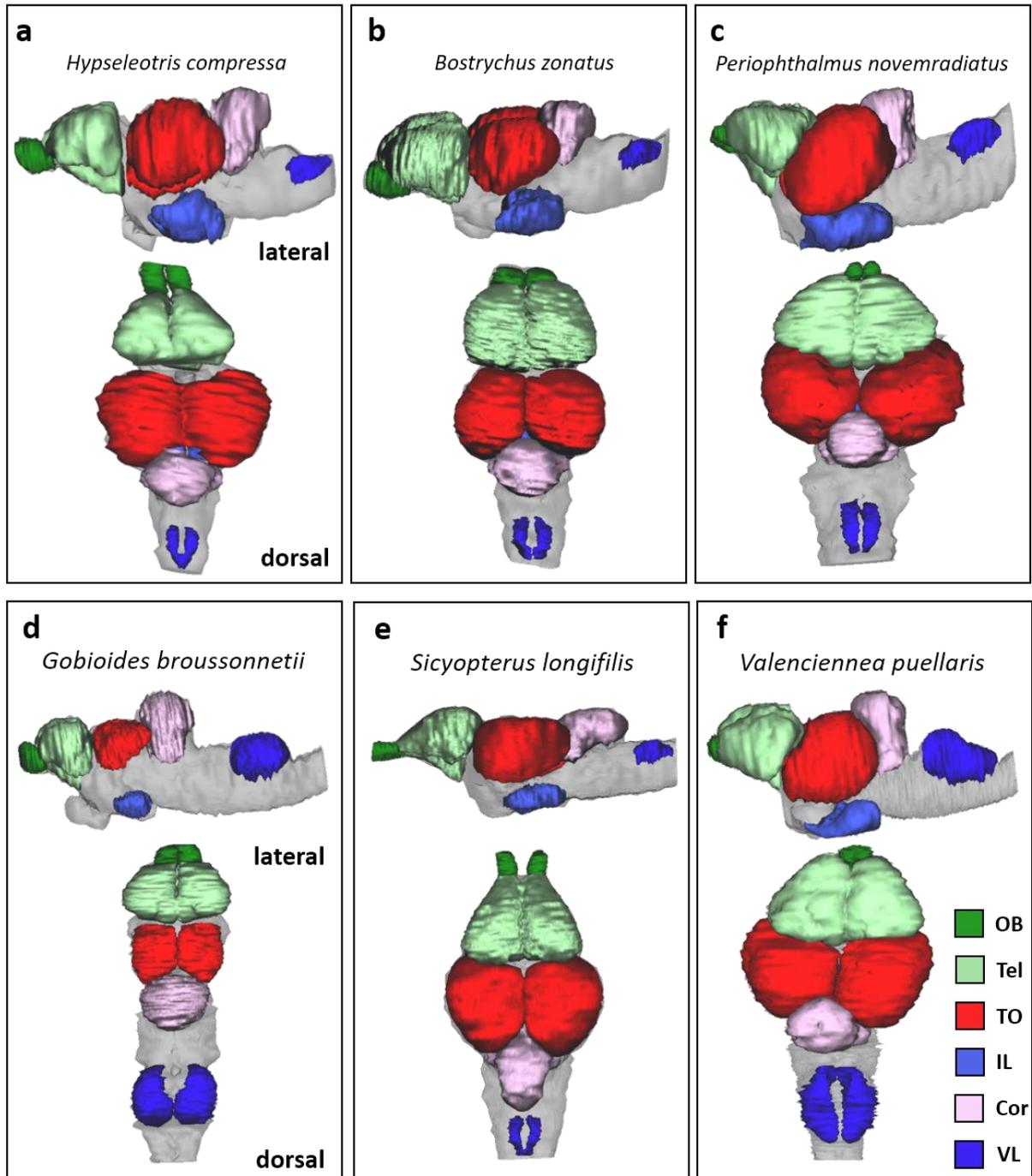


Abbildung 4.38: 3D Rekonstruktionen verschiedener Grundelgehirne

Darstellung der externen Morphologie von Grundelgehirnen anhand von 3D Rekonstruktionen auf Basis der BFI Querschnittsserien. Abgebildet sind sechs 3D Modelle in Lateralansicht (oben) und Dorsalansicht (unten), die die Diversität innerhalb der Gobiiformes repräsentieren. a) *Hypseleotris compressa*, b) *Bostrychus zonatus*, c) *Periophthalmus novemradiatus*, d) *Gobioides broussonnetii*, e) *Sicyopterus longifilis* und f) *Valencienna puellaris*. Die Farben der Hirngebiete sind in der Legende abgebildet.



4.4.2 Volumenunterschiede innerhalb der Grundelfamilien

Nach der externen Betrachtung des Gesamtgehirns und dessen Großareale wird die Zusammensetzung des Gehirns anhand von Volumenmessungen sowohl von externen, als auch internen Gebieten vorgenommen. Dazu wurde zur Untersuchung der Volumendiversität der Hirngebiete innerhalb der Gobiiformes verschiedene Vergleiche durchgeführt. Zur Auswertung der Volumendaten diente einerseits die VRT-Methode und andererseits die Hauptkomponentenanalyse. Untersucht wurden die 18 Gebiete Bulbus olfactorius (OB), Telencephalon (Tel), Dx, Habenula (Hab), Tectum opticum (TO), Torus longitudinalis (TL), Torus semicircularis (TS), Torus lateralis (TLat), Nucleus glomerulosus (NG), Nucleus posterior tuberculum (NPT), Corpus mamillare (CM), Inferiorer Lobus (IL), Corpus cerebelli (Cor), Valvula cerebelli (Val), Sekundärer gustatorischer Nucleus (SGus), Crista cerebellaris (CC), Facialis Lobus (FL) und Vagus Lobus (VL). Als erstes wurde mittels der Matrix ermittelt welche Areale des Grundelgehirns groß und welche klein sind, um ein „Mittelwert Gehirn“ beschreiben zu können. Im nächsten Schritt wurde untersucht, welche Strukturen in deren Größen miteinander korrelieren. Zusätzlich sollte durch die Hauptkomponentenanalyse herausgefunden werden, welche Kerngebiete die größte Variabilität besitzen. Als Beschreibung der Volumendiversität der vermessenen Arten dient ein Vergleich der einzelnen Spezies mit der „Mittelwert Grundel“. Anschließend wurden VRT-Matrizen der jeweiligen Familien erstellt und miteinander verglichen, um Unterschiede innerhalb der Familien zu beschreiben.

4.4.2.1. Das „Mittelwert Grundelgehirn“

Das „Mittelwert Gehirn“ wurde ermittelt, indem für jede Art eine individuelle Matrix erstellt wurde, die die Verhältnisse der einzelnen Gebiete zueinander beschreibt. Aus allen Matrizen wurde für jede Struktur ein Mittelwert gebildet und anschließend wurden die Hirnareale miteinander verglichen. Die entstandene VRT-Differenz-Matrix zeigt die Größenverhältnisse der Gebiete zueinander, die ein „Mittelwert Grundelgehirn“ beschreiben. In der ersten Matrix sind die Gebiete von rostral nach kaudal sortiert und in der zweiten Matrix zur besseren Übersicht nach Größe geordnet (Abb. 4.39 a – Abb. 4.39 b). Das größte Gebiet der Grundeln stellt das Tectum dar, gefolgt vom Telencephalon, Corpus cerebelli und Inferioren Lobus. Beim „Mittelwert Grundelgehirn“ sind der TS und der VL die beiden größten Gebiete nach den vier Großarealen. Die kleinsten Strukturen des Gehirns sind die Habenula, der NPT, das Corpus



mamillare, der Sekundäre gustatorischer Nukleus und der Facialis. Die Werte in der Matrix sind farbkodiert, wobei positive Werte in Rottönen dargestellt sind und negative Werte in Blautönen. Ist das Verhältnis gleich Null, sind die Felder weiß. Die Werte selbst stellen den dekadischen Logarithmus der Verhältnisse dar. Beispielwerte für das Verhältnis des Tectum opticums zu den anderen Gebieten sind in der Tabelle in Abb. 4.39 c repräsentiert. Das Tectum Volumen ist z. B. 1,26-mal größer als das Volumen des Telencephalons und ca. 3-mal größer als das Corpus cerebelli und die Inferioren Loben. Die Habenula hingegen ist mehr als 300-mal kleiner als das Tectum. Zur Visualisierung dieser Größenverhältnisse wurden diese schematisch abgebildet (Abb. 4.39 d). Hierfür wurden die einzelnen Hirnareale als Kreise, entsprechend ihrer Topologie, in einer Zeichnung eines Grundelgehirns eingezeichnet. Als Bezugsgröße gilt das Tectum opticum als größtes Gebiet. Dabei entspricht die berechnete Kreisfläche dem errechneten Verhältnis aus der Tabelle, d.h. die Kreisfläche des Tectums ist 1,26-mal größer als die des Telencephalons.

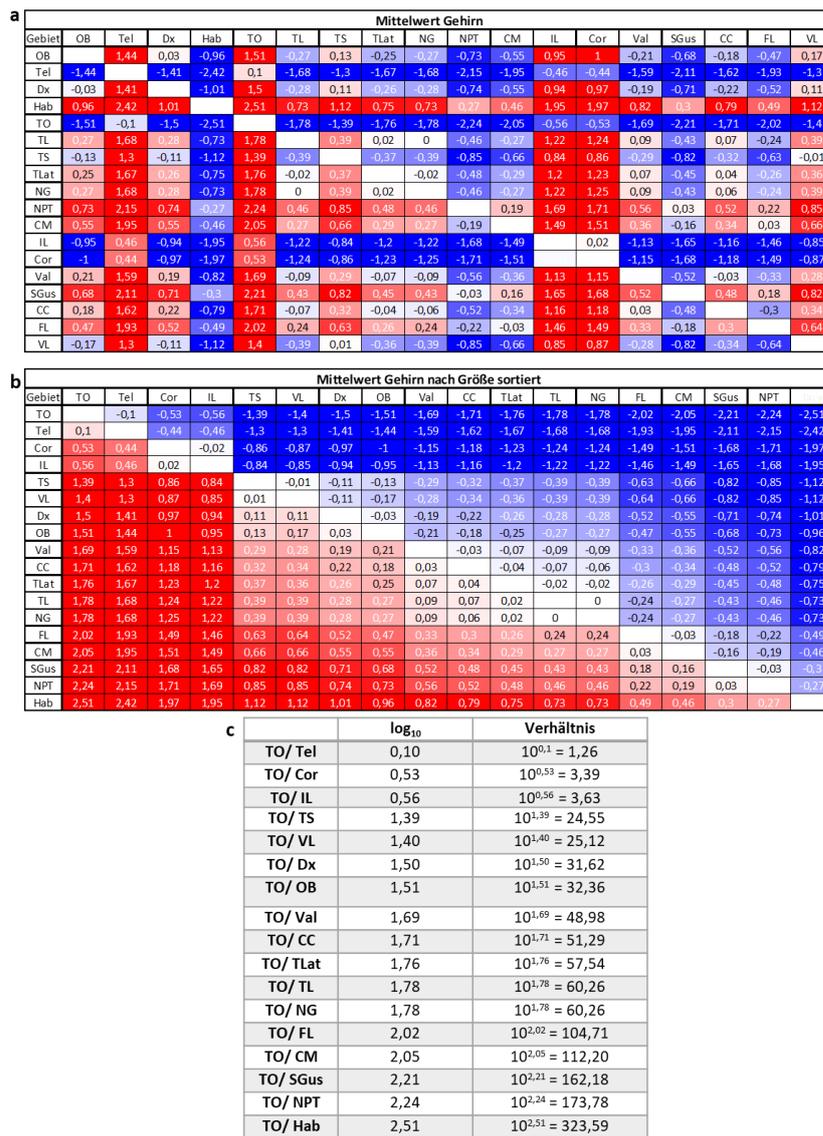


Abbildung 4.39: Das „Mittelwert Gehirn“ der Grundeln

Darstellung der berechneten Größenverhältnisse der Gebiete in dem „Mittelwert Grundelgehirn“ als a) VRT-Matrix der Hirngebiete (topologisch sortiert) und b) VRT-Matrix der nach Größe angeordneten Gebiete. Die Verhältnisse repräsentieren log₁₀-Werte. Beispielhafte Darstellung der Größenverhältnisse in Bezug auf das Tectum opticum (rot). c) Tabelle der Tectum opticum Verhältnisse zu allen anderen Hirngebieten und d) Schematische Darstellung der Größenverhältnisse aus Tabelle c), bei der die Hirngebiete entsprechend ihrer topologischen Lage als Kreise dargestellt sind. Die Kreisflächen entsprechen den Werten aus der Tabelle. Abkürzungen s. Tab. 3.1.



4.4.2.2 Volumenunterschiede der Arten

Im Folgenden werden die logarithmierten Verhältnisse des jeweiligen Gebietes in Bezug auf das Gesamtgehirn aller untersuchten Arten vom „Mittelwert Gehirn“ der Gobiiformes subtrahiert. Ist das Verhältnis eines Areal bei der Art größer als bei der „Mittelwert Grundel“, dann sind die Felder rot und wenn es kleiner ist, blau. Ist das Verhältnis gleich, sind die Felder weiß. Die Spezies sind nach Familien und soweit möglich nach ihrer Phylogenie sortiert. Nicht messbare Werte sind durch einen Strich gekennzeichnet.

Der Wertebereich innerhalb der Gebiete beläuft sich hierbei von -1,05 - 0,9. In der Tab. 4.2 fällt auf, dass nur wenige Felder stark rot oder stark blau gefärbt sind, also Werte größer $\pm 0,5$ sind. Somit ist das Gebiet ca. 3-mal größer/kleiner als der Mittelwert aller Gobiiformes. Die meisten Werte sind blass rot und blass blau, was nur geringe Abweichungen vom Mittelwert anzeigt. Alle Werte unter $\pm 0,1$ sind farblich kaum wahrnehmbar. Als erwähnenswert werden nur Werte $\geq \pm 0,2$ betrachtet, da dieses Verhältnis bedeutet, dass das Gebiet $> 50\%$ größer oder kleiner ist.

Beim *Bulbus olfactorius* sticht die Familie Butidae hervor, bei denen alle vier untersuchten Arten Werte $> 0,5$ anzeigen. Den Höchstwert stellt *Odonteleotris macrodon* mit einem Wert von 0,9 dar, d.h., dass der BO dieser Art ca. 8-mal größer als der Durchschnitt ist. Unterschiede von $> \pm 0,2$ sind bei *Hypseleotris compressa*, *Mogurnda mogurnda*, *Gobioides broussonnetii*, *Brachygobius doriae*, *Callogobius hasseltii* (positiv), *Allomogurnda nesolepis*, *Periophthalmus novemradiatus*, *Stiphodon elegans*, *Trimma tevegae*, *Acentrogobius viganensis*, *Cryptocetrus cinctus*, *Ptereleotris evides*, *Signigobius biocellatus*, und den drei *Valenciennesa* Arten (negativ) zu finden. Bei diesen Spezies ist der BO mehr als 50 % größer oder kleiner.

Die Spalte des Telencephalons ist kaum farbig, lediglich *Pomatoschistus pictus* ist hier mit einem Wert von -0,38 (ca. 2,5-mal kleiner) besonders auffällig, sowie *Schismatogobius ampluvinculus* mit -0,2. Alle anderen Werte sind niedriger. Für den Dx des Telencephalons gilt Ähnliches. Diese Struktur zeigt auch nur wenig Abweichungen vom Mittelwert. Über den 0,2 liegen nur *Brachygobius xanthozonus*, *Hemigobius mingi*, und *Pomatoschistus microps* (positiv), sowie *P. pictus* und *Stigmatogobius sadanundio* (negativ). Auch die Habenula zeigt nur geringe Unterschiede. Die größte Habenula hat *B. doriae* mit 0,38, gefolgt von *Chlamydogobius eremius* (0,31), *C. hasseltii* (0,24) und *B. xanthozonus* (0,22). Negative Werte



über 0,2 liegen bei *P. pictus*, *Fusigobius inframaculatus*, *C. cinctus*, *Nemateleotris magnifica* und *V. muralis* vor.

Beim Tectum opticum gibt es nur zwei Arten, deren Werte größere Unterschiede aufweisen. Deutlich kleinere optische Tecti haben *O. macrodon* mit -0,36 und vor allem *G. broussonnetii* mit -0,62, was bedeutet, dass das TO mehr als 4-mal kleiner ist. Nur *Amblyeleotris steinitzi* erreicht einen positiven Wert größer 0,2. Die mesencephale Struktur Torus longitudinalis wiederum zeigt eine größere Variation. Hier gibt es viele Arten bei denen der TL größer als 0,2 ist, und einige Arten mit Werten kleiner als -0,2. Ein 2-mal kleinerer TL liegt nur bei *Pomatoschistus minutus* und *S. ampluvinculus* vor. Auffällig ist zudem, dass alle Eleotriden einen kleineren TL besitzen, sowie fast alle Arten der Sicydiinae (*Lentipes*, *Stiphodon*, *Sicyopus* und *Sicyopterus*). Die höchsten Werte treten bei den Korallengrundeln *Gobiodon okinawae* (0,41) und *Paragobiodon xanthosoma* (0,56) auf. Bei diesen beiden Spezies ist der TL 2,5-mal, bzw.ca. 3,5-mal größer als der Mittelwert.

Im Falle des Torus semicircularis liegen die meisten Werte wieder unter $\pm 0,2$. Ausnahmen bilden hier *Oxyeleotris marmorata* mit 0,33, *B. doriae* mit 0,24, *Glossogobius concavifrons* mit 0,21 und *G. okinawae* mit -0,22. Der Torus lateralis hingegen weist öfter größere Abweichungen vom Mittelwert auf. Den Höchstwert mit 0,81 zeigt *V. puellaris* auf. Der Torus lateralis dieser Art ist somit $\sim 6,5$ -mal größer als der Mittelwert. Fünf weitere Arten besitzen ebenfalls einen sehr großen TLat, mit Werten von 0,45 - 0,72. Dazu zählen *G. broussonnetii* (0,65), *P. pictus* (0,52), *Amblygobius phalaena* (0,45), *Signigobius biocellatus* (0,72) und *V. strigata* (0,63). Einige Arten haben auch einen deutlich kleineren Torus lateralis. Das trifft auf viele Oxuderciden zu, sowie auf die Pfeilgrundeln (*Nemateleotris*, *Ptereleotris* und *Aioliops*). Besonders auffällig ist *P. novemradiatus* mit einem Wert von -0,6.

Die nächsten Spalten umfassen die vier Hypothalamus Gebiete Nucleus glomerulosus, Nucleus posterior tuberculum, Corpus mamillare und Inferiorer Lobus. *G. broussonnetii* zeigt als einzige Art in allen vier Kerngebieten hohe negative Werte, insbesondere der NG mit -0,92. Dieser Wert entspricht einem 8-mal kleinerem NG. Beim NG fällt zudem auf, dass alle Butiden einen kleineren NG haben, sowie schwach positive Werte bei den meisten Gobiiden vorhanden sind. Der NG von *C. hasseltii* dagegen ist 2-mal kleiner. Im Gegensatz zum NG ist der NPT bei allen Butiden schwach positiv. Bei den Eleotriden gibt es bei beiden Gebieten positive, sowie negative Werte. Die größten negativen Werte sind bei *B. doriae* (-0,47), *C. eremius* (-0,5) und *Aioliops megastigma* (-0,54) vorhanden. Der größte NPT kann bei



C. hasseltii mit einem Wert von 0,3 verzeichnet werden. Für den CM gilt ein nahezu ähnliches Muster wie für den NPT. Hier gibt es nur wenige Ausreißer. In den meisten Fällen sind entweder positive oder negative Werte für beide Gebiete vorhanden. Der größte CM ist bei *Tomiyamichthys oni* (0,48) vorhanden, gefolgt von *C. hasseltii* (0,36) und *Coryphopterus personatus* (0,33). Die geringste Variation dieser Strukturen zeigt der IL. Auffällig ist hier nur *G. broussonnetii* mit einem Wert von -0,49.

Die verbleibenden Spalten umfassen die Areale des Hirnstamms. Der Corpus cerebelli weist so gut wie keine Auffälligkeiten auf. Lediglich die drei Arten *Eugnathogobius illothus* (-0,29), *P. pictus* (-0,24) und *A. megastigma* (-0,25) haben Werte kleiner -0,2. Nur die beiden Korallengrundeln überschreiten die 0,2 im positiven Bereich. Bei der Valvula hingegen zeigen sich größere Abweichungen vom „Mittelwert Gehirn“. Viele oxudericine Grundeln weisen höhere negative Werte auf, wohingegen die Gobiidae überwiegend positive Werte aufzeigen. Die kleinste Valvula hat *G. broussonnetii* mit einer 11-mal kleineren Valvula. Auch beim Sekundären gustatorischen Nukleus variieren die Werte. Dabei entsprechen positive oder negative Felder nicht zwangsläufig denen des Torus lateralis, Vagus oder Facialis. Während die Eleotriden schwach positive Werte besitzen, gibt es kein Muster bei den Butiden. Überwiegend schwach negative Werte sind bei den Oxudercidae zu finden. Bei den Gobiiden tritt mehrmals ein größerer SGus auf. Die Crista cerebellaris zeigt eindeutig rote Felder bei den Eleotridae und Butidae auf, während die meisten sicydiinen Grundeln eine kleine Crista cerebellaris besitzen. Die restlichen Oxuderciden haben überwiegend positive Werte, im Gegensatz zu den Gobiiden. Beim Facialis zeigt sich, dass mit Ausnahme von *Allomogurnda nesolepis*, die zudem mit 0,4 den größten Wert aufweist, der Facialis aller anderen Schläfergrundeln nahezu dem Wert der „Mittelwert Grundel“ entspricht. Weiterhin fällt auf, dass schwach positive Werte bei fast allen Oxudercidae vorhanden sind, während die Felder der Gobiidae meist blau sind. Beim Vagus Lobus stechen vor allem ein paar Spezies der Gobiidae hervor, deren Werte von 0,42 - 0,80 reichen. Dazu gehören die *Valenciennesa* Arten, sowie *A. phalaena* und *S. biocellatus*. Dennoch besitzt *G. broussonnetii* mit 0,81 den größten Vagus.



Tabelle 4.2: Volumenabweichungen der Arten von der „Mittelwert Grundel“

Tabellarische Auflistung der Volumenunterschiede der Hirnareale aller untersuchten Grundelarten verglichen mit dem „Mittelwert Grundelgehirn“. Dazu wurden die Verhältnisse der Hirngebiete der „Mittelwert Grundel“, bezogen auf das Gesamtgehirn, von denen der jeweiligen Art subtrahiert. Die Werte sind als log₁₀-Werte angegeben. Positive Werte (rot) geben größere Verhältnisse und negative Werte (blau) kleinere Verhältnisse innerhalb der Art an. Werte um Null zeigen gleichgroße Verhältnisse an. Nicht messbare Werte sind mit einem Strich gekennzeichnet.

Familie	Art	OB	Tel	Dx	Hab	TO	TL	TS	Tlat	NG	NPT	CM	IL	Cor	Val	S _{Gus}	CC	FL	VL	
Eleotridae	<i>Allomogurda nesolepis</i>	-0,35	0,05	0,02	0,06	-0,01	-0,18	0,1	-0,02	-0,05	0,12	0,16	-0,03	-0,08	0,03	0,12	0,08	0,4	-0,15	
	<i>Hypseleotris compressa</i>	0,35	0,01	0,04	0,12	0,04	-0,21	-0,21	-0,08	0,2	-0,08	-0,11	0,11	0,11	0,27	0,1	0,63	-0,04	-0,2	
	<i>Mogurda mogurda</i>	0,26	-0,08	-0,15	0,17	0,02	-0,28	0,14	-0,16	-0,05	-0,01	0,00	0,04	0,06	-0,01	0,27	0,31	-0,11	-0,06	
	<i>Tateurmdina ocellicauda</i>	-0,18	-0,04	0,02	0,15	0,03	-0,16	0,11	-0,17	0,12	0,05	0,1	0,12	0,06	0,06	0,13	0,23	-0,01	0,04	
Butidae	<i>Bostryx zonatus</i>	0,61	0,16	-0,02	0,02	-0,16	-0,1	0,04	-0,14	-0,25	0,09	-0,06	0,04	0	-0,23	-0,18	0,17	-0,06	-0,04	
	<i>Odonteleotris macradon</i>	0,9	0,17	-0,12	-0,12	-0,36	0,01	0,09	-0,41	-0,5	0,11	0	-0,1	-0,13	-0,4	-0,24	0,28	0,28	-0,35	
	<i>Oxyleotris fimbriata</i>	0,54	0	-0,09	0,11	-0,13	-0,03	0,17	-0,07	-0,17	0,16	0,06	-0,01	0,09	0,21	0,31	0,34	0,09	-0,04	
	<i>Oxyleotris marmorata</i>	0,58	0,1	0,04	0,01	-0,12	0,01	0,33	0,02	-0,16	0,17	0,01	0,04	0,11	-0,17	0,05	0,59	0,11	0,01	
Oxudercidae	<i>Periophthalmus novemradiatus</i>	-0,34	-0,02	-0,13	-0,03	0,03	0,01	-0,02	-0,6	0,1	0,19	0,19	0,11	-0,04	0,02	0,29	-0,34	0,19	0,05	
	<i>Gobioides brunsonnetii</i>	-0,37	-0,08	-0,18	-0,19	-0,62	-0,09	0,01	0,65	-0,92	-0,25	-0,43	-0,49	0,19	-1,05	0,17	0,32	-0,17	0,81	
	<i>Awaous flavus</i>	0,16	0	0,03	0,22	-0,16	0,16	0,05	0,21	-0,13	-0,06	-0,23	-0,04	0,02	-0,25	0,22	0,01	-0,25	0,23	
	<i>Stiphodon atropurpureus</i>	-0,02	-0,08	-0,05	0,01	0,07	-0,13	-0,01	-0,01	0,02	-0,11	-0,13	-0,02	0,02	-0,16	0,07	-0,01	0,15	0,04	
	<i>Stiphodon elegans</i>	-0,21	-0,09	-0,02	-0,03	0,11	-0,15	-0,04	0,14	0,01	-0,12	-0,22	-0,09	0,00	-0,38	-0,15	-0,05	0,24	0,15	
	<i>Stiphodon semani</i>	-0,13	-0,08	-0,03	-0,01	0,08	-0,13	-0,06	0,02	0,06	-0,1	-0,21	-0,09	0,01	-0,4	-0,15	-0,01	0,21	0,08	
	<i>Stiphodon rutilaureus</i>	-0,02	-0,06	-0,04	-0,13	0,07	-0,06	-0,05	0,13	-0,03	-0,06	-0,13	-0,04	0,00	-0,32	-0,36	-0,06	0,1	-0,03	
	<i>Stiphodon maculidorsalis</i>	-0,01	-0,08	0,13	0,09	0,13	0,02	0,04	0,02	0,02	-0,13	-0,1	-0,08	0,02	-0,19	-0,11	0,18	0,08	0,1	
	<i>Sicyopterus longifilis</i>	0,06	0,01	0,02	-0,15	-0,05	0,01	-0,1	-0,16	-0,08	-0,21	-0,32	-0,13	0,06	0,00	-0,11	-0,13	0,03	-0,1	
	<i>Sicyopterus macrostetholepis</i>	0,03	0,02	0,02	-0,1	0,05	-0,09	-0,1	0,21	0,11	-0,1	-0,19	-0,03	-0,01	-0,26	-0,14	-0,09	0,03	0,02	
	<i>Lentipes ikeae</i>	0,09	-0,07	-0,08	0,05	0,05	-0,15	-0,03	-0,08	0,07	-0,28	-0,22	-0,04	0,08	-0,02	-0,16	-0,17	0,27	-0,16	
	<i>Sicyopus exallissquamulus</i>	-0,11	0,02	0	-0,01	0,01	-0,07	-0,18	-0,04	0,25	0,07	0,02	0,11	0,13	0,2	-0,2	-0,24	0,13	-0,25	
	<i>Sicyopus zosterophorus</i>	-0,19	0,00	-0,11	0,03	0,00	-0,14	-0,12	-0,11	0,24	-0,11	-0,22	0,11	0,16	-0,01	0,00	-0,04	0,05	-0,17	
	<i>Sicyopus rubicundus</i>	0,08	-0,02	-0,01	-0,05	0,03	-0,16	-0,16	-0,37	0,15	-0,04	-0,08	-0,01	0,19	0,22	0,00	-0,16	-0,06	-0,25	
	<i>Brachyogobius xanthozonus</i>	0,13	0,12	0,28	0,22	-0,01	0,03	0,16	0,09	-0,08	-0,13	0,11	-0,04	-0,01	0,00	-0,1	0,22	0,06	0,09	
	<i>Brachyogobius doriae</i>	0,27	0,02	0,13	0,38	-0,01	0,11	0,24	-0,24	-0,26	-0,47	0,04	-0,17	0,08	0,18	0,06	0,25	-0,02	0,16	
	<i>Eugnathogobius illotus</i>	-0,09	0,1	0,15	-0,12	-0,07	-0,03	0,07	-0,08	-0,21	0,08	-0,04	-0,13	-0,29	-0,18	-0,42	0,1	0,25	-0,08	
	<i>Eugnathogobius siamensis</i>	-0,19	0,02	0,07	-0,07	-0,06	0,12	-0,26	-0,27	-0,04	-0,02	-0,24	-0,08	-0,5	-0,2	0,19	0,16	0,18	-0,18	
	<i>Chlamydogobius eremius</i>	-0,02	0,02	0,19	0,31	-0,17	-0,17	-0,06	0,02	-0,31	-0,5	-0,36	-0,16	-0,12	-0,24	0,2	-0,02	0,09	0,18	
	<i>Hemigobius mingi</i>	-	0,14	0,22	-0,04	-0,06	0,09	-0,03	-0,1	-0,28	-0,29	-0,19	-0,17	-0,08	-0,5	-0,16	0,15	0,14	-0,2	
	<i>Mugilogobius sp.</i>	0,03	0,12	0,19	0,01	-0,1	0,06	0,01	0,03	-0,2	0,03	0,08	0,00	-0,01	-0,36	-0,06	0,22	0,11	0,02	
	<i>Pomatoschistus microps</i>	-0,17	0,04	0,21	0,18	0,03	0,36	0,15	0,06	0,06	-0,08	-0,07	-0,09	0,01	0,49	0,21	0,04	-0,03	0,17	
	<i>Pomatoschistus minutus</i>	-	0,01	0,08	-0,18	0,05	-0,31	0,01	0,03	-0,02	-0,14	-0,13	-0,05	-0,12	-0,04	-0,01	-0,01	0,12	0,11	
	<i>Pomatoschistus pictus</i>	-	-0,28	-0,33	-0,23	0,19	-0,01	0,11	0,52	0,26	0,07	0,07	-0,03	-0,24	0,02	-0,05	-0,19	-0,32	-0,22	
	<i>Rhinogobius cliffordpopei</i>	0,06	-0,05	0,07	-0,11	0,03	-0,08	-0,07	-0,04	-0,05	0,03	-0,13	0,08	0,06	0,22	-0,02	0,08	0,1	-0,04	
	<i>Rhinogobius duospilus</i>	-	-0,5	-0,07	0,15	0,06	0,05	-0,14	-0,13	0,05	0,15	0,07	0,01	0,03	0,38	0,2	0,18	0,1	-0,18	
	<i>Rhinogobius ponkouensis</i>	-0,05	-0,5	0,01	0,01	-0,05	0,01	-0,03	-0,4	0,14	0,22	-0,13	-0,1	0,01	0,17	-0,31	-0,03	0,14	-0,1	
	<i>Rhinogobius rubromaculatus</i>	-	-0,09	-0,01	-0,05	0,01	-0,05	0,02	-0,1	-0,01	-0,11	-0,17	-0,04	0,18	-0,22	0,05	0,19	-0,01		
	<i>Schismatogobius amplivinculus</i>	-0,1	-0,2	0,02	0,07	0,18	-0,33	-0,03	-0,35	0,14	0,03	0,04	-0,07	-0,08	0,09	-0,06	-0,05	0,3	-0,27	
	<i>Stigmatogobius sadanundio</i>	0,16	0,08	-0,32	0,04	0,02	0,13	0,06	0,11	-0,07	-0,22	0,00	0,07	-0,04	0	0,04	0,15	0,22	-0,1	
	Gobiidae	<i>Priolepis cincta</i>	-	0,04	0,03	0,02	-0,08	0,33	0,1	0,14	0,01	0,19	0,17	0,07	0,17	0,37	0,12	0,23	0,28	-0,13
		<i>Trimma tevegae</i>	-0,34	0,04	-0,02	-0,04	0,07	0,25	0,16	-0,19	0,13	-0,07	0,04	0,05	0,06	0,15	-0,14	-	-0,41	-0,32
<i>Callogobius hasseltii</i>		-0,33	0,15	0,01	0,24	-0,17	0,18	0,1	0,14	-0,34	0,3	0,38	0,00	-0,05	-0,18	0,37	0,02	0,12	-0,01	
<i>Coryphopterus personatus</i>		-0,16	0,05	0,06	0,03	0,05	0,16	0,01	0,04	0,14	0,09	0,33	0,08	-0,01	-0,04	-0,26	-	-	-0,39	
<i>Fusigobius inframaculatus</i>		-	0,01	0,03	-0,25	0,05	0,17	-0,03	0,27	0,1	0,21	0,18	0,2	-0,14	0,43	0,01	0,00	-0,37	0,02	
<i>Acenrogobius viganensis</i>		-0,25	0,06	-0,17	-0,06	-0,07	0,03	0,06	-0,05	-0,14	0,09	0,27	-0,13	-0,06	-0,15	-0,24	0,04	0,08	0,18	
<i>Cryptocentrus cinctus</i>		-0,2	-0,08	-0,14	-0,21	0,16	-0,13	-0,16	0,25	0,11	0,1	0,13	0,05	-0,08	0,38	0,31	-0,34	-0,25	0,17	
<i>Tomiyamichthys oni</i>		-	-0,06	-0,02	0,05	0,12	-0,11	-0,01	-0,03	0,12	0,23	0,48	0,14	-0,18	0,07	-0,1	-0,23	-0,02	-0,2	
<i>Stonogobius dracula</i>		0,01	-0,09	0,08	-0,04	0,12	-0,05	-0,06	0,11	0,17	0,06	0,24	0,08	0,06	0,09	-0,03	0,05	-0,04	0,04	
<i>Stonogobius nematodes</i>		-0,06	-0,08	-0,1	0,07	0,11	0,03	-0,11	0,06	0,09	0,12	0,28	0,08	-0,01	0,21	0,31	-0,18	-0,02	0,08	
<i>Gobiodon okinawae</i>		-0,09	0,08	0,1	0,11	-0,07	0,41	-0,22	-0,3	0,13	0,14	0,06	0,09	0,26	0,35	-0,12	-0,19	-0,28	-0,3	
<i>Paragobiodon xanthosoma</i>		-	0,02	-0,13	0,18	-0,11	0,56	0,02	-0,08	0,11	-0,05	0,11	0,17	0,24	0,24	0,15	-0,13	0,15	-0,23	
<i>Glossogobius vocavifrons</i>		-	-0,01	-0,01	-0,07	-0,04	0,02	0,21	-0,12	-0,07	0,15	0,09	0	0,11	0,08	-0,21	0,17	0,09	0,13	
<i>Nemateleotris magnifica</i>		-	-0,09	-0,04	-0,23	0,06	0,00	-0,07	0,03	0,26	0,21	0,08	0,17	0,06	0,17	-0,11	-0,08	-0,38	-0,28	
<i>Ptereleotris evides</i>		-0,38	-0,05	-0,09	-0,01	0,14	-0,1	0,06	-0,18	0,19	0,08	-0,12	0,17	0,06	0,24	-0,04	-0,17	-0,57	-0,4	
<i>Aiolopus megastigma</i>		-0,08	0,1	0,14	0,13	0,14	-0,13	0,08	-0,44	0,2	-0,54	-0,26	-0,15	-0,25	0,13	-0,18	-0,09	-0,18	-0,16	
<i>Elacatinus evelynae</i>		-0,15	0,14	0,03	0,17	-0,04	0,01	-0,12	-0,4	0,1	0,04	-0,2	0,03	0,1	-0,04	0,08	-0,17	0,06	-0,28	
<i>Gobius paqanellus</i>		-	0,05	0,12	-0,04	-0,07	0,29	0,04	0,08	-0,02	-0,1	-0,1	0,06	0,02	0,35	-0,01	0,12	0,1	-0,14	
<i>Neogobius melanosoma</i>		0,02	-0,01	0,04	-0,06	-0,01	0,21	-0,02	0,29	0,16	0,26	0,12	0,19	0,05	0,11	-0,36	0,05	0,12	0,21	
<i>Amblygobius phalaena</i>		-	-0,02	0,06	-0,11	0,01	0,28	-0,06	0,45	0,16	0,07	0,1	0,12	0,03	0,22	0,27	-0,16	-0,09	0,42	
<i>Signigobius biocellatus</i>		-0,39	0,03	0,09	-0,05	0,00	0,05	-0,13	0,72	0,02	0,08									



für das jeweilige Verhältnis der Hirnstrukturen berechnet und anschließend mit denen einer anderen Familie verglichen. Erst genannte Familien werden in den Spalten repräsentiert und die zweite Familie in den Zeilen. Wie zuvor zeigen die Zellen logarithmische Werte an und es gilt derselbe Farbcode.

Der Vergleich zwischen den beiden nah verwandten Familien Gobiidae und Oxudercidae zeigt nur geringe Unterschiede in den Kerngebieten (Abb. 4.40 a). Oxudercide Grundeln haben größere Bulbi olfactori, eine größere Crista cerebellaris und einen größeren Facialis Lobus. Zudem ist der Corpus cerebelli etwas größer. Dafür besitzen die Gobiidae eine größere Valvula. Außerdem zeigen die hypothalamischen Strukturen NG, NPT, CM und IL eine leichte Tendenz bei den Gobiiden größer zu sein.

Die Gobiidae im Vergleich zu den Eleotridae zeigen deutlichere Unterschiede (Abb. 4.40 b). Bei den Eleotriden fällt auf, dass die CC vergrößert ist. Zudem zeigen Bulbus, Habenula und Facialis positive Werte für die Eleotridae an. Eine leichte Tendenz für einen größeren Sekundären gustatorischen Nukleus und Torus semicircularis zeigt sich ebenfalls bei den Schläfergrundeln. Dafür besitzen die Gobiidae einen größeren TL und TLat. In den verbleibenden Hirngebieten gibt es kaum Unterschiede.

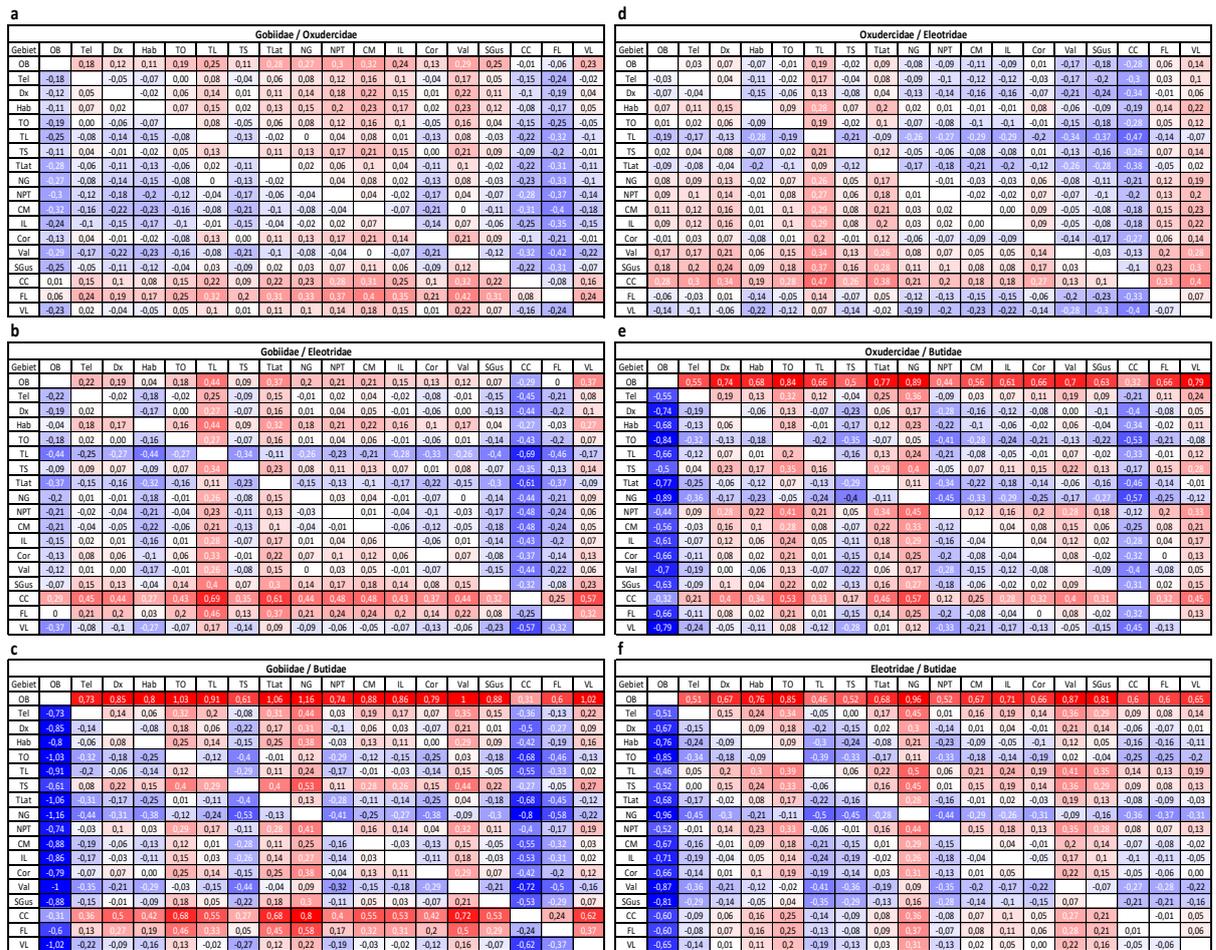
Die Matrix der Gobiidae und Butidae weist ebenfalls starke Differenzen auf (Abb. 4.40 c). Am auffälligsten ist der enorm vergrößerte Bulbus olfactorius der Butidae. Außerdem sind erneut die Crista cerebellaris und der Facialis Lobus bei den Gobiiden kleiner. Dafür sind bei den Gobiidae der Nucleus glomerulosus, das Tectum, der Torus lateralis und die Valvula tendenziell größer.

Zwischen Oxudercidae und Eleotridae gibt es wiederum nur geringe Unterschiede in den Gehirnnarealen (Abb. 4.40 d). Auffällig ist, dass alle Hypothalamus Strukturen bei den Oxuderciden kleiner zu sein scheinen, sowie die Valvula, der Sekundäre gustatorische Kern und die Crista cerebellaris. Positive Felder der Oxudercidae sind beim Vagus, sowie Torus lateralis und Torus longitudinalis vorzufinden.

Der Vergleich der Oxudercidae und Butidae zeigt wieder größere Unterschiede auf (Abb. 4.40 e). Die Butiden besitzen deutlich größere Bulbi olfactori, sowie eine größere Crista cerebellaris und einen größeren NPT. Tectum, Torus lateralis, Nucleus glomerulosus und Vagus, hingegen, sind kleiner. Dennoch sind die Abweichungen nur gering.



Die VRT-Differenz-Matrix der Eleotridae und Butidae weist vor allem im Bulbus und im Nucleus glomerulosus sichtbare Unterschiede auf (Abb. 4.40 f). Der Bulbus der Butiden ist erneut deutlich größer und der Nucleus glomerulosus wiederum kleiner. Zudem sind Valvula, Sekundärer gustatorischer Nucleus und Tectum opticum bei den Eleotriden größer. Eine Tendenz zu einem größeren Telencephalon, Torus longitudinalis und Torus semicircularis ist bei den Butidae zu erkennen. Die verbleibenden Strukturen unterscheiden sich kaum.





4.4.2.4 Korrelationen von Hirngebieten in Grundelgehirnen

Die Ergebnisse der Pearson Korrelationen der korrelierenden Hirnareale der Grundeln sind in Tab. 4.3 nach positiven und negativen Korrelationen aufgelistet und in Abb. 4.41 graphisch abgebildet. Dabei werden die positiven und negativen Korrelationen der Hirngebiete als Pfeile in einer Lateralansicht eines Grundelgehirns dargestellt. Innerhalb der Kerngebiete gibt es eine Reihe positiver (Abb. 4.41 a) und auch negativer Korrelationen (Abb. 4.41 b). Dabei wurde die Intensität der Korrelation von schwach ($< 0,3$) über mittel ($> 0,3 - < 0,5$) zu stark ($> 0,5$) eingestuft. Gestrichelte Pfeile zeigen dabei schwache Zusammenhänge an, die dünnen Pfeile einen mittleren Effekt und die dicken Pfeile eine starke Korrelation der Strukturen.

Anhand der Tab. 4.3 ist ersichtlich, dass mehr positive Korrelationen als negative Korrelationen zwischen den Gehirnstrukturen der Grundeln vorhanden sind. Zudem gibt es eine größere Anzahl an starken positiven Zusammenhängen, die in der Tabelle grün markiert sind.

Tabelle 4.3: Pearson Korrelationen der Hirngebiete der Grundeln

Tabellarische Auflistung der positiven und negativen Korrelationen der Gehirngebiete von rostral nach kaudal, des Pearson Korrelationskoeffizienten (r-Wert) und des p-Werts. Starke positive Zusammenhänge ($r = > 0,5$) sind hellgrün hinterlegt, und starke negative Zusammenhänge ($r = < 0,5$) sind blau hinterlegt.

positive Korrelationen			negative Korrelationen		
Gebiete	r- Wert	p-Wert	Gebiete	r- Wert	p-Wert
OB-Tel	0,44	0,0025	OB-TO	-0,56	0,0001
OB-TS	0,39	0,0078	OB-NG	-0,49	0,0005
OB-CC	0,53	0,0001	Tel-TO	-0,56	0,0000
Tel-Dx	0,42	0,0006	Tel-NG	-0,47	0,0001
Dx-Hab	0,33	0,0085	Hab-TLat	-0,27	0,0322
Hab-TS	0,29	0,0210	TO-TL	-0,31	0,0149
Hab-SGus	0,28	0,0263	TO-TS	-0,25	0,0468
TO-NG	0,65	0,0000	TO-Cor	-0,38	0,0025
TO-IL	0,31	0,0128	TO-CC	-0,41	0,0009
TO-Val	0,33	0,008	TO-VL	-0,27	0,0324
TL-IL	0,26	0,0406	TS-NG	-0,4	0,0011
TL-Cor	0,42	0,0006	TLat-FL	-0,28	0,0266
TL-Val	0,33	0,0079	NG-CC	-0,36	0,0044
TS-CC	0,5	0,0000	NG-FL	-0,31	0,0149
TLat-SGus	0,47	0,0001	CM-Cor	-0,25	0,0479
TLat-VL	0,88	0,0000	IL-FL	-0,34	0,007
NG-IL	0,59	0,0000	Val-FL	-0,36	0,0042
NG-Val	0,4	0,0011	Val-VL	-0,34	0,0066
NPT-CM	0,65	0,0000			
NPT-IL	0,53	0,0000			
CM-IL	0,46	0,0002			
IL-Val	0,46	0,0002			
SGus-VL	0,46	0,0002			



Telencephalon und Bulbus olfactorius

Der Bulbus olfactorius besitzt positive Korrelationen mit den Seitenlinienzentren *Crista cerebellaris* und *Torus semicircularis*, sowie dem Telencephalon. Zwischen der *Crista cerebellaris* und dem Bulbus besteht ein starker Zusammenhang und mit den anderen beiden Gebieten eine mittelstarke Korrelation. Mit dem *Tectum opticum*, hingegen, korreliert der Bulbus stark negativ und etwas weniger stark mit dem *Nucleus glomerulosus*. Neben der positiven Korrelation mit dem Bulbus olfactorius zeigt das Telencephalon noch einen Zusammenhang mit mittlerem Effekt mit dem Dx. Die negativen Korrelationen gleichen denen des Bulbus olfactorius.

Diencephalon

Im Diencephalon wurden die Zusammenhänge der Habenula und des Hypothalamus verglichen. Bei der Habenula zeigen die Daten nur schwach positive (Dx, *Torus semicircularis* und Sekundärer gustatorischer Nukleus) und negative (*Torus lateralis*) Korrelationen. Der *Inferiore Lobus* weist einige positive Zusammenhänge auf, insbesondere mit den hypothalamischen Kernen *Nucleus glomerulosus*, *Corpus mamillare* und dem NPT. Mit Ausnahme des *Corpus mamillare* besteht eine starke Korrelation zwischen den Gebieten. Außerdem zeigt das *Corpus mamillare* eine schwache Korrelation mit dem *Corpus cerebelli*. NPT und CM zeigen ebenfalls eine starke Korrelation miteinander auf. Zudem korreliert der *Inferiore Lobus* positiv mit dem *Tectum opticum* und der *Valvula cerebelli*. Außerdem gibt es einen schwachen Zusammenhang zwischen dem *Inferioren Lobus* und dem *Torus longitudinalis*. Negativ korreliert dieser nur mit dem *Facialis Lobus*. Der *Nucleus glomerulosus* besitzt neben den positiven Korrelationen mit *Tectum* und *Inferioren Lobus* ebenfalls einen guten Zusammenhang mit der *Valvula*. Mit den Gebieten *Torus semicircularis*, *Crista cerebellaris*, *Facialis Lobus*, Telencephalon und Bulbus olfactorius korreliert dieser negativ.

Mesencephalon

Das *Tectum opticum* als multisensorisches Integrationszentrum korreliert mit vielen Gehirnstrukturen. Starke Korrelationen sind mit dem *Nucleus glomerulosus* (positiv) und dem Telencephalon und Bulbus olfactorius (negativ) vorhanden. Mittelstarke positive Zusammenhänge sind mit der *Valvula cerebelli* und dem *Inferioren Lobus* zu finden, wohingegen es mit dem *Torus longitudinalis*, *Corpus cerebelli* und der *Crista cerebellaris* negativ korreliert. Außerdem bestehen schwache Zusammenhänge mit dem *Vagus Lobus* und



dem Torus semicircularis. Letzterer besitzt außerdem eine etwas stärkere negative Korrelation mit dem Nucleus glomerulosus. Positive Zusammenhänge bestehen zwischen dem Torus semicircularis und der Crista cerebellaris und der Habenula. Der Torus longitudinalis zeigt einen schwachen Zusammenhang mit dem Inferioren Lobus und den beiden cerebellaren Strukturen Corpus und Valvula. Zusammenhänge für den Torus lateralis sind beim Sekundären gustatorischen Kern (positiv) und bei der Habenula und dem Facialis Lobus (negativ) zu finden.

Rhombencephalon

Das Corpus cerebelli weist nur wenige Korrelationen auf. Ein positiver Zusammenhang konnte nur mit dem Torus longitudinalis gefunden werden. Mit dem Tectum und dem Corpus mamillare korreliert dieses Gebiet negativ. Die Crista cerebellaris zeigt positive Zusammenhänge mit dem Torus semicircularis und dem Bulbus olfactorius und negative mit dem Tectum opticum und dem Nucleus glomerulosus. Für den Facialis Lobus konnten keine positiven Verbindungen gefunden werden. Jedoch bestehen mittelstarke negative Zusammenhänge mit der Valvula, dem Nucleus glomerulosus, Inferioren Lobus, sowie ein schwacher Zusammenhang mit dem Torus lateralis. Zwischen Facialis und Vagus besteht kein Zusammenhang. Entgegen dem Facialis besitzen Vagus und Torus lateralis eine starke Korrelation. Außerdem korreliert die Größe des Vagus mit der Größe des Sekundären gustatorischen Nucleus. Eine solche Korrelation konnte für den Facialis jedoch nicht festgestellt werden. Vagus und Valvula, sowie Tectum korrelieren hingegen negativ.

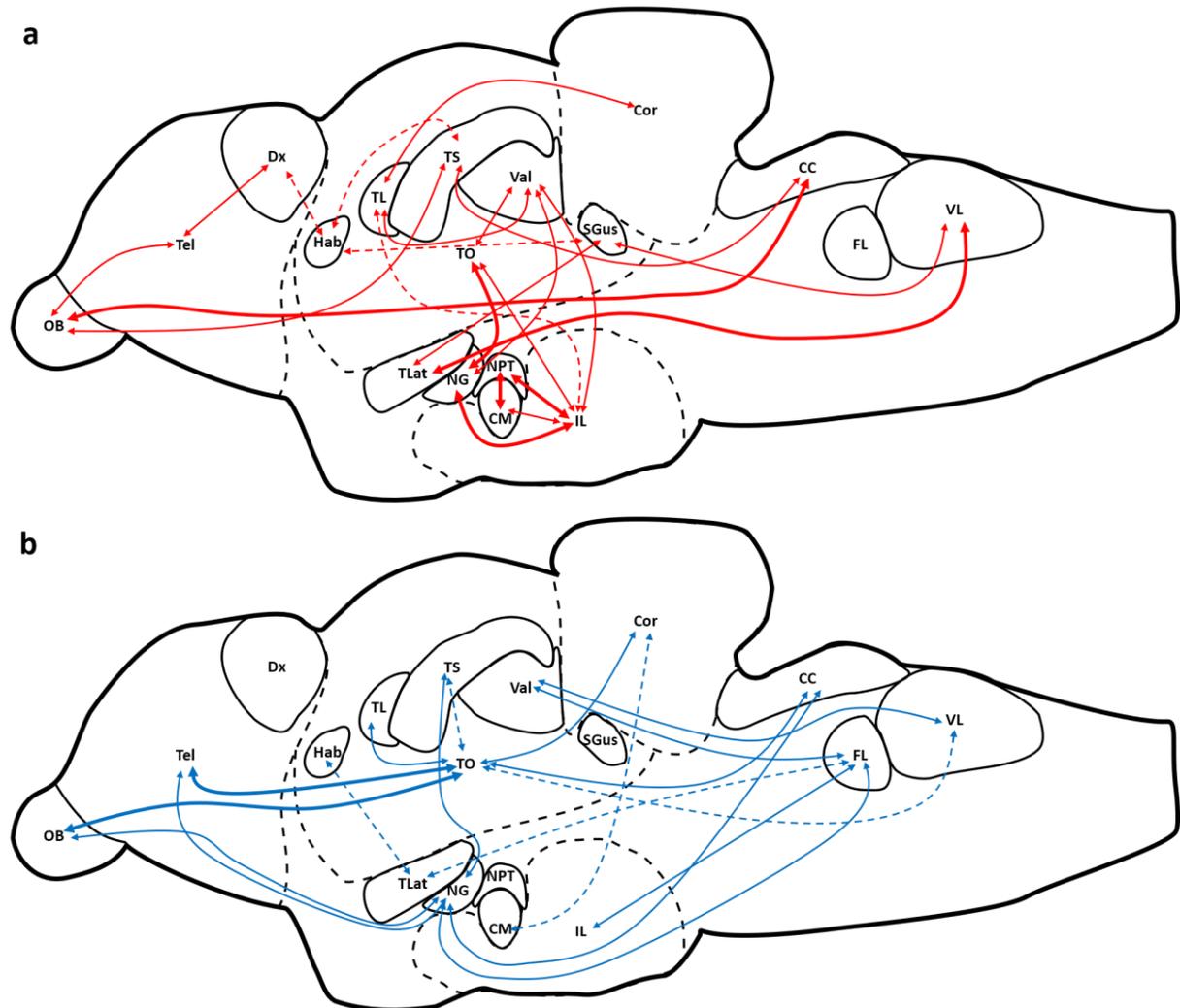


Abbildung 4.41: Graphische Darstellung der positiven und negativen Korrelationen der Hirngebiete der Gobiiformes

Graphische Darstellung der Korrelationen von Hirngebieten innerhalb der Gobiiformes in einer zeichnerischen Lateralansicht des Gehirns einer Grundel. a) positive Korrelationen und b) negative Korrelationen. Die Intensität der Zusammenhänge wird durch die Pfeilstärke repräsentiert. Gestrichelte Pfeile zeigen schwache Korrelationen, mittlere Korrelationen werden durch dünne Pfeile und starke Korrelationen durch dicke Pfeile dargestellt.

4.4.2.5 Hauptkomponentenanalyse

Die Hauptkomponentenanalyse wurde durchgeführt um den Volumendatensatz zu strukturieren und die Gebiete mit der größten Variabilität anzuzeigen. In der Abb. 4.42 sind die Eigenwerte, die Varianz in % und die kumulative Varianz in % als Tabelle (Abb. 4.42 a), sowie der Scree-Test (Abb. 4.42 b) abgebildet. Die ersten drei Komponenten beschreiben ca. 50 % der Gesamtvarianz, wobei die PC 1 einen Eigenwert von ca. 21,7 %, die PC 2 von ca. 15 % und die PC 3 von 14 % besitzt. Nach dem Kaiser-Kriterium würden die Komponenten 1-6 als relevante Komponenten gelten, da ihr Eigenwert > 1 ist. Diese sechs Komponenten würden



auch rund 75 % der Gesamtvarianz erklären. Der Scree-Test stellt die Eigenwerte der 17 Komponenten graphisch dar (Abb. 4.42 b). Der Abfall der Kurve ist relativ flach und zeigt keine prägnante Knickstelle. Bei PC 6 lässt sich ein leichter Knick erkennen, der als Kriterium für den Scree-Test angenommen werden kann. Die darauffolgenden Komponenten zeigen nur noch geringe Unterschiede. In diesem Fall würden Kaiser-Kriterium und Scree-Test zur gleichen Schlussfolgerung kommen, dass PC 1-PC 6 die bedeutsamen Komponenten sind.

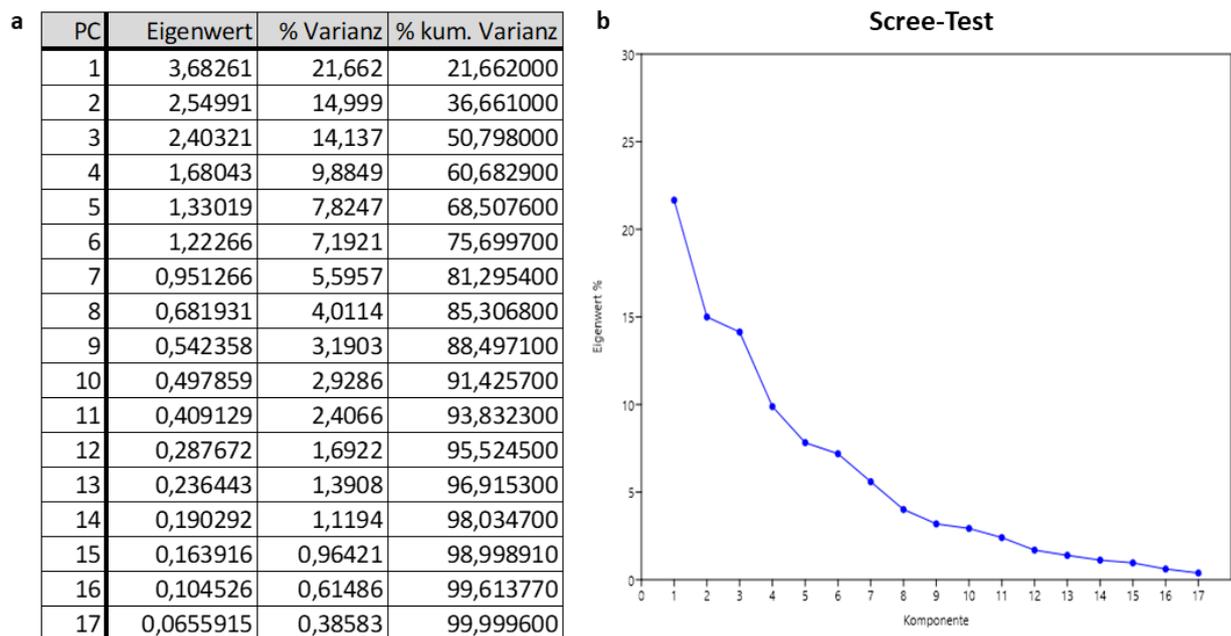


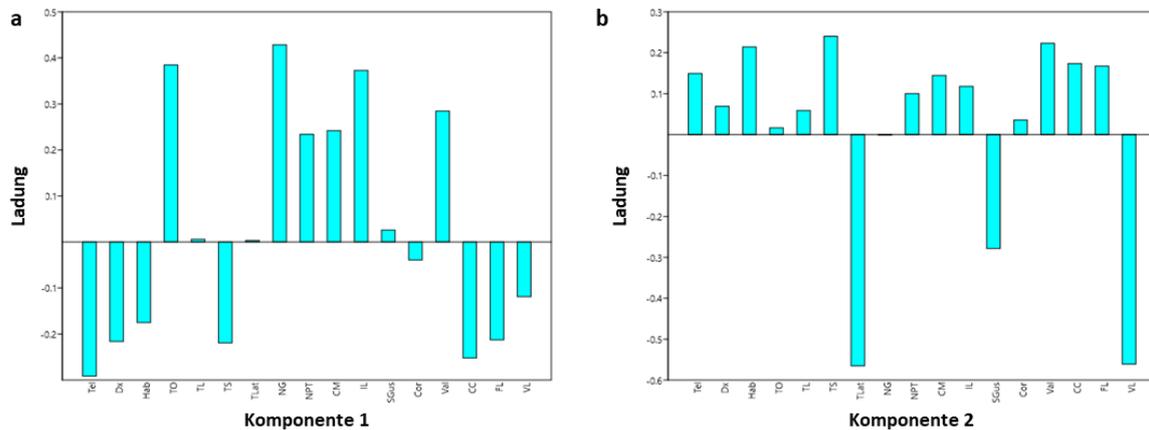
Abbildung 4.42: Zusammenfassung der Varianzen der Hauptkomponenten und der dazugehörige Scree-Test

Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse aller untersuchten Grundeln. A) Tabelle der Eigenwerte, der Varianz [%] und der kumulativen Varianz [%] der 17 Hauptkomponenten. b) Scree-Test der Hauptkomponenten über den Eigenwert [%]. Eigenwerte > 1 zeigen bedeutende Komponenten an. Im Scree-Test zeigt sich kein eindeutiger „Knick“.

Die Abb. 43 stellt die Histogramme der Ladungen der Komponenten 1 (Abb. 4.43 a) und 2 (Abb. 4.43 b), sowie die Tabelle mit allen Ladungen der Gebiete auf alle 17 Komponenten dar (Abb. 4.43 c). Hohe positive Ladungen auf die Komponente 1 besitzen die visuellen Gebiete NG (0,42836), TO (0,38455) und IL (0,37282). Die Valvula, der NPT und das CM zeigen ebenfalls relativ hohe positive Ladungen von 0,2339 bis 0,2844. Stark negativ auf die Komponente 1 laden, hingegen, die Strukturen Tel (-0,29148), Dx (-0,21612), TS (-0,21926), CC (-0,25203) und FL (-0,21269). Die Komponente 2 zeigt bis auf drei Kerngebiete ausschließlich positive Ladungen. Dabei sind die größten Ladungen in den Strukturen Hab (0,21245), TS (0,24013) und Val (0,22315) zu finden. Dafür laden die gustatorisch-assoziierten Hirngebiete TLat



(-0,5651), SGus (-0,2784) und VL (-0,56101) mit hohen negativen Werten auf die Komponente 2. Auf die Komponente 3 laden, außer den drei Arealen TO (-0,27179), NG (-0,050174) und FL (-0,23407), alle Gebiete positiv. Strukturen mit hohen positiven Ladungen auf die Komponente 3 sind der TL (0,46598), der NPT (0,27046), der IL (0,26981), der SGus (0,3563) und das Cor (0,29521). Hohen Einfluss auf die Komponente 4 besitzen die Kerngebiete TS (0,29292), NPT (0,45328), CM (0,48787) und das Cor (-0,42806). Bei der Komponente 5 zeigen die Strukturen Dx (0,54971), Hab (0,27235) und TO (0,27628) hohe positive Ladungen und die Gebiete Cor (-0,5142), CC (-0,27677) und FL (-0,22958) negative Ladungen. Das Tel (-0,42464), die Hab (0,43518), der TS (0,34827), der SGus (0,38448) und die CC (0,31348) zeigen die größten Ladungen der Komponente 6.



c Ladungen

	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4	PC 5	PC 6	PC 7	PC 8	PC 9	PC 10	PC 11	PC 12	PC 13	PC 14	PC 15	PC 16	PC 17
Tel	-0,29148	0,14934	0,21966	0,066782	0,23815	-0,42464	-0,058356	0,31504	-0,036584	-0,0289	-0,44109	0,025362	0,29603	0,37885	0,24344	0,1116	0,0092983
Dx	-0,21612	0,069125	0,12084	-0,2091	0,54971	-0,22487	-0,24986	0,040014	0,24493	0,20654	0,49514	0,13565	-0,30564	-0,02887	0,017958	-0,11105	-0,017185
Hab	-0,17497	0,21437	0,21245	-0,17159	0,27235	0,43518	0,39888	0,15547	0,23801	-0,22713	0,098527	0,050695	0,36928	-0,14044	-0,25644	0,24166	-0,035328
TO	0,38455	0,016605	-0,27179	-0,036924	0,27628	0,2239	-0,035351	-0,053031	0,17629	0,17993	-0,068591	-0,11049	-0,12603	0,24829	0,30797	0,59404	0,20118
TL	0,0058052	0,058715	0,46598	-0,21168	-0,018041	-0,25025	0,21437	-0,53071	0,085597	0,1239	-0,21017	-0,24064	-0,056857	-0,36277	0,17493	0,11058	0,20395
TS	-0,21925	0,24013	0,11518	0,29292	-0,012059	0,34827	-0,25728	-0,49895	0,25953	-0,049213	-0,2464	0,36594	-0,12519	0,2544	-0,034359	-0,111	-0,017593
TLat	0,0033698	-0,5651	0,16324	0,088101	0,023206	-0,012623	-0,10553	-0,11432	0,2266	0,18404	-0,041668	-0,025919	0,17833	-0,014473	-0,032168	0,22624	-0,67043
NG	0,42836	-0,0012389	-0,050174	-0,23702	-0,04094	-0,0038481	-0,068685	0,077723	0,46876	0,068588	-0,083553	0,2162	0,40619	-0,068255	0,26968	-0,4692	0,068397
NPT	0,2339	0,10013	0,27046	0,45328	-0,18284	-0,21138	-0,026542	0,085311	-0,054244	0,049543	0,32946	0,50036	0,15251	-0,21036	0,067722	0,3381	0,14088
CM	0,24195	0,14439	0,2104	0,48787	0,15873	-0,00074805	0,1407	-0,090549	0,084688	-0,20027	0,315	-0,52282	0,065064	0,25118	0,13804	-0,25696	-0,11352
IL	0,37282	0,11773	0,26981	0,020585	-0,066046	-0,12755	-0,087138	0,31739	0,30882	-0,014707	-0,29899	-0,062882	-0,38819	0,032283	-0,54758	0,037095	-0,012283
SGus	0,02599	-0,2784	0,3563	0,11405	0,14083	0,38448	0,30474	0,30371	-0,19645	0,20187	-0,16017	0,1859	-0,34943	-0,032691	0,33071	-0,23546	0,038655
Cor	-0,039261	0,035557	0,29521	-0,42806	-0,5142	0,029592	0,050477	0,048485	0,090605	-0,18749	0,29672	0,047067	-0,1613	0,46539	0,22567	0,13241	-0,10931
Val	0,28444	0,22315	0,23677	-0,22389	0,10648	0,13884	-0,1287	-0,14765	-0,50258	0,46204	0,051581	0,022111	0,26801	0,25613	-0,26542	-0,076014	-0,10618
CC	-0,25203	0,17359	0,14444	0,089017	-0,27677	0,31348	-0,48619	0,29327	0,11629	0,30881	0,034986	-0,39277	0,11138	-0,25915	0,15332	0,060694	0,09576
FL	-0,21269	0,16753	-0,23407	0,15937	-0,22958	-0,13267	0,51568	0,02131	0,27498	0,62145	0,059268	-0,0048496	-0,015597	0,17326	-0,10402	-0,050825	-0,028601
VL	-0,11877	-0,56101	0,15016	0,053503	-0,00692107	0,026768	-0,058656	-0,058241	0,10571	0,049725	0,11836	-0,069455	0,20055	0,29016	-0,29275	-0,036246	0,62789

Abbildung 4.43: Ladungsdiagramme und Tabelle der Ladungen der PCA

Darstellung der Säulendiagramme der Ladungen der Hirngebiete auf a) die Komponente 1 und b) auf die Komponente 2. Die visuellen Gebiete besitzen hohe Ladungen auf die Komponente 1 und die gustatorischen Gebiete besitzen hohe Ladungen auf die Komponente 2. Alle Ladungen der 17 Hirngebiete auf alle 17 Komponenten sind in der Tabelle c) abgebildet.

Aufgrund der größten Varianz in den Komponenten 1 und 2 und den hohen Ladungen der visuellen Gebiete auf die Komponenten 1 und den hohen Ladungen der gustatorischen



Gebiete auf die Komponente 2, wurden diese beiden Komponenten als Streudiagramm dargestellt (Abb. 4.44). Den vier Grundelfamilien wurde jeweils eine Farbe und ein Symbol zugeordnet, um mögliche familiäre Unterschiede abzubilden. Die Butidae sind durch ein grünes Plus, die Eleotridae durch einen türkis-farbenen Diamanten, die Gobiidae durch den schwarzen gefüllten Kreis und die Oxudercidae durch das rote ungefüllte Rechteck repräsentiert. Im Streudiagramm sind außerdem die Vektoren der Gebiete als grüne Linien eingezeichnet. Die Linien geben die Richtung der Vektoren an, sowie die Höhe der Ladung der jeweiligen Hirnstruktur durch die Länge. Im positiven Wertebereich der X-Achse befinden sich die Gebiete NG, TO, IL, Val, CM und NPT, die positiv auf die Komponente 1 geladen haben. Der negative Wertebereich umfasst die Strukturen Tel, CC, TS, Hab, FL und Dx. Die Y-Achse repräsentiert die Ladungen der Komponente 2. Die drei gustatorischen Gebiete TLat, VL und SGus repräsentieren dabei den negativen Wertebereich.

Anhand des Streudiagramms lassen sich die vier Grundelfamilien kaum separieren. Die vier Individuen der Butidae zeichnen sich durch ein kleines visuelles System aus, da sie im negativen Bereich der X-Achse liegen. Zudem ist das gustatorische System eher gering ausgeprägt. Dafür sind die Seitenlinienstrukturen CC und TS, sowie das Telencephalon gut ausgeprägt. Die Eleotridae befinden sich im Zentrum im positiven Bereich der Y-Achse, woraus hervorgeht, dass deren gustatorisches System klein ist. Auf der X-Achse liegen die Individuen im Bereich von ca. -0,6 bis 0,3, wodurch sie keine eindeutige Tendenz für ein entweder vergrößertes visuelles System oder Seitenliniensystem aufweisen.

Innerhalb der Gobiidae und Oxudercidae zeigen wenige Arten Ausreißer in Richtung des gustatorischen Systems. Dabei zeigen die meisten Gobiidae eine Verschiebung auf der X-Achse in den positiven Wertebereich, während der größte Ausreißer der Oxudercidae im hohen negativen Bereich liegt. Das spricht für ein großes gustatorisches System, aber für ein kleines visuelles System. Weiterhin liegen viele Individuen der Oxuderciden im negativen Bereich der X-Achse, wodurch sie eine Tendenz zu einem größeren Seitenliniensystem zeigen. Die Gobiiden zeigen hingegen eher die Ausrichtung zu einem größeren visuellen System. Zwischen den beiden Punktwolken der Individuen der Schwestergruppen Oxudercidae und Gobiidae gibt es große Überschneidungen, was dafürspricht, dass es nur wenige Unterschiede in den Volumina zwischen diesen beiden Familien gibt.

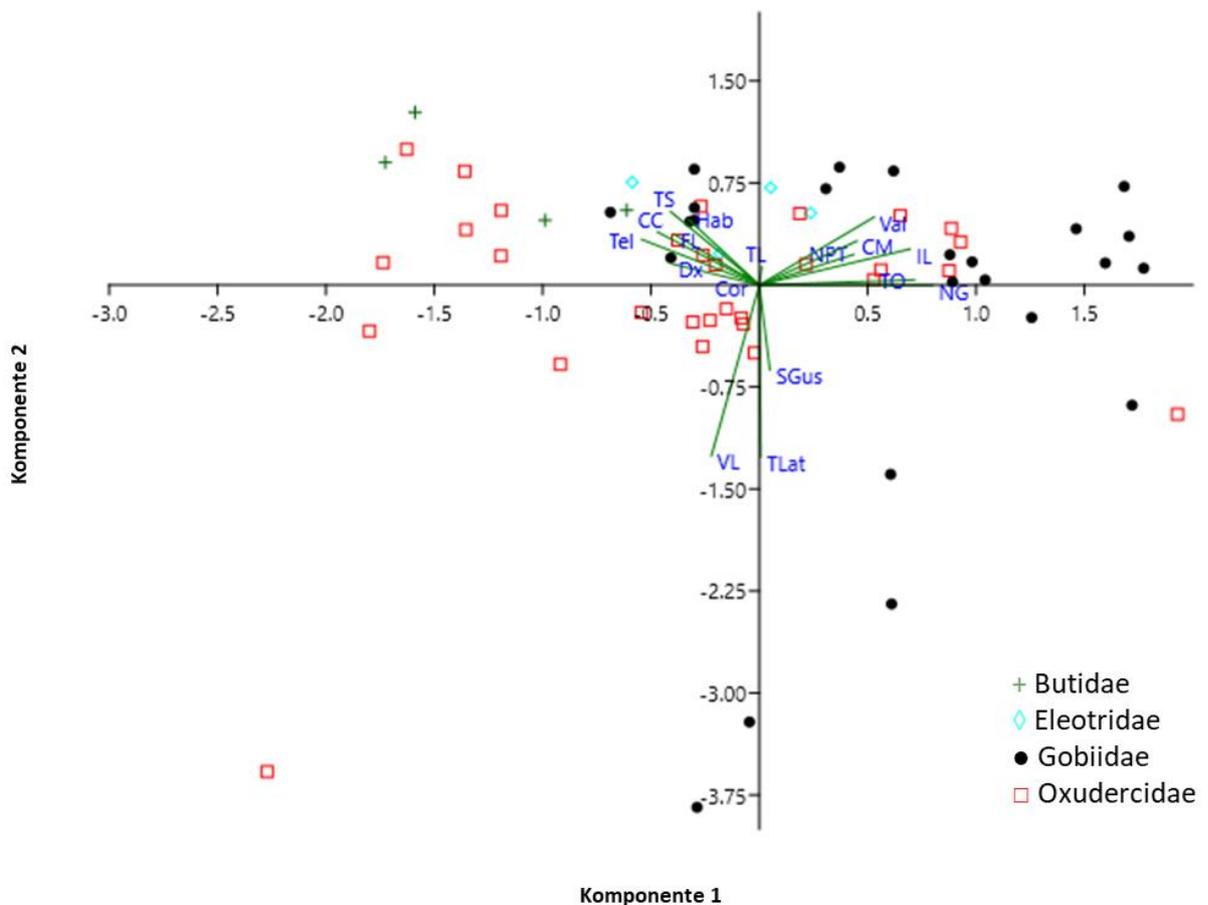


Abbildung 4.44: Streudiagramm der PCA aller Gobiiformes

Graphische Darstellung des Ergebnisses der Hauptkomponentenanalyse aller Gobiiformes als Streudiagramm. Aufgetragen sind die Ladungen der Komponente 1 (X-Achse) und der Komponente 2 (Y-Achse). Die grünen Vektorlinien repräsentieren die Ladungen der Gehirngebiete und zeigen die Ladungsrichtung und die Ladungshöhe an. Den vier Grundelfamilien sind ein Symbol und eine Farbe zugeordnet. Die Butidae werden durch das grüne Plus dargestellt, die Eleotridae durch den türkisfarbenen ungefüllten Diamanten, die Gobiidae durch den schwarzen gefüllten Kreis und die Oxudercidae durch das rote ungefüllte Quadrat.

Weder in den Korrelationen, noch in der Hauptkomponentenanalyse konnte eine Beziehung zwischen der Gustatorik und einem anderen Sinnessystem hergestellt werden. Der Geschmackssinn, als einziges internes Sinnessystem, ist demnach unabhängig von den externen Sinnessystemen Geruch, Seitenlinie und Sehen. Diese Unabhängigkeit des gustatorischen Systems wird im folgenden Kapitel 4.4.3 untersucht.



4.4.3 Histologischer Vergleich der externen und internen Sinnessysteme

Auf Basis der Volumenmessungen und den verschiedenen Analysemethoden hat sich gezeigt, dass die verschiedenen Sinnessysteme sich positiv, bzw. negativ beeinflussen. Die Gustatorik stellt hier die Ausnahme dar. In der Korrelationsabbildung (Abb. 4.41) besitzen die gustatorisch assoziierten Gebiete Vagus Lobus, Facialis Lobus, Sekundärer gustatorischer Nukleus und Torus lateralis nur wenige Korrelationen. Die meisten Zusammenhänge sind nur innerhalb dieser Strukturen zu finden.

Histologisch lässt sich die Unabhängigkeit des gustatorischen Systems anhand von Querschnitten durch das Mittelhirn und durch den Hirnstamm abbilden. Dabei sind die vier dargestellten Grundeln nach der Größe des visuellen Systems von groß zu klein angeordnet (Abb. 4.45). Die Art *Valenciennea muralis* zeichnet sich, sowohl durch ein gutes visuelles System, als auch durch ein gutes Geschmackssystem aus. Das Tectum opticum ist in dieser Art gut ausgeprägt. Gleiches gilt auch für den Vagus Lobus (Abb. 4.45 a). Für die Butidae *Oxyeleotris marmorata* zeigt sich im Querschnitt ebenfalls ein prominentes optisches Tectum, jedoch ist in dieser Spezies der Vagus Lobus nicht besonders groß (Abb. 4.45 b). In den beiden darauffolgenden Arten *Gobioides broussonnetii* (Abb. 4.45 c) und *Trypauchen vagina* (Abb. 4.45 d) ist das visuelle System eher schwach ausgebildet. Das Tectum opticum ist deutlich kleiner als in den beiden anderen Arten. Unterschiede zwischen diesen beiden Arten sind in dem primären externen gustatorischen Areal zu finden. In *G. broussonnetii* ist der Vagus Lobus extrem vergrößert, was diese Art zu einem Geschmacksspezialisten macht. Bei *T. vagina*, hingegen, ist der Vagus weder so klein wie bei *O. marmorata* noch so groß wie bei *V. muralis* oder *G. broussonnetii*. Das spricht dafür, dass dem Geschmackssinn bei *G. broussonnetii* eine größere Rolle zukommt, als bei *T. vagina*, obwohl in beiden Arten das visuelle System reduziert ist.

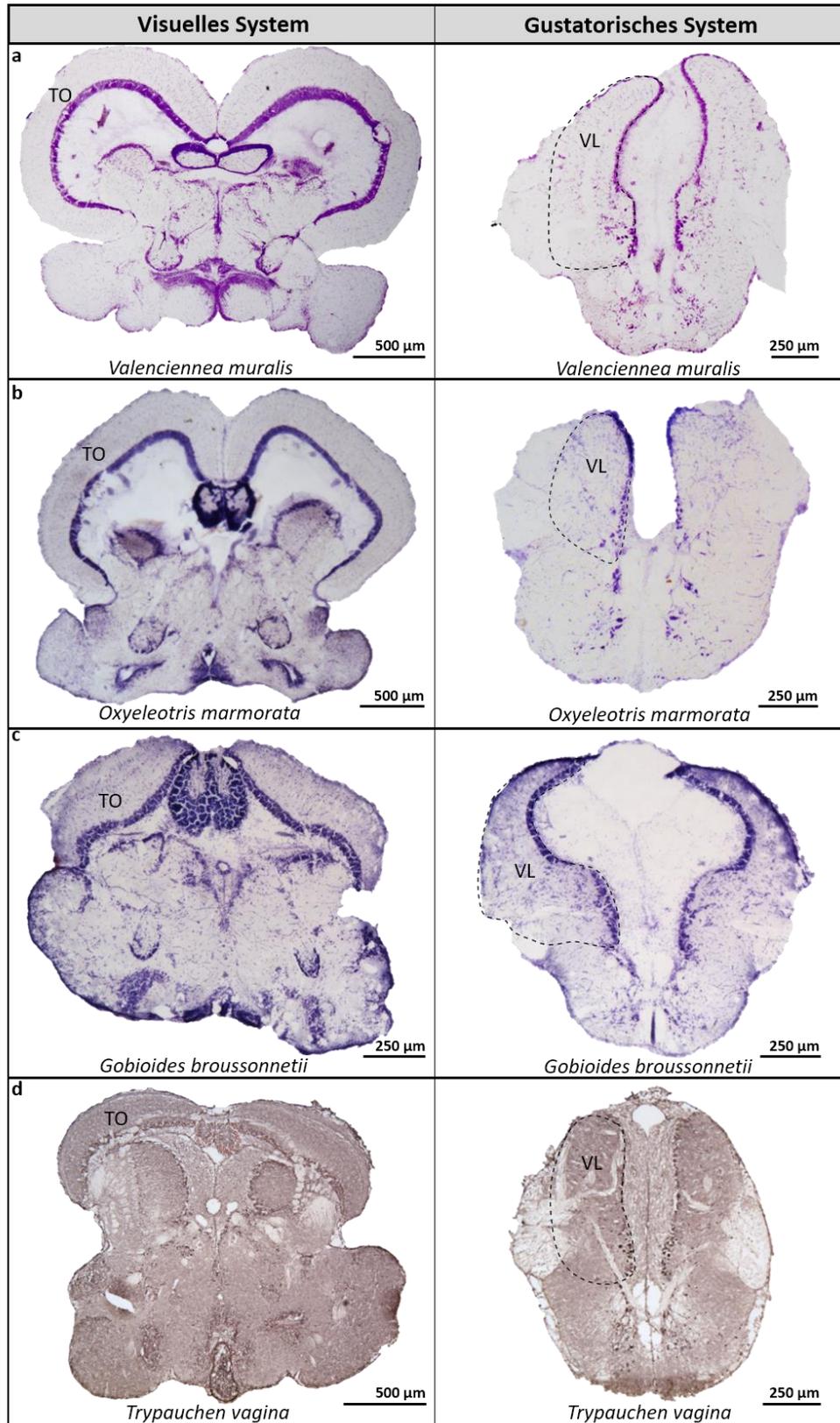


Abbildung 4.45: Histologischer Vergleich des visuellen und gustatorischen Systems

Darstellung der Histologie des visuellen Systems repräsentiert durch das Tectum opticum (TO, links) und des gustatorischen Systems dargestellt durch den Vagus Lobus (VL, rechts) bei a) *Valencienna muralis*, b) *Oxyleotris marmorata*, c) *Gobioides broussonnetii* und d) *Trypauchen vagina*. Die vier Grundeln sind nach Größe des Tectum opticums von groß nach klein angeordnet. Der Vagus Lobus ist durch gestrichelte Linien gekennzeichnet.



Diese histologische Gegenüberstellung zeigt, dass der Geschmack als internes System nicht in Verbindung mit dem visuellen System steht. Es besteht demnach kein Zusammenhang zwischen der Größe des Tectum opticums und des Vagus Lobus. Der Vagus kann also sowohl bei einem großen, als auch kleinen Tectum gut entwickelt sein. Dieser Vergleich zeigt die große Diversität des Vagus Lobus innerhalb der Gobiiformes.

Die Größe des Vagus Lobus korreliert aber auch nicht mit der Größe der anderen externen Sinnessysteme Olfaktorik und Seitenlinie. Jedoch gibt es einen positiven Zusammenhang zwischen dem Bulbus olfactorius und den Seitenlinienarealen Crista cerebellaris und Torus semicircularis (Abb. 4.41). Diese Unterschiede lassen sich anhand von histologischen Schnitten nicht visuell darstellen, weswegen auf die Differenz-Matrizen zurückgegriffen wird. In den Differenz-Matrizen werden die sensorischen Areale der vier Gattungen *Valenciennea*, *Oxyeleotris*, *Gobioides* und *Trypauchen* mit dem „Mittelwert Gehirn“ der Gobiiformes verglichen (Abb. 4.46). Dabei sind die Kerngebiete in der Zugehörigkeit des sensorischen Systems angeordnet. Das olfaktorische System wird durch den Bulbus olfactorius (OB), das visuelle System durch das Tectum opticum (TO), den Nucleus glomerulosus (NG) und den Inferioren Lobus (IL), die Seitenlinie durch die Crista cerebellaris (CC) und den Torus semicircularis (TS) und die Gustatorik durch die Gebiete Vagus Lobus (VL), Facialis Lobus (FL), Sekundärer gustatorischer Nucleus (SGus) und Torus lateralis (TLat) repräsentiert. Positive Werte in den Spalten (rote Felder) zeigen ein größeres Verhältnis für die untersuchte Art an und negative Werte (blaue Felder) bilden ein kleineres Verhältnis ab.

Die Olfaktorik spielt bei der Gattung *Valenciennea* eine untergeordnete Rolle, da alle Verhältnisse kleiner als bei dem „Mittelwert Gehirn“ sind (Abb. 4.46 a). Im Gegensatz dazu kommt dem olfaktorischen System in der Gattung *Oxyeleotris* eine besondere Bedeutung zu. Alle Verhältnisse zeigen positive Werte (Abb. 4.46 b). Der Bulbus olfactorius bei *Gobioides* zeigt mit Ausnahme des Vagus Lobus und Torus lateralis Verhältnis ebenfalls positive Werte (Abb. 4.56 c). Bei *Trypauchen* ist der Bulbus nicht besonders stark entwickelt. Lediglich im Vergleich zu den visuellen Gebieten zeigt der BO positive Verhältnisse (Abb. 4.46 d).

Das visuelle System von *Valenciennea* ist tendenziell größer als das „Mittelwert Grundelgehirn“. Für die Gebiete TO, NG und IL zeigt die Differenz-Matrix überwiegend rote Felder. Ausnahmen stellen hier die gustatorischen Strukturen dar. Bei *Oxyeleotris* zeigen die Spalten der visuell-assoziierten Kerngebiete hauptsächlich schwach negative Werte, was für



ein schwächer ausgeprägtes visuelles System spricht. In den Gattungen *Gobioides* und *Trypauchen* sind die visuellen Hirnareale deutlich reduziert, was durch hohe negative Verhältnisse in den Spalten der Matrizen abgebildet wird.

Das Seitenliniensystem der Gattung *Valenciennea* ist eher geringfügig entwickelt, was sich aus den überwiegend negativen Verhältnissen für die Strukturen CC und TS ergibt. Im Gegensatz dazu ist die Seitenlinie in der Gattung *Oxyeleotris* gut ausgeprägt. Die Gebiete CC und TS zeigen bis auf das Verhältnis zum BO ausschließlich positive Werte. Bei *Gobioides* und *Trypauchen* zeigen diese Strukturen sowohl positive, als auch negative Werte. Im Vergleich zum „Mittelwert Gehirn“ ist die Crista cerebellaris bei *Gobioides* tendenziell größer, während der TS fast gleich viele positive und negative Werte aufweist. Das spricht dafür, dass es keinen Unterschied zum „Mittelwert Gehirn“ gibt. Ein ähnliches Muster zeigt sich auch bei *Trypauchen*. Hier gibt es kein eindeutiges Signal im Seitenliniensystem.

In Grundeln spielt das gustatorische System in vielen Gattungen eine übergeordnete Rolle. Dazu gehören z. B. die Gattungen *Valenciennea*, *Gobioides* und *Trypauchen*. Bei *Valenciennea* sind die Gebiete Torus lateralis, Vagus Lobus und Sekundärer gustatorischer Nukleus stark vergrößert. Der Facialis Lobus hingegen ist geringer ausgebildet. Die Matrix von *Oxyeleotris* zeigt in den gustatorischen Gebieten schwach positive und schwach negative Werte, was weder für einen reduzierten, noch für einen besser entwickelten Geschmackssinn spricht. Bei *Gobioides* ist vor allem der VL und der TLat extrem vergrößert. Der Facialis weist mehr negative als positive Verhältnisse auf und beim SGus ist das Verhältnis von positiven zu negativen Feldern ausgeglichen. Das gustatorische System in *Trypauchen* ist ebenfalls gut ausgeprägt, jedoch ist der VL etwas kleiner als bei *Gobioides*. Dafür ist der Facialis Lobus in *Trypauchen* größer.

Der Vergleich der vier Differenz-Matrizen zeigt die negative Korrelation zwischen dem olfaktorischen und visuellen System, sowie den positiven Zusammenhang der Olfaktorik und der Seitenlinie. Außerdem bekräftigen die Matrizen die, durch die Histologie bereits beschriebene, Unabhängigkeit der gustatorischen Strukturen von den externen Sinnessystemen.

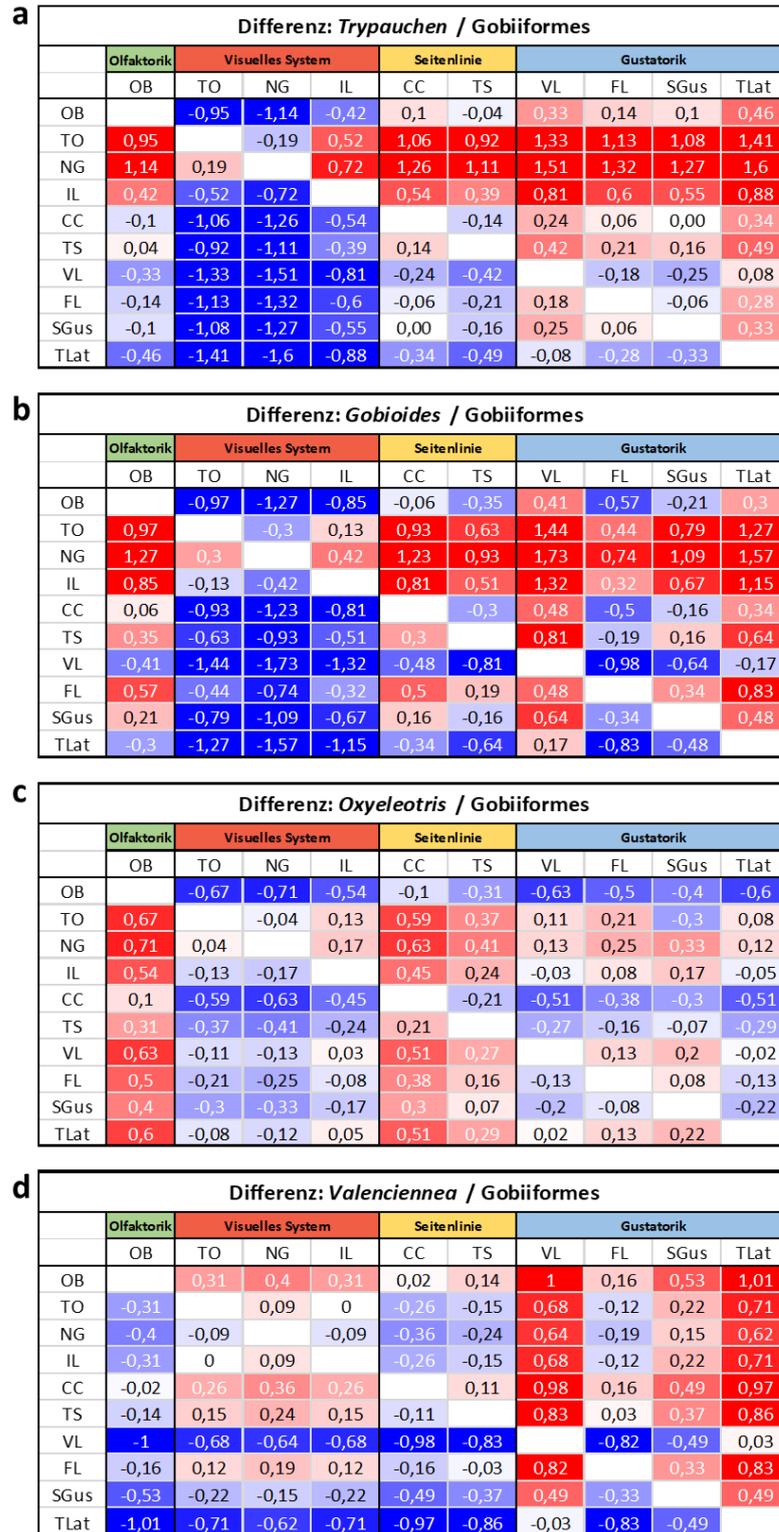


Abbildung 4.46: Volumenvergleich der Sensorik mittels der VRT-Matrix

Darstellung der VRT-Differenz-Matrizen der sensorischen Kerngebiete der vier Gattungen a) *Valenciennea*, b) *Oxyeleotris*, c) *Gobioides* und d) *Trypauchen* im Vergleich zum Mittelwert der Gobiiformes. Der Bulbus olfactorius (OB) repräsentiert die Olfaktorik, das Tectum opticum (TO), der Nucleus glomerulosus (NG) und der Inferiorer Lobus (IL) das visuelle System, die Crista cerebellaris (CC) und der Torus semicircularis (TS) die Seitenlinie und der Vagus Lobus (VL), Facialis Lobus (FL), der Sekundäre gustatorische Nucleus (SGus) und der Torus lateralis (TLat) die Gustatorik. Positive Werte (rot) stellen größere Verhältnisse in der betrachteten Gattung dar und negative Werte (blau) kleinere Verhältnisse.



Zusätzlich zu den Volumenergebnissen und der Beschreibung der externen und internen Sinne ist eine der untersuchten Arten insbesondere aufgefallen. Bei dieser Spezies handelt es sich um *G. broussonnetii*. Deswegen wird im nächsten Abschnitt das Gehirn detaillierter untersucht, um die Diversität der Gobiiformes hervorzuheben, bzw. eine hochspezialisierte Grundel vorzustellen.

4.4.4 Das Gehirn von *Gobioideus broussonnetii*

Der Vergleich aller Arten mit der Mittelwert Grundel (Tab. 4.2) hat gezeigt, dass die Art *Gobioideus broussonnetii* (Lila Aalgrundel) die meisten Abweichungen in den Gehirngebieten vom Mittelwert aufweist. Aus diesem Grund wird das Gehirn von *G. broussonnetii* histologisch und volumetrisch genauer untersucht und beschrieben. Abb. 4.47 stellt die VRT-Differenzmatrix von 18 Hirngebieten von *G. broussonnetii* (Abb. 4.47 a) und dem berechneten „Mittelwert Grundelgehirn“, sowie die 3D Rekonstruktion des Gehirns dar (Abb. 4.47 b). In der Gehirn Rekonstruktion hat jedes gemessene Gebiet eine spezifische Farbe. Das Gesamtgehirn ist in grau-transparent dargestellt. Die Gebiete Telencephalon, Tectum opticum, Torus lateralis und Inferiorer Lobus sind ebenfalls transparent abgebildet, um darunter liegende Strukturen sichtbar zu machen. In der Matrix geben rote Felder in den Spalten größere Verhältnisse und blaue Felder kleinere Verhältnisse bei *G. broussonnetii* an.

Der Vagus Lobus (dunkelblau) in *G. broussonnetii* ist als prominente Struktur auf dem Hirnstamm zu erkennen (Abb. 4.47 b). In der Matrix zeigt dieses Gebiet in allen Verhältnissen positive bis stark positive Werte auf (Abb. 4.47 a), wodurch dieses Gebiet den größten Unterschied repräsentiert. Werte von $\pm 0,5$ stellen dabei ein dreimal so großes/kleines Verhältnis dar. Mit Ausnahme des TLat/VL Verhältnisses sind beim Torus lateralis ebenfalls alle Verhältnisse bei *G. broussonnetii* größer. Der TLat (lila) zeigt sich als große Struktur ventral des TOs (hellrot) und rostral des IL (hellblau). Neben dem Vagus und dem TLat erhält der NGS (türkis) gustatorische Informationen. Der NGS ist in *G. broussonnetii* größer als in der „Mittelwert Grundel“. Dieses Gebiet liegt im Rhombencephalon ventral des Cerebellums. Zusätzlich zu den gustatorisch assoziierten Strukturen besitzt *G. broussonnetii* ein größeres Corpus cerebelli (rosa) und eine größere Crista cerebellaris (mintgrün). Letztere erstreckt sich im dorsalen Rhombencephalon vom Vagus bis zum Corpus.



Der Bulbus olfactorius von *G. broussonnetii* ist ebenfalls überdurchschnittlich groß, was für einen gut ausgeprägten Geruchssinn spricht. Die großen Bulbi (dunkelgrün) liegen rostro-ventral des Telencephalons. Im Gegensatz zum olfaktorischen System ist das visuelle System in *G. broussonnetii* gering ausgeprägt. Das Tectum opticum, sowie die visuellen Kerngebiete Nucleus glomerulosus und Inferiorer Lobus sind kleiner. Außerdem sind die beiden hypothalamischen Kerngebiete NPT und CM ebenfalls kleiner. Die Funktion dieser beiden Strukturen ist jedoch nicht bekannt. Neben dem kleinerem Tectum und Hypothalamus ist die Valvula cerebelli in *G. broussonnetii* auffällig stark reduziert. In der Rekonstruktion erscheint die Valvula (dunkelgelb) als kleine Struktur rostral des Corpus cerebelli.

Trotz der vielen Unterschiede zwischen *G. broussonnetii* und dem „Mittelwert Grundelgehirn“ gibt es auch Gebiete, die kaum Unterschiede besitzen. Der Facialis Lobus besitzt gleichermaßen positive und negative Verhältnisse, die durch die gespiegelten Verhältnisse in den Zeilen beeinflusst werden. Der Facialis Lobus (braun) liegt rostro-ventral des Vagus Lobus. Ein annähernd ausgeglichenes Verhältnis von positiven und negativen Werten sind auch bei dem Telencephalon, dem Dx, der Habenula und dem Torus longitudinalis vorhanden. Beim TS zeigt sich eine geringe Tendenz zu positiven Werten.

Die Art *G. broussonnetii* ist durch ein gut ausgeprägtes olfaktorisches, sowie gustatorisches System charakterisiert. Außerdem ist die Seitenlinie größer als bei dem „Mittelwert Grundelgehirn“. Das visuelle System hingegen ist reduziert. Auffällig ist zudem das relativ große Corpus cerebelli in dieser Art.



a

Differenz: <i>Gobioides broussonnetii</i> / Mittelwert Grundelgehirn																			
	OB	Tel	Dx	Hab	TO	TL	TS	TLat	NG	NPT	CM	IL	SGus	Val	Cor	CC	FL	VL	
OB		-0,47	-0,57	-0,59	-0,99	-0,45	-0,35	0,31	-1,3	-0,62	-0,78	-0,85	-0,2	-1,39	-0,19	-0,06	-0,57	0,42	
Tel	0,47		-0,11	-0,12	-0,55	-0,01	0,1	0,74	-0,85	-0,18	-0,35	-0,42	0,25	-0,99	0,28	0,4	-0,09	0,9	
Dx	0,57	0,11		-0,01	-0,44	0,1	0,2	0,85	-0,75	-0,07	-0,25	-0,31	0,36	-0,88	0,38	0,51	0,02	1,01	
Hab	0,59	0,12	0,01		-0,43	0,11	0,22	0,86	-0,74	-0,06	-0,24	-0,3	0,37	-0,87	0,39	0,52	0,03	1,02	
TO	0,99	0,55	0,44	0,43		0,54	0,65	1,29	-0,3	0,38	0,2	0,13	0,81	-0,43	0,83	0,95	0,46	1,47	
TL	0,45	0,01	-0,1	-0,11	-0,54		0,1	0,75	-0,85	-0,17	-0,35	-0,41	0,26	-0,98	0,28	0,4	-0,09	0,91	
TS	0,35	-0,1	-0,2	-0,22	-0,65	-0,1		0,65	-0,95	-0,27	-0,45	-0,51	0,16	-1,08	0,18	0,3	-0,19	0,82	
TLat	-0,31	-0,74	-0,85	-0,86	-1,29	-0,75	-0,65		-1,6	-0,92	-1,1	-1,16	-0,49	-1,73	-0,47	-0,34	-0,83	0,17	
NG	1,3	0,85	0,75	0,74	0,3	0,85	0,95	1,6		0,68	0,5	0,44	1,11	-0,13	1,13	1,25	0,76	1,75	
NPT	0,62	0,18	0,07	0,06	-0,38	0,17	0,27	0,92	-0,68		-0,18	-0,24	0,43	-0,81	0,45	0,58	0,09	1,08	
CM	0,78	0,35	0,25	0,24	-0,2	0,35	0,45	1,1	-0,5	0,18		-0,06	0,61	-0,63	0,63	0,75	0,26	1,25	
IL	0,85	0,42	0,31	0,3	-0,13	0,41	0,51	1,16	-0,44	0,24	0,06		0,68	-0,57	0,69	0,82	0,33	1,33	
SGus	0,2	-0,25	-0,36	-0,37	-0,81	-0,26	-0,16	0,49	-1,11	-0,43	-0,61	-0,68		-1,24	0,02	0,16	-0,34	0,65	
Val	1,39	0,99	0,88	0,87	0,43	0,98	1,08	1,73	0,13	0,81	0,63	0,57	1,24		1,26	1,38	0,9	1,9	
Cor	0,19	-0,28	-0,38	-0,39	-0,83	-0,28	-0,18	0,47	-1,13	-0,45	-0,63	-0,69	-0,02	-1,26		0,12	-0,37	0,64	
CC	0,06	-0,4	-0,51	-0,52	-0,95	-0,4	-0,3	0,34	-1,25	-0,58	-0,75	-0,82	-0,16	-1,38	-0,12		-0,5	0,49	
FL	0,57	0,09	-0,02	-0,03	-0,46	0,09	0,19	0,83	-0,76	-0,09	-0,26	-0,33	0,34	-0,9	0,37	0,5		0,98	
VL	-0,42	-0,9	-1,01	-1,02	-1,47	-0,91	-0,82	-0,17	-1,75	-1,08	-1,25	-1,33	-0,65	-1,9	-0,64	-0,49	-0,98		

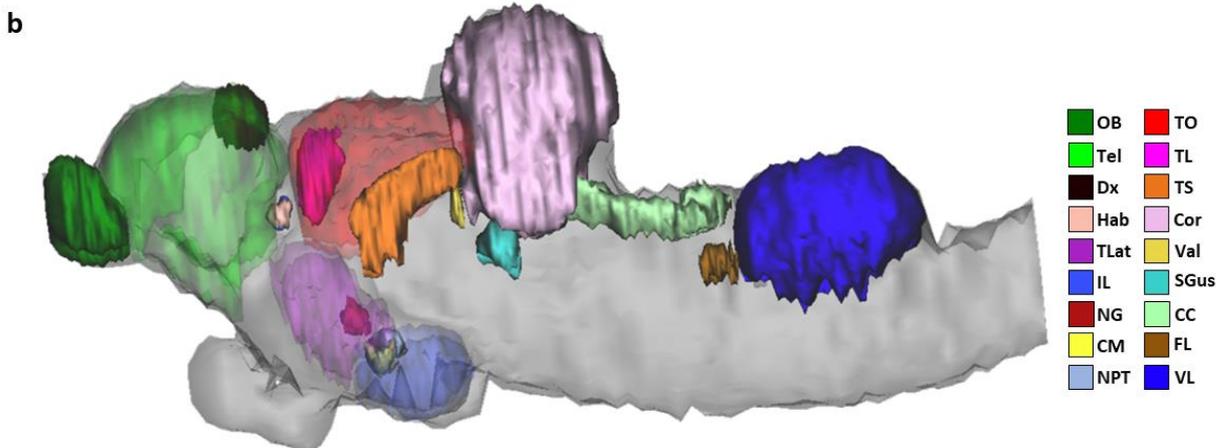


Abbildung 4.47: VRT-Differenz-Matrix *Gobioides broussonnetii* / Mittelwert Grundelgehirn und 3D Rekonstruktion von *Gobioides broussonnetii*

Darstellung der volumetrischen Unterschiede zwischen *Gobioides broussonnetii* und dem „Mittelwert Grundelgehirn“ in a) und in b) die 3D Rekonstruktion des Gehirns von *Gobioides broussonnetii* basierend auf den BFI Daten. Die Legende zeigt die Farbkodierung der Hirngebiete. Das Telencephalon (Tel), Tectum opticum (TO), der Torus lateralis (TLat) und der Inferiore Lobus (IL) sind transparent dargestellt, um darunterliegende Strukturen sichtbar zu machen.

Die Volumenmessung und die 3D Rekonstruktion stellen eine gute Methode dar, um die Größe der jeweiligen Hirnareale zu vergleichen, bzw. die Form und Lage im Gehirn zu abbilden. Mittels einer Kresylviolett Querschnittserie durch das Gehirn von *G. broussonnetii* kann die Histologie des Gehirns beschrieben werden. In der Abb. 4.48 ist eine Zeichnung der Lateral- (Abb. 4.48 a) und Dorsalansicht (Abb. 4.48 b) des Gehirns von *G. broussonnetii* abgebildet, die die äußeren Strukturen beschreibt. Die Abb. 4.49 stellt einen Kresylviolett Atlas von *G. broussonnetii* dar. Dabei werden die wichtigsten internen Gehirnstrukturen anhand vom



25 µm Querschnitten von rostral nach kaudal beschrieben. Die Querschnittsebenen sind mit einem Strich in der Lateralansicht unterhalb des Querschnitts eingezeichnet.

Der Bulbus olfactorius zeigte in den Volumenmessungen einen relativ großen Wert. Dargestellt ist ein Querschnitt durch den kaudalen olfaktorischen Bulbus (Abb. 4.49 a). Histologisch besteht der OB in dieser Ebene aus den drei Schichten: externe zelluläre Schicht (SCE), innere zelluläre Schicht (SCI) und glomeruläre Schicht (SGI). Die externe zelluläre Schicht (SCE) enthält die Mitralzellen. Die ventral gelegene Glomerulärschicht kennzeichnen größere Zellen. Zentral befindet sich die innere zelluläre Schicht, die nur wenige Zellen beinhaltet.

Die Abb. 4.49 b - Abb. 4.49 d repräsentieren Schnitte durch das kaudale Telencephalon und die präoptische Region (APo). In *G. broussonnetii* fällt vor allem der prominente Dp des Telencephalons auf (Abb. 4.49 c). Dieses Areal erhält olfaktorische Informationen vom Bulbus olfactorius. Die Areale Dl und Dc hingegen sind klein. Der Dx grenzt an den Dl an und bildet dorsal eine kleine Wölbung (Abb. 4.49 d). Er besteht bei *G. broussonnetii* aus vier Untereinheiten. Der Dm gliedert sich in einen größeren dorsalen und einen kleineren ventralen Bereich.

Im Diencephalon fällt der große praeglomeruläre Komplex auf. Besonders der tertiäre gustatorische Kern (NGT) ist gut ausgeprägt (Abb. 4.49 d). Dieses Gebiet ist an der Verarbeitung von gustatorischen Informationen beteiligt. Im Gegensatz zu *V. muralis*, bei der dieser Kern aus einem großen Neuropil besteht, ist die rostrale Region des NGT von *G. broussonnetii* vollständig mit Zellen gefüllt. Kaudal sind nur wenige Zellen vorhanden. Zudem unterscheidet sich diese Struktur bei *G. broussonnetii* in der Form von der von *V. muralis*. Während bei *G. broussonnetii* der NGT rostral rundlich ist, besitzt der NGT von *V. muralis* eine Kastenform (vgl. Kapitel 4.3.3). Der PGM zeigt jedoch keine Unterschiede zu dem PGM von *V. muralis* auf.

Der Inferiore Lobus und die hypothalamischen Strukturen NG, NPT und CM sind in dieser Spezies auffällig reduziert (Abb. 4.49 f - Abb. 4.49 h). Dafür ist der TLat stark vergrößert (Abb. 4.49 d - Abb. 4.49 g). In den Abb. 4.49 c - Abb. 4.49 d ist außerdem die Hypophyse, die Hirnanhangsdrüse, abgebildet. Aus der Lateralansicht ist ersichtlich, dass diese Drüse in dieser Art gut ausgeprägt ist.

Die Abb. 4.49 f - Abb. 4.49 i stellen Querschnitte durch das Mesencephalon dar. Das Tectum opticum erschien in der 3D Rekonstruktion besonders klein und die Volumenmessung



bestätigten ein reduziertes TO. Es umschließt lediglich ein Drittel des Tegmentums und endet ca. auf Höhe des Torus semicircularis (Abb. 4.49 g). Zudem ist die Schichtdicke des Tectums relativ schmal. Der medial gelegene TL ist rostral größer und kaudal kleiner. Histologisch weist er mit einem großen zentralen Neuropil die beschriebene Histologie der Grundeln auf. Der TS zeigt sich als prominente Struktur des Tegmentums in Abb. 4.49 h.

Das Rhombencephalon von *G. broussonnetii* ist in den Abb. 4.49 j - Abb. 4.49 n abgebildet. Im rostralen Bereich zeigt sich die stark reduzierte Valvula cerebelli, die lateral an den mesencephalen Ventrikel (VMe) angrenzt (Abb. 4.49 i). Die Position und die Größe der Valvula ist in der Gehirn Rekonstruktion erkennbar. Dahingegen ist der Corpus cerebelli gut ausgeprägt (Abb. 4.49 j). Ventral des Corpus cerebelli liegt der Sekundäre gustatorische Kern, der Informationen vom Vagus und Facialis Lobus erhält. Die VRT-Matrix hat gezeigt, dass dieses Gebiet in *G. broussonnetii* größer als der Mittelwert ist und somit größer als in den anderen Grundeln. Abb. 4.49 k - Abb. 4.49 l zeigen Querschnitte aus der Region der Crista cerebellaris und der Facialis Lobus. Der Vagus Lobus ist die auffälligste Struktur im Hirnstamm (Abb. 4.49 m - Abb. 4.49 n). Er bildet eine deutliche dorsale Beule auf dem Hirnstamm. In der Breite ist er nahezu vergleichbar mit dem kaudalen Tectum opticum. Kaudal weisen die beiden Loben eine Herzform auf. Der Vagus besteht aus einer dicken externen sensorischen Schicht und einer relativ dünnen internen motorischen Schicht. Die Faserschicht ist in der Kresylviolett Färbung nicht zu erkennen. Zudem ist der große Vagus Nerv (X) in den Abb. 4.49 m - Abb. 4.49 n dargestellt.

Der Atlas beschreibt ergänzend zu der Volumenmessung und der 3D Rekonstruktion die anatomischen Spezialisierungen der sensorischen Systeme von *G. broussonnetii*. Zusätzlich zu den sensorischen Gebieten, konnte die telencephale Organisation beschrieben werden, die weder durch die volumetrische Untersuchung noch durch die Hirnrekonstruktion dargestellt werden konnte.

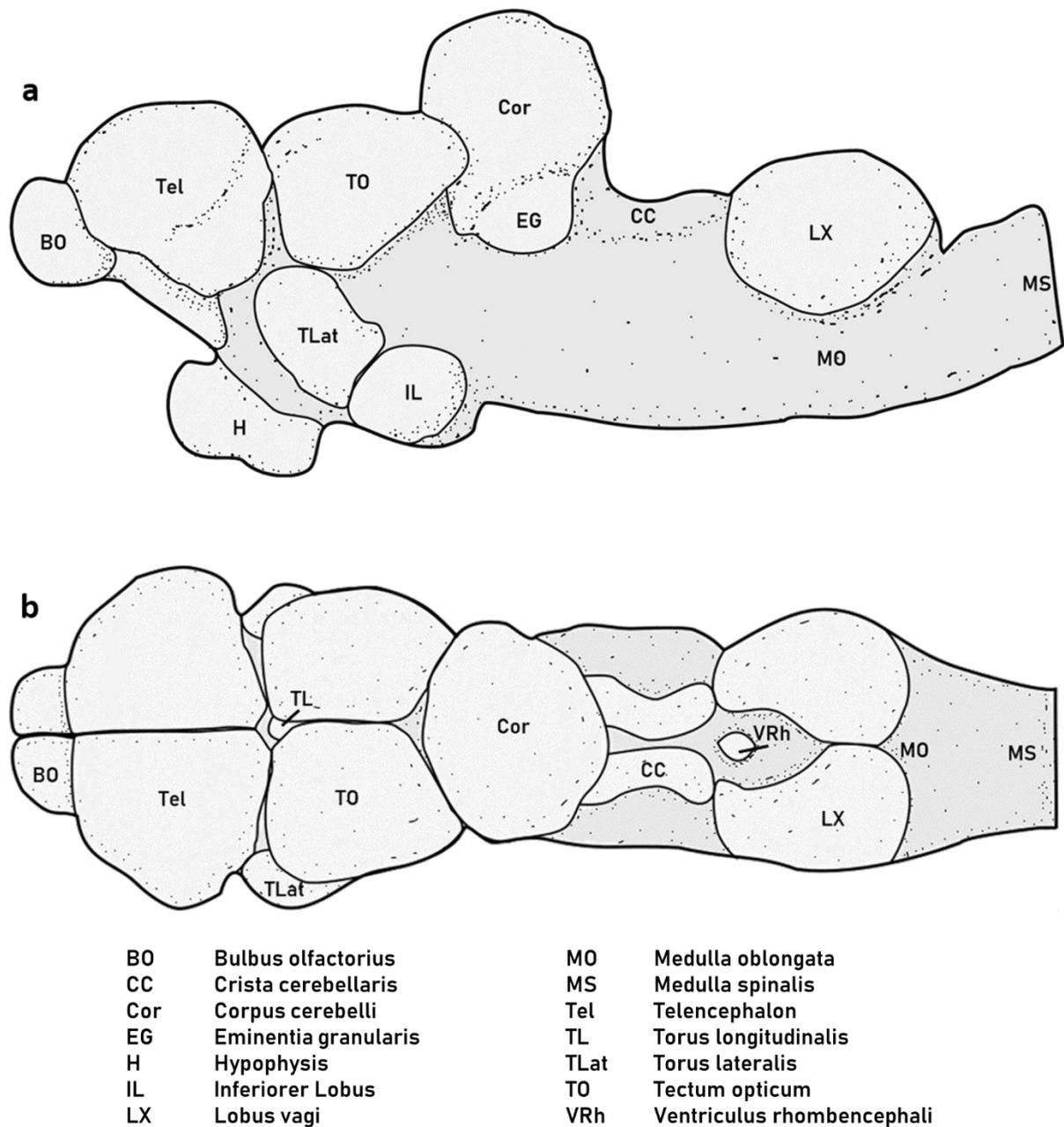
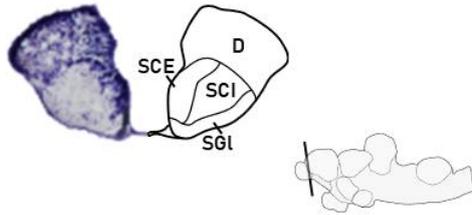


Abbildung 4.48: Externe Ansicht des Gehirns von *Gobioides broussonnetii*

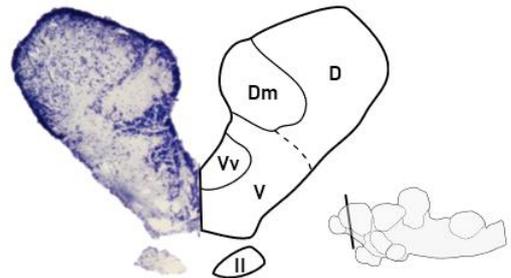
Darstellung der Gehirnmorphologie von *Gobioides broussonnetii* in a) Lateralansicht und b) Dorsalansicht. Die Hirnnerven sind nicht abgebildet. An das Telencephalon grenzt rostral der Bulbus olfactorius an. Das Diencephalon liegt rostro-ventral des Mesencephalons. Zu den extern sichtbaren Strukturen des Diencephalons gehören der große Torus lateralis, die Hypophyse und der Hypothalamus. Die lateralen inferioren hypothalamischen Loben sind bei *G. broussonnetii* klein, ebenfalls wie das Tectum opticum. Das Corpus cerebelli stellt das rostro-dorsale Rhombencephalon dar. Lateral des Corpus cerebelli liegt die Eminentia granularis. Die Crista cerebellaris stellt die dorsale Region des Hirnstamms dar. Der gut ausgeprägte Vagus Lobus befindet sich kaudal der Crista cerebellaris. Zwischen dem paarigen Vagus Lobus liegt der rhombencephale Ventrikel. An die Medulla oblongata grenzt die Medulla spinalis.



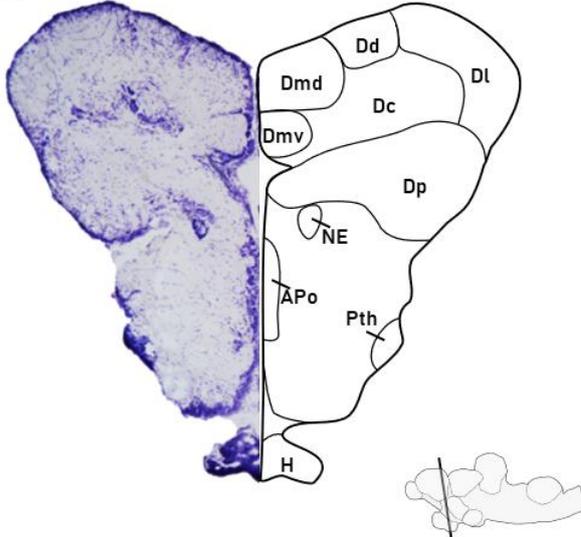
a



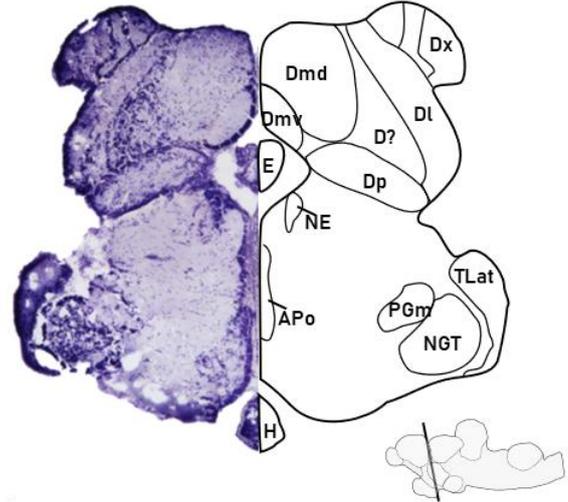
b



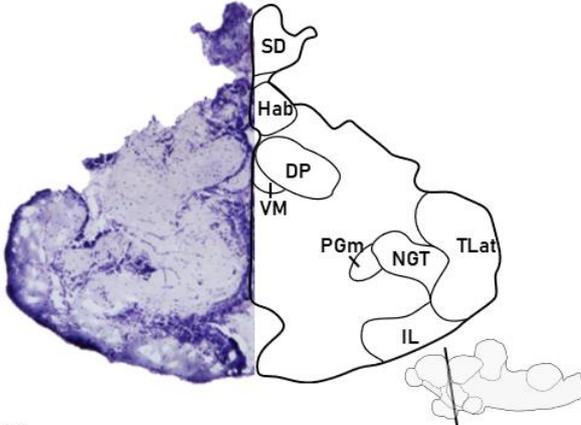
c



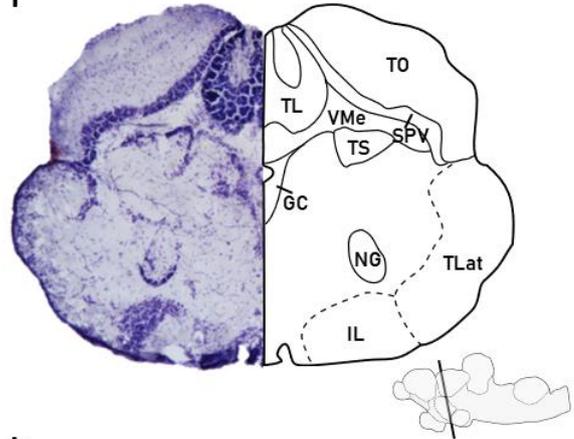
d



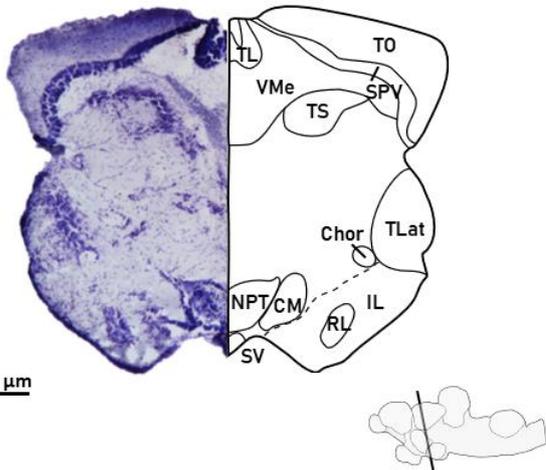
e



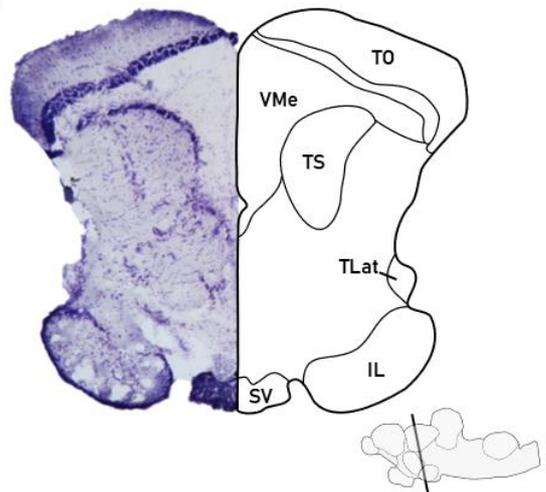
f



g



h



200 μ m

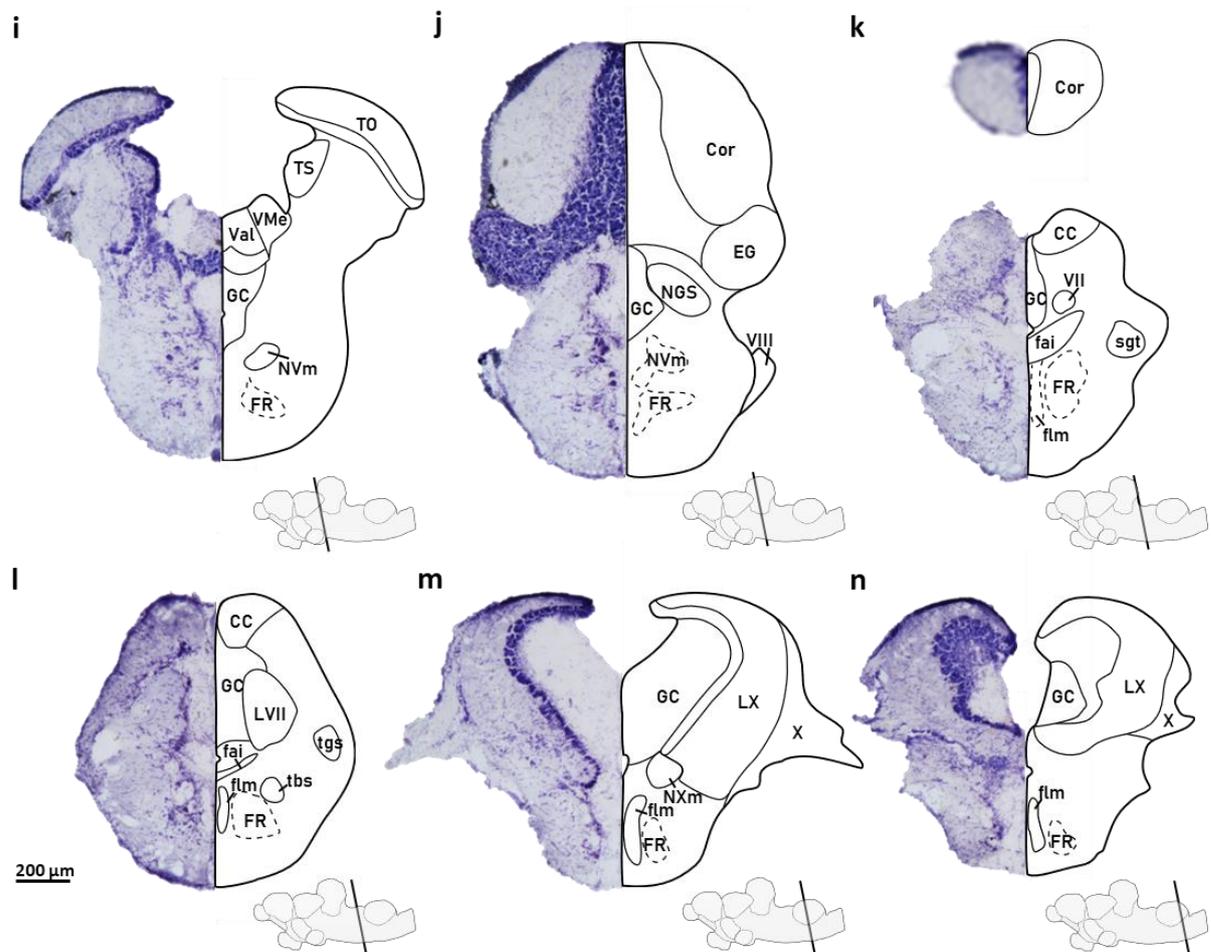


Abbildung 4.49: Kresylviolett Atlas von *Gobioides broussonnetii*

Dargestellt sind Kresylviolett gefärbte Querschnitte (links) und korrespondierende Strichzeichnungen (rechts) durch das Gehirn von *Gobioides broussonnetii* von a) rostral nach n) kaudal. Querschnitte durch das a-d) Telencephalon, e) Diencephalon, f-i) Mesencephalon und j-n) Rhombencephalon. Die Schnittebenen sind in der Zeichnung der Lateralansicht des Gehirns markiert. Maßstäbe 200 µm.

4.4.5 Dx Diversität innerhalb der Grundelfamilien

In Kapitel 4.3.1 wurde für Grundeln die Histologie einer neuen Struktur im dorsalen Telencephalon beschrieben, die Dx genannt wurde. Der Vergleich mit zahlreichen Actinopterygii hat gezeigt, dass dieses Gebiet einzigartig für die Gobiiformes ist.

Die Untersuchung der BFI Datensätze und die klassische Histologie haben gezeigt, dass der Dx bei fast allen betrachteten Spezies vorhanden war. Jedoch unterscheidet sich seine Histologie innerhalb der Familien. Dabei konnten sechs der acht Grundelfamilien neuroanatomisch untersucht werden. Aus der Familie der blinden Höhlengrundeln (Milyeringidae) und aus den Thalasseleotrididae standen keine Arten zur Verfügung, wodurch nicht klar ist, ob der Dx dort vorhanden ist oder nicht.



In Abb. 4.50 ist die Region des Dx bei *Rhyacichthys aspro* (Rhyacichthyidae) (Abb. 4.50 a), *Odontobutis obscurus* (Odontobutidae) (Abb. 4.50 b), *Tateurndina ocellicauda* (Eleotridae) (Abb. 4.50 c), *Oxyeleotris marmorata* (Butidae) (Abb. 4.50 d), *Valenciennesa puellaris* (Gobiidae) (Abb. 4.50 e) und *Mugilogobius sarasinorum* (Oxudercidae) (Abb. 4.50 f) dargestellt. Bei *R. aspro* (Abb. 4.50 a) ist im dorsalen posterioren Telencephalon keine Struktur zu erkennen, die dem Dx in seiner in Kapitel 4.3.1 beschriebenen Histologie entspricht oder zumindest ähnelt. Zudem lässt sich die Zellgrenze des Dl im dorsalen Bereich nur schwer erkennen. Aufgrund des Fehlens einer Dx-ähnlichen Struktur ist das benachbarte Areal des Dl der Dd. Dies deckt sich auch mit der Beschreibung von Bauchot et al. (1989). Im Dd liegen die Zellen kompakter als im Dl. Die Abgrenzung zum Dc ist aufgrund der größeren Zellen im Dc besser ersichtlich.

Ähnliches gilt auch für *O. obscurus*, wodurch für beide Familien nicht von einem Dx gesprochen wird. An den Dl grenzt bei *O. obscurus* jedoch eine wenig differenzierte Zellmasse, diese bildet aber keine Schichtung aus (Abb. 4.50 b). Dabei handelt es sich wie bei *R. aspro* wahrscheinlich um den Dd, der in diesen Arten eher gering ausgeprägt ist. Zudem gibt es keine Unterschiede in der Zellgröße zwischen den Zellen der benachbarten Areale (Abb. 4.50 b).

In *T. ocellicauda* besteht das medial des Dl liegende Kerngebiet aus verschiedenen Schichten (Abb. 4.50 c). Aufgrund der vorhandenen Schichtung wird diese Struktur als Dx bezeichnet. Der Dx unterscheidet sich medial vom Dd durch vertikale Zellgrenzen, bestehend aus kleinen uniformen Zellen (2-3 μm). Die Abgrenzung zum Dl erfolgt durch eine Änderung der Zellgröße von kleinen Zellen im Dx zu mittelgroßen Zellen (ca. 4-5 μm ; gekennzeichnet durch Pfeilspitzen) im Dl. Die einzelnen Untereinheiten bestehen dabei aus dichten vertikalen Zellreihen, die Bereiche mit wenigen Zellen und einem größeren Faseranteil umschließen. Der Dx der Eleotriden besteht aus drei Untereinheiten, die von medial nach lateral nummeriert wurden. Die Untereinheit 1 stellt die breiteste Einheit dar. Dabei ist die ventrale Region schmaler als die dorsale Region. Dorsal und lateral wird diese Untereinheit durch kleine gleichförmige Zellen begrenzt. Im dorsalen Bereich befinden sich zahlreiche Zellansammlungen, während im ventralen Bereich wenig gestreute Zellen liegen. Die ventrale Grenze zum Dc bilden mittelgroße Zellen (ca. 4-5 μm ; gekennzeichnet durch Pfeilspitzen) (Abb. 4.50 c). In der darauffolgende Untereinheit 2 ist der Neuropilanteil gering und das Zentrum besteht aus diffus gestreuten kleinen Zellen.



Bei *O. marmorata* zeigt diese Region eine deutlichere Gliederung auf (Abb. 4.50 d). Wie bei den Eleotriden besteht der Dx der Butidae ebenfalls aus drei Untereinheiten, jedoch sind diese durch eine stark ausgeprägte mittlere Untereinheit charakterisiert, welche aus auffällig horizontal angeordneten Zellreihen besteht. Untereinheit 2 wird von zwei gleichförmig und eindeutig abgrenzenden Untereinheiten flankiert. Während die mediale Untereinheit kaum Zellen enthält, weist die laterale Untereinheit viele diffus angeordnete Zellen auf. Dabei trennt eine kompakte Zelllinie den Dx vom Dl. Unterschiede in der Zellgröße zwischen Dx und Dl sind nicht vorhanden. Innerhalb des Dx von *O. marmorata* gibt es ebenfalls keine Unterschiede in der Zellgröße. Der Dx der Butiden hebt sich dabei histologisch von den Eleotriden durch die Zellanordnung der Untereinheit 2 ab.

Der Dx der Schwestergruppen Gobiidae und Oxudercidae zeigt wiederum eine andere Histologie auf, die auch Grundlage der Beschreibung in Kapitel 4.3.1 ist. Histologisch lässt sich der Dx der Gobiiden von dem Dx der Oxuderciden nicht unterscheiden. Das wurde auch durch den Vergleich der BFI Datensätze bestätigt. Diese beiden Familien zeigen einen stark differenzierten Dx, der in Fall von *V. puellaris* (Abb. 4.50 e) und *M. sarasinorum* (Abb. 4.50 f) aus vier Untereinheiten besteht. Charakteristisch für diese Untereinheiten sind dichte Zellreihen, die ein Neuropil umschließen. Je nach Schnittebene und Krümmung des Telencephalons, zeigt die Untereinheit 1 auch Zellen im Zentrum auf, wie bei *V. puellaris* angedeutet ist. Der Dx von *V. puellaris* und *M. sarasinorum* unterscheidet geringfügig in der Morphologie der Untereinheiten. Bei *V. puellaris* stellt sich die Untereinheit 2 als breite Untereinheit dar, während sie in *M. sarasinorum* deutlich schmaler im Vergleich zur Untereinheit 1 ist. Somit können Unterschiede zwischen den Verhältnissen der einzelnen Untereinheiten vorliegen. Zudem fällt auf, dass bei *M. sarasinorum* alle Zellen die gleiche Größe haben, während bei *V. puellaris* Größenunterschiede insbesondere in der Zellschicht zwischen der 3. und 4. Untereinheit vorliegen. Die Zellgröße in dieser Schicht beträgt ca. 10 µm (gekennzeichnet durch schwarze Pfeilspitzen), während die kleinen Zellen eine Größe von 2-3 µm aufweisen. In der 4. Neuropilschicht liegen mittelgroße Zellen mit einer Größe von 5-8 µm (gekennzeichnet durch weiß gefüllte Pfeilspitzen). Diese Unterschiede in der Zytoarchitektur sind in Kapitel 4.3.1 genauer beschrieben.

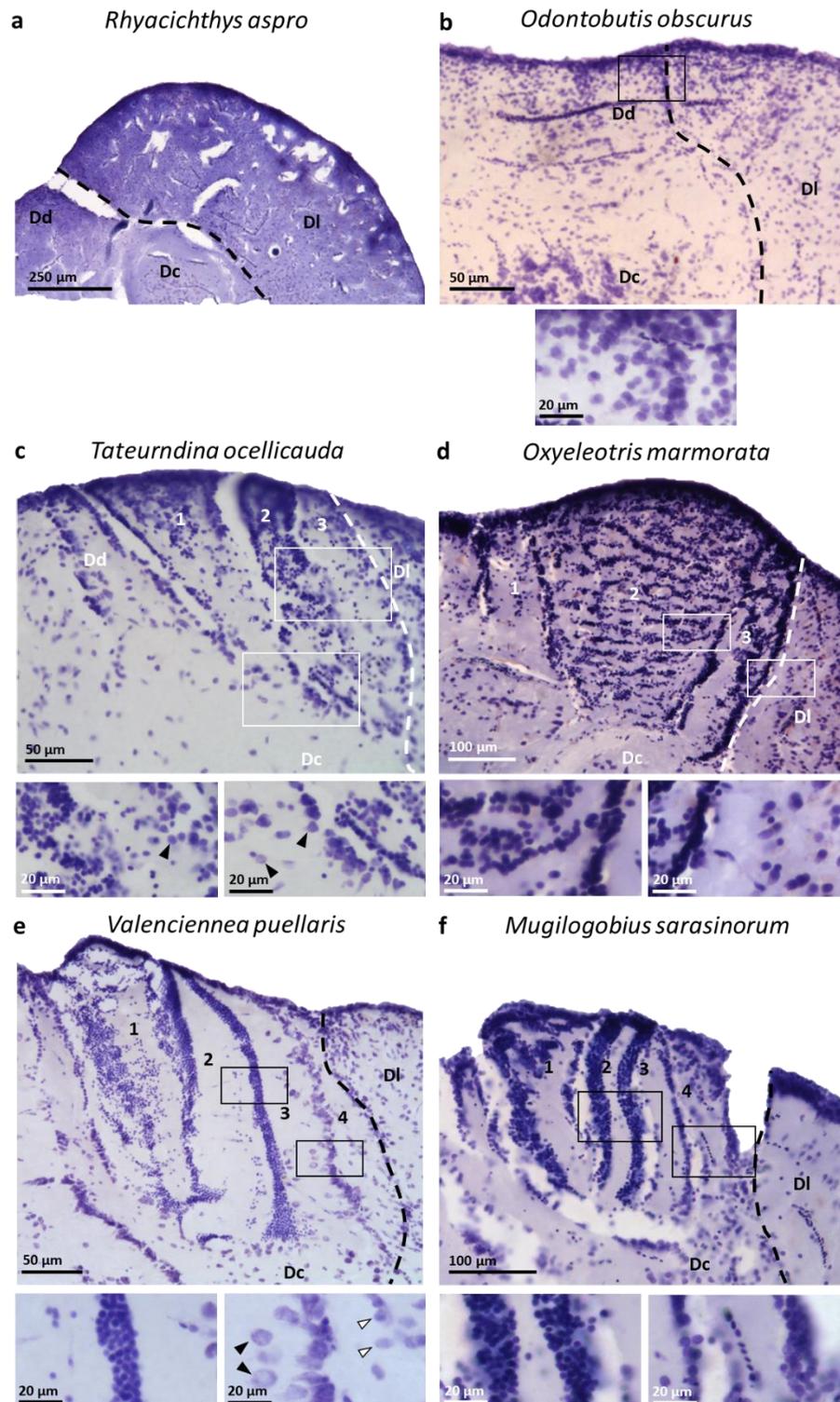


Abbildung 4.50: Dx Histologie der Grundelfamilien

Histologischer Vergleich des posterioren Telencephalons und des Dx bei den sechs untersuchten Grundelfamilien in systematischer Reihenfolge. a) *Rhyacichthys aspro* (Rhyacichthyidae), b) *Odontobutis obscurus* (Odontobutidae), c) *Tateurndina ocellicauda* (Eleotridae), d) *Oxyeleotris marmorata* (Butidae), e) *Valencienna puellaris* (Gobiidae) und f) *Mugilogobius sarasinorum* (Oxudercidae). Die Zytoarchitektur des Dx ist rechts als Detailaufnahme dargestellt. Größere Zellen sind durch Pfeilspitzen gekennzeichnet. Die markierten Zellen haben bei *T. ocellicauda* eine Zellgröße von 4-5 μm . Bei *V. puellaris* besitzen die durch weiß gefüllte Pfeilspitzen markierten Zellen eine Größe von 5-8 μm und die durch schwarze Pfeilspitzen gekennzeichneten Zellen eine Größe



Wird diese Beschreibung des Dx der verschiedenen Grundelfamilien auf den Stammbaum der Gobiaria übertragen, gibt es zwei Möglichkeiten für den Ursprung des Dx (Abb. 4.51). Entweder ist der Dx nach den Schwestergruppen Rhyacichthyidae und Odontobutidae entstanden, was bedeuten würde, dass alle übrigen sechs Familien diese Struktur besitzen, oder dieses Kerngebiet hat sich nach den Milyeringidae entwickelt, wobei es fraglich bleibt, ob die Thalasseleotrididae ebenfalls einen Dx besitzen. Der genaue Ursprung des Dx könnte nur vollständig geklärt werden, wenn sowohl das Gehirn der Milyeringidae, als auch der Thalasseleotrididae untersucht werden kann.

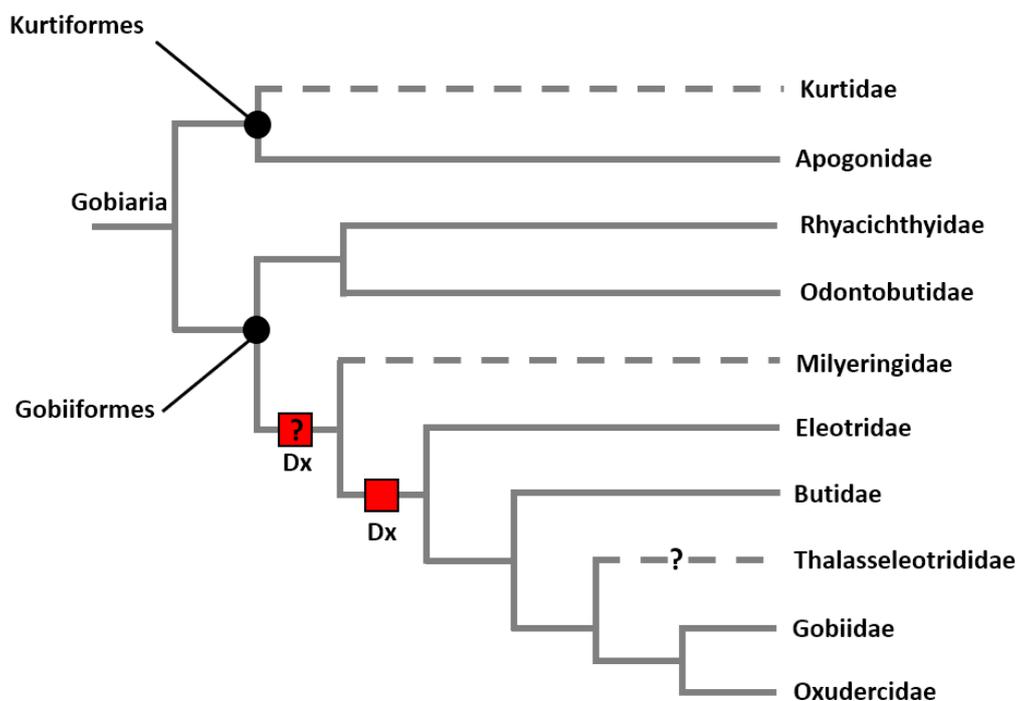


Abbildung 4.51: Ursprung des Dx

Systematische Darstellung der Gobiaria nach Nelson et al. (2016) und der beiden Möglichkeiten des Ursprungs des Dx. Gestrichelte Linien zeigen nicht untersuchte Familien an. Die Schwestergruppen Rhyacichthyidae und Odontobutidae besitzen den Dx nicht. Der mit einem Fragezeichen versehene roten Kasten markiert den ersten möglichen Ursprung des Dx, aufgrund des Fehlens einer Art aus der Familie Milyeringidae. Die alternative Hypothese basierend auf den histologischen Studien beschreibt den Ursprung des Dx ab der Familie Eleotridae (roter Kasten). Für die Familie Thalasseleotrididae liegt kein histologisches Material vor. Aufgrund der systematischen Position wird angenommen, dass der Dx präsent ist jedoch ist die Frage nach dem Vorhandensein nicht einwandfrei geklärt.



Kapitel 4.5: Volumenvergleich der Hirnareale dreier Arten der Gattung *Elacatinus* und ökologischer Phänotypen

4.5.1 VRT-Analyse aller *Elacatinus* Arten

Die VRT-Methode bietet sich an die Auswirkungen der unterschiedlichen Ökologie der drei *Elacatinus* Arten *E. evelynae* (Putzerfisch), *E. prochilos* (fakultativer Putzerfisch) und *E. chancei* („Schwammbewohner“) auf das Gehirn zu untersuchen. Der fakultative Putzerfisch *E. prochilos* kann zwei verschiedene Verhaltensweisen, sowie Ökologie einnehmen. Sie können sich als „Putzer“ betätigen oder Schwämme bewohnen. Diese beiden unterschiedlichen „Phänotypen“ werden hier als „Putzer“ und „Schwammbewohner“ Typ bezeichnet. Abb. 4.52 stellt die unterschiedliche Ökologie der drei *Elacatinus* Arten dar.

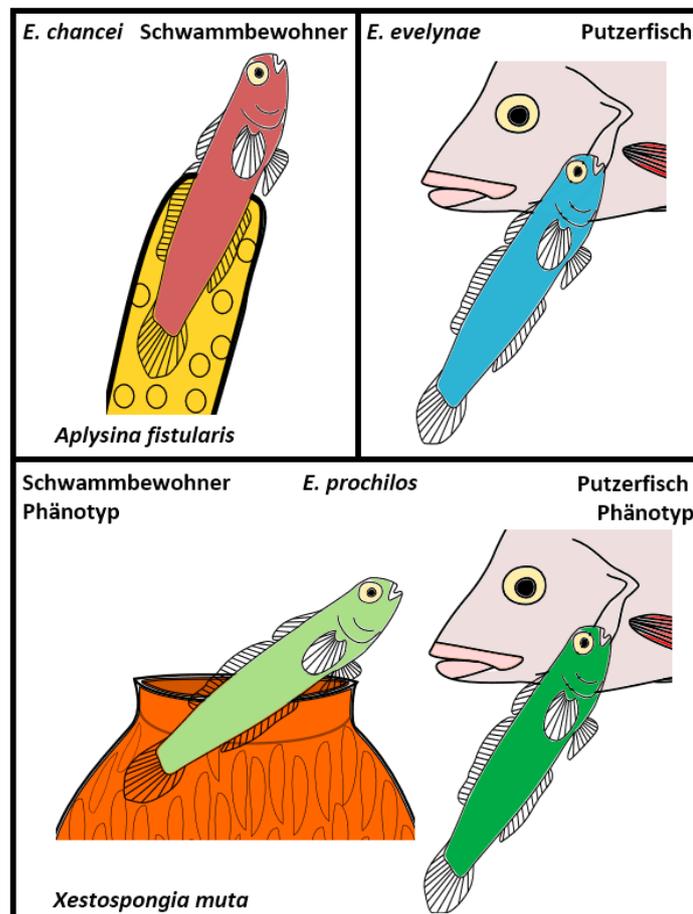


Abbildung 4.52: Ökologie der *Elacatinus* Arten und Phänotypen

Zeichnerische Darstellung der Ökologie der drei *Elacatinus* Arten *E. chancei*, *E. evelynae* und *E. prochilos*. *E. chancei* ist eine „schwammbewohnende Art“, die die Schwammart *Aplysina fistularis* bewohnt. *E. evelynae* ist ein obligatorischer „Putzerfisch“, der zur „Putzer“ Klade der Gattung *Elacatinus* gehört. *E. prochilos* ist ein fakultativer „Putzerfisch“, der ebenfalls zur „Putzer“ Klade gehört. Individuen dieser Art können entweder als „Schwammbewohner“ oder als „Putzer“ leben, die als „Schwammbewohner“ und „Putzer“ Phänotyp bezeichnet werden. *E. prochilos* „Schwammbewohner“ sind auf der Schwammart *Xestospongia muta* zu finden.



Die VRT-Methode wurde auf alle Kombinationen der Arten und Phänotypen angewendet. Es wurde jeweils eine Differenz-Matrix, sowie Säulendiagramme erstellt. Dargestellt ist die Differenz-Matrix der 21 Hirngebiete für *E. evelynae*/*E. chancei* (Abb. 4.52 a). Zwischen der „Putzer“ Spezies und der „Schwammbewohner“ Spezies liegt der größte Unterschied vor. Die Hirngebiete sind nach der durchschnittlichen Mittelwertdifferenz sortiert. Rote Felder zeigen ein größeres Verhältnis für die Art *E. evelynae* an und blaue Felder ein kleineres Verhältnis. Abb. 4.52 b stellt die korrespondierende p-Wert Matrix dar. Farblich hinterlegte Felder geben signifikante Unterschiede in den Verhältnissen an. Dunkelgrüne Felder repräsentieren Werte $< 0,00025$ und hellgrüne Felder Werte $< 0,05$. Die, auf den Mittelwert der Spalten der Matrix aus Abb. 4.52 a, reduzierten Daten sind als Säulendiagramm dargestellt (Abb. 4.52 c). Für die übrigen Kombinationen sind nur die Säulendiagramme in der gleichen Anordnung der Gebiete wie in den Abb. 4.52 a - Abb. 4.52 c abgebildet (Abb. 4.52 d-h).

Der Vergleich der „Putzer“ Art *E. evelynae* und der „Schwammbewohner“ Spezies *E. chancei* zeigt, dass der NG, IL, PTd, Dm und TO bei *E. evelynae* größer ist. Der NG, IL und das TO sind visuelle Gebiete. Die Funktion des PTd und Dm ist jedoch nicht klar. Im Gegensatz dazu sind die Gebiete TL, CC, TS und Hab kleiner. Mit Ausnahme der Habenula, dessen Funktion unbekannt ist, können allen Gebieten eine Rolle in Zusammenhang mit der Seitenlinie zugeordnet werden.

Die geringsten Unterschiede bestehen innerhalb der Art *E. prochilos*, wenn der „Putzer“ mit dem „Schwammbewohner“ Phänotyp verglichen wird (Abb. 4.52 d). In den übrigen Säulendiagrammen werden die beiden Phänotypen von *E. prochilos* mit *E. chancei* (Abb. 4.52 e- Abb. 4.52 f) und *E. evelynae* (Abb. 4.52 g - Abb. 4.52 h) verglichen. Diese zeigen, dass *E. prochilos* größere Unterschiede zu *E. chancei* aufweist und *E. evelynae* ähnlicher in den Hirngebieten ist. Vor allem in Bezug auf die visuellen und Seitenlinien Gebiete, die auch die Hauptunterschiede zwischen *E. chancei* und *E. evelynae* sind.



a

Elacatinus evelynae vs. *Elacatinus chancei*

	NG	IL	PTd	Dm	TO	CM	Tlat	FL	Dp	NPT	Val	Tel	Dx	Cor	Dy	VL	DI	Hab	TS	CC	TL
NG		-0,063	-0,083	-0,110	-0,130	-0,150	-0,145	-0,169	-0,174	-0,199	-0,204	-0,237	-0,257	-0,262	-0,280	-0,285	-0,298	-0,322	-0,313	-0,360	-0,402
IL	0,063		-0,035	-0,043	-0,050	-0,082	-0,087	-0,084	-0,093	-0,135	-0,184	-0,150	-0,171	-0,174	-0,213	-0,207	-0,224	-0,264	-0,239	-0,270	-0,327
PTd	0,083	0,035		-0,036	-0,052	-0,069	-0,062	-0,076	-0,095	-0,115	-0,120	-0,159	-0,179	-0,178	-0,200	-0,195	-0,208	-0,224	-0,229	-0,268	-0,309
Dm	0,110	0,043	0,036		-0,019	-0,041	-0,058	-0,034	-0,058	-0,080	-0,090	-0,112	-0,140	-0,163	-0,164	-0,189	-0,187	-0,192	-0,203	-0,257	-0,279
TO	0,130	0,050	0,052	0,019		-0,020	-0,024	-0,024	-0,039	-0,063	-0,068	-0,097	-0,118	-0,125	-0,144	-0,142	-0,162	-0,179	-0,177	-0,218	-0,263
CM	0,150	0,082	0,069	0,041	0,020		-0,007	0,001	-0,013	-0,044	-0,063	-0,067	-0,080	-0,102	-0,119	-0,123	-0,142	-0,165	-0,158	-0,203	-0,243
Tlat	0,145	0,087	0,062	0,058	0,024	0,007		-0,014	-0,004	-0,032	-0,082	-0,063	-0,094	-0,096	-0,117	-0,120	-0,139	-0,157	-0,153	-0,200	-0,240
FL	0,169	0,084	0,076	0,034	0,024	-0,001	0,014		-0,016	-0,040	-0,039	-0,081	-0,097	-0,103	-0,124	-0,127	-0,157	-0,140	-0,150	-0,190	-0,230
Dp	0,174	0,093	0,095	0,058	0,039	0,013	0,004	0,016		-0,021	-0,031	-0,054	-0,088	-0,104	-0,105	-0,120	-0,140	-0,144	-0,190	-0,221	-0,221
NPT	0,199	0,135	0,115	0,080	0,063	0,044	0,032	0,040	0,021		-0,005	-0,030	-0,051	-0,062	-0,083	-0,069	-0,097	-0,117	-0,114	-0,172	-0,201
Val	0,204	0,184	0,120	0,090	0,068	0,063	0,082	0,039	0,031	0,005		-0,042	-0,063	-0,057	-0,074	-0,067	-0,078	-0,084	-0,108	-0,120	-0,170
Tel	0,237	0,150	0,159	0,112	0,097	0,067	0,063	0,081	0,054	0,030	0,042		-0,020	-0,039	-0,051	-0,061	-0,070	-0,080	-0,140	-0,164	-0,164
Dx	0,257	0,171	0,179	0,140	0,118	0,080	0,094	0,097	0,088	0,051	0,063	0,020		-0,019	-0,017	-0,053	-0,047	-0,064	-0,059	-0,114	-0,143
Cor	0,262	0,174	0,178	0,163	0,125	0,102	0,096	0,103	0,104	0,062	0,057	0,039	0,019		-0,001	-0,015	-0,023	-0,045	-0,051	-0,094	-0,134
Dy	0,280	0,213	0,200	0,164	0,144	0,119	0,117	0,124	0,105	0,083	0,074	0,051	0,017	0,001		-0,029	-0,014	-0,027	-0,039	-0,092	-0,115
VL	0,285	0,207	0,195	0,189	0,142	0,123	0,120	0,127	0,120	0,069	0,067	0,061	0,053	0,015	0,029		0,002	-0,046	-0,028	-0,087	-0,119
DI	0,298	0,224	0,208	0,187	0,162	0,142	0,139	0,157	0,140	0,097	0,078	0,070	0,047	0,023	0,014	-0,002		-0,021	-0,013	-0,063	-0,093
Hab	0,322	0,263	0,224	0,192	0,179	0,165	0,157	0,140	0,142	0,117	0,084	0,077	0,064	0,045	0,027	0,046	0,021		-0,004	-0,049	-0,075
TS	0,313	0,239	0,229	0,203	0,177	0,158	0,153	0,150	0,144	0,114	0,108	0,080	0,059	0,051	0,039	0,028	0,013	0,004		-0,036	-0,079
CC	0,360	0,270	0,268	0,257	0,218	0,203	0,200	0,190	0,190	0,172	0,120	0,140	0,114	0,094	0,092	0,087	0,063	0,049	0,036		-0,039
TL	0,402	0,327	0,309	0,279	0,263	0,243	0,240	0,230	0,221	0,201	0,170	0,164	0,143	0,134	0,115	0,119	0,093	0,075	0,079	0,039	

b

Elacatinus evelynae vs. *Elacatinus chancei* p-Werte

	NG	IL	PTd	Dm	TO	CM	Tlat	FL	Dp	NPT	Val	Tel	Dx	Cor	Dy	VL	DI	Hab	TS	CC	TL
NG		0,055	0,006	0,023	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
IL	0,055		0,027	0,156	0,023	0,001	0,004	0,070	0,014	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
PTd	0,006	0,272		0,312	0,033	0,078	0,086	0,065	0,024	0,002	0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Dm	0,023	0,156	0,312		0,520	0,238	0,166	0,453	0,202	0,034	0,059	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
TO	0,000	0,023	0,033	0,520		0,487	0,284	0,500	0,219	0,077	0,125	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
CM	0,000	0,001	0,078	0,238	0,487		0,811	0,967	0,694	0,064	0,197	0,020	0,037	0,000	0,009	0,002	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000
Tlat	0,000	0,004	0,086	0,166	0,284	0,811		0,706	0,914	0,422	0,065	0,033	0,017	0,012	0,015	0,004	0,003	0,001	0,000	0,000	0,000
FL	0,000	0,070	0,065	0,453	0,500	0,967	0,706		0,763	0,417	0,455	0,034	0,033	0,016	0,017	0,010	0,002	0,007	0,000	0,000	0,000
Dp	0,000	0,014	0,024	0,202	0,219	0,694	0,914	0,763		0,628	0,525	0,125	0,035	0,022	0,026	0,011	0,005	0,012	0,000	0,000	0,000
NPT	0,000	0,000	0,002	0,034	0,077	0,064	0,422	0,417	0,628		0,917	0,345	0,269	0,052	0,059	0,141	0,031	0,006	0,002	0,000	0,000
Val	0,000	0,000	0,005	0,059	0,125	0,197	0,065	0,455	0,525	0,917		0,332	0,211	0,258	0,140	0,297	0,107	0,032	0,011	0,021	0,000
Tel	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,020	0,033	0,034	0,125	0,345	0,332		0,394	0,087	0,070	0,093	0,001	0,027	0,000	0,000	0,000
Dx	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,037	0,017	0,033	0,035	0,269	0,211	0,394		0,607	0,660	0,217	0,154	0,132	0,037	0,007	0,000
Cor	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,012	0,016	0,022	0,052	0,258	0,087	0,607		0,977	0,618	0,308	0,293	0,073	0,004	0,000
Dy	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,009	0,015	0,017	0,026	0,059	0,140	0,070	0,660	0,977		0,546	0,646	0,466	0,214	0,069	0,002
VL	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,002	0,004	0,010	0,011	0,141	0,297	0,093	0,217	0,618	0,546		0,951	0,433	0,416	0,017	0,005
DI	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,003	0,002	0,005	0,031	0,107	0,001	0,154	0,308	0,646	0,951		0,572	0,639	0,136	0,007
Hab	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,007	0,012	0,006	0,032	0,027	0,132	0,293	0,466	0,433	0,572		0,903	0,340	0,023
TS	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,002	0,011	0,000	0,037	0,073	0,214	0,416	0,639	0,903		0,300	0,000
CC	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,021	0,000	0,007	0,004	0,069	0,017	0,136	0,340	0,340		0,304
TL	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,002	0,005	0,007	0,023	0,000	0,304	

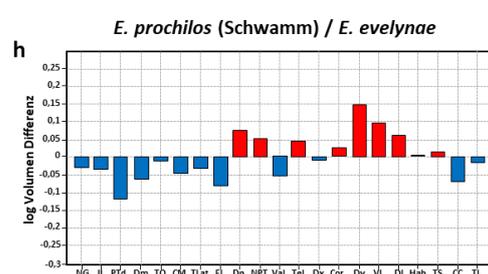
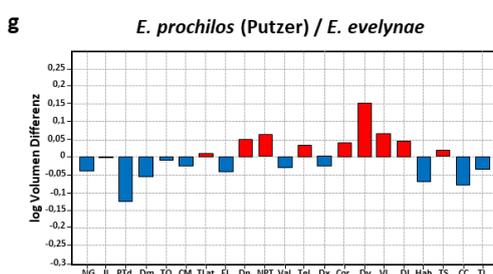
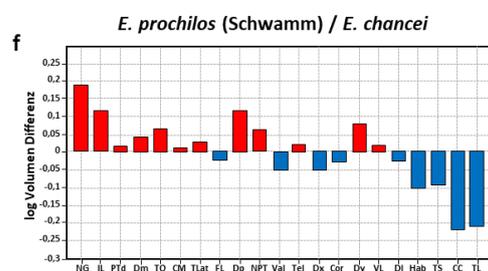
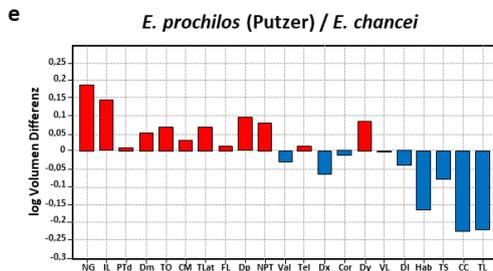
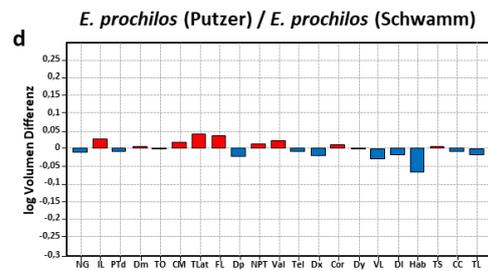
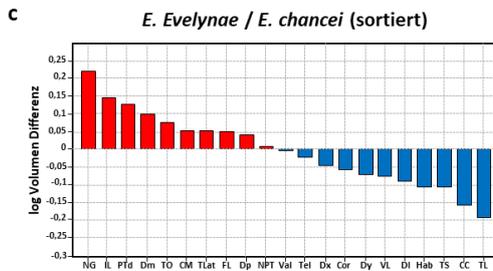




Abbildung 4.53: Ergebnisse der VRT-Analyse der *Elacatinus* Arten

a) Differenz-Verhältnismatrix von *E. evelynae* und *E. chancei*, die die detaillierten Unterschiede in den Verhältnissen der 21 Gehirngebiete zeigt, sortiert von den größten positiven Werten (roter Hintergrund) nach negativen Werten (blauer Hintergrund). Positive Werte bedeuten, dass das Hirngebiet bei *E. evelynae* größer ist. b) p-Werte der Matrix aus a). Hellgrüne Felder haben Werte $< 0,05$ und dunkelgrüne Felder repräsentieren Werte $< 0,00025$, der Bonferroni korrigierte Wert. c) Säulendiagramm der Mittelwerte für jede Spalte der Matrix in a), wodurch die Veränderungen in einem Gehirngebiet im Verhältnis zu allen anderen dargestellt sind. Die Kombinationen aller *Elacatinus* Gruppen sind in den Säulendiagrammen d-h) abgebildet. d) *E. prochilos* (Putzer) / *E. prochilos* (Schwamm), e) *E. prochilos* (Putzer) / *E. chancei*, f) *E. prochilos* (Schwamm) / *E. chancei*, g) *E. prochilos* (Putzer) / *E. evelynae* und h) *E. prochilos* (Schwamm) / *E. evelynae*. Positive Werte (rot) im Säulendiagramm repräsentieren größere Gebiete in der erstgenannten Gruppe und negative Werte (blau) kleinere Gebiete. Die Werte entsprechen \log_{10} Volumen Differenzen.

4.5.2 Hauptkomponentenanalyse aller *Elacatinus* Arten

Neben der VRT-Analyse wurde eine Hauptkomponentenanalyse (engl. PCA) durchgeführt, da diese Methode im Gegensatz zur VRT-Matrix einen Vergleich aller drei Arten und den zwei *E. prochilos* Phänotypen ermöglicht.

Die Komponenten 1-7 zeigen einen Eigenwert über 1, wodurch diese als relevante Komponenten gelten (Tab. 4.3). Dabei beschreibt die Komponente 1 (PC 1) knapp 22 % der Gesamtvarianz und die Komponente 2 (PC 2) nur noch ca. 12 %. Insgesamt sind die Varianzen der Komponenten eher gering.

Tabelle 4.4: Varianzen der Hauptkomponenten aller *Elacatinus* Arten

Tabellarische Auflistung der Eigenwerte, der Varianzen [%] und der kumulativen Varianzen [%] aller 21 Komponenten bei allen drei *Elacatinus* Arten.

alle <i>Elacatinus</i> Arten			
PC	Eigenwert	% Varianz	% kum. Varianz
1	4,60245	21,91600	21,91600
2	2,58638	12,31600	34,23200
3	2,29433	10,92500	45,15700
4	1,79580	8,55140	53,70840
5	1,29633	6,17300	59,88140
6	1,26157	6,00750	65,88890
7	1,05097	5,00460	70,89350
8	0,85940	4,09240	74,98590
9	0,78148	3,72130	78,70720
10	0,72487	3,45180	82,15900
11	0,63679	3,03230	85,19130
12	0,56636	2,69690	87,88820
13	0,43892	2,09010	89,97830
14	0,39970	1,90330	91,88160
15	0,34654	1,65020	93,53180
16	0,30212	1,43870	94,97050
17	0,27232	1,29670	96,26720
18	0,23661	1,12670	97,39390
19	0,22257	1,05990	98,45380
20	0,18062	0,86009	99,31389
21	0,14388	0,68515	99,99904



Der Eigenwert der Komponenten wird auch im Scree-Test abgebildet (Abb. 4.54 a), der ebenfalls als Mittel zur Bestimmung der wichtigen Hauptkomponenten gilt. Im Scree-Test lässt sich jedoch kein deutlicher „Knick“ erkennen, der für einen größeren Unterschied im prozentualen Eigenwert sprechen würde. Das Streudiagramm zeigt, dass sich die drei Arten *E. chancei* (schwarzes ungefülltes Quadrat), *E. evelynae* (rotes Plus) und die *E. prochilos* Phänotypen „Putzer“ (blauer gefüllter Kreis) und „Schwamm“ (grünes ungefülltes Dreieck) voneinander separieren lassen (Abb. 4.54 b). *E. chancei* isoliert sich dabei in der PC 1 (X-Achse) komplett von *E. evelynae* und *E. prochilos*. In der PC 2 (y-Achse) lassen sich *E. evelynae* und *E. prochilos* mit einer geringen Schnittmenge unterscheiden. Die beiden Phänotypen von *E. prochilos* zeigen keine separaten Punktwolken. Hohe positive Ladungen auf die Komponente 1 haben die Gehirngebiete Hab, TS, TL, CC, Cor und Val. Negativ der Dp, Dy, NG, IL, NPT, TO und TLat (Abb. 4.54 c). Bei der Komponente 2 sind es die Gebiete PTd, NG, IL, TO, TLat, Val und VL (positiv) und Tel, Dp, Dy, NPT, Cor und FL (negativ) (Abb. 4.54 d).

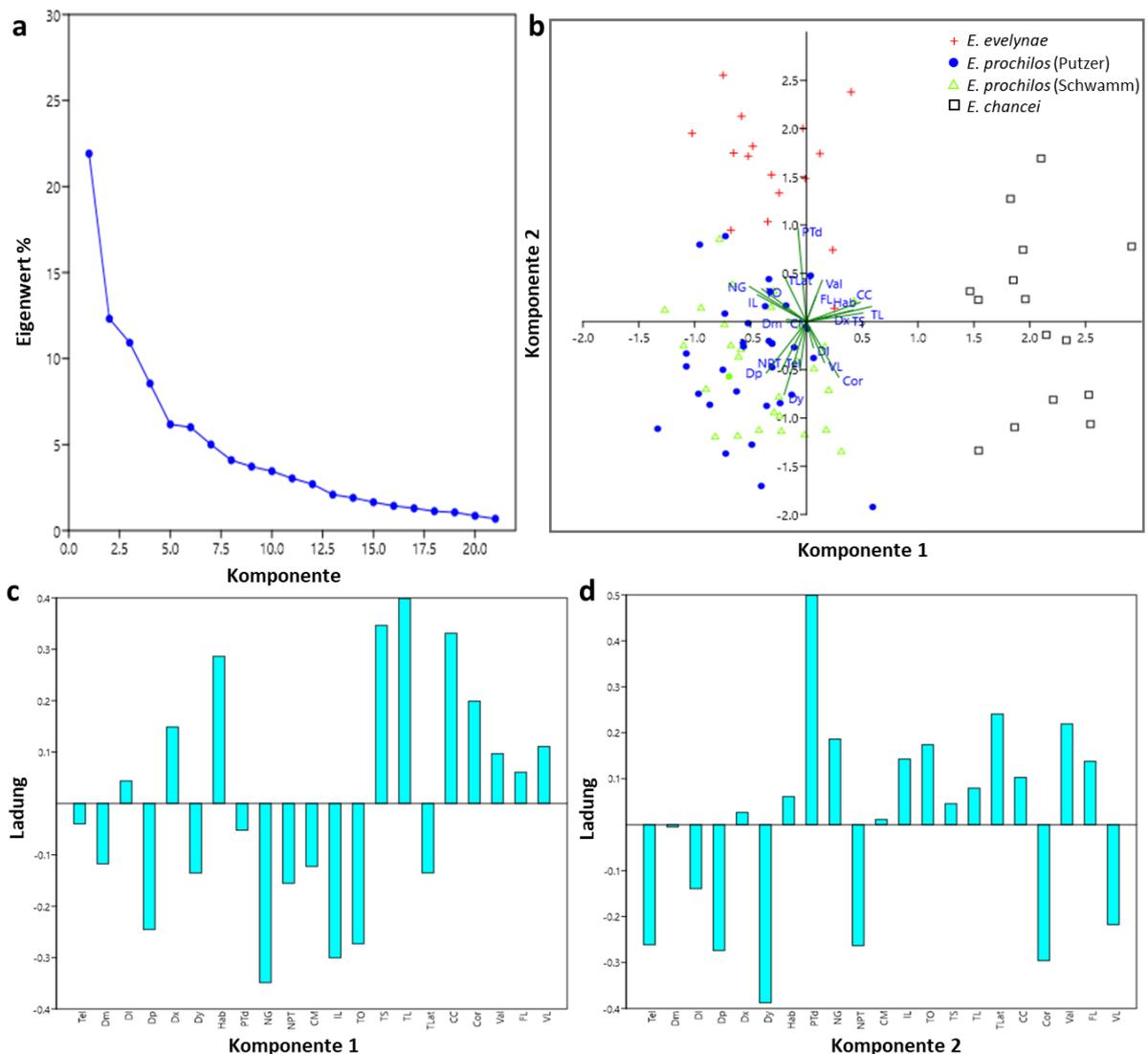


Abbildung 4.54: Ergebnisse der PCA aller *Elacatinus* Arten

Graphische Darstellung der Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse aller *Elacatinus* Arten als a) Scree-Test, der die Eigenwerte [%] der 21 Komponenten abbildet, b) Streudiagramm, bei dem die Ladungen der Komponente 1 (X-Achse) und der Komponente 2 (Y-Achse) aufgetragen sind. Die grünen Vektorlinien repräsentieren die Ladungen der Gehirngebiete und zeigen die Ladungsrichtung und die Ladungshöhe an. Den untersuchten Arten und Phänotypen sind jeweils ein Symbol und eine Farbe zugeordnet. Das rote Plus stellt *E. evelynae* dar, der blaue gefüllte Kreis *E. prochilos* (Putzer), das grüne ungefüllte Dreieck *E. prochilos* (Schwamm) und das schwarze ungefüllte Quadrat *E. chancei*. Die Ladungen der Komponente 1 c) und der Komponente 2 d) sind als Säulendiagramme abgebildet.

Die Hauptkomponentenanalyse von jeweils zwei Arten zeigt für die Kombination *E. evelynae* und *E. chancei* mit 31 % in der ersten Komponente die größte Varianz (Abb. 4.55 a). Über die ersten sechs Komponenten lassen sich rund 76 % der Gesamtvarianz erklären. Bei *E. prochilos* und *E. chancei* umfasst die erste Komponente rund 25 % der Gesamtvarianz (Abb. 4.55 b). Die geringe Varianz deutet daraufhin, dass diese beiden Arten sich ähnlicher sind. Die niedrigsten Werte von knapp 15 % sind bei *E. prochilos* und *E. evelynae* (Abb. 4.55 c), sowie den beiden



E. prochilos Phänotypen zu finden (Abb. 5.55 d), was bedeutet, dass die Hauptkomponentenanalyse wenig erfolgreich ist und es auch nur wenig Unterschiede zwischen den beiden Gruppen gibt.

PC	Eigenwert	% Varianz	% kum. Varianz
1	6,54403	31,16200	31,16200
2	2,76975	13,18900	44,35100
3	2,37762	11,32200	55,67300
4	1,66359	7,92190	63,59490
5	1,40926	6,71080	70,30570
6	1,20826	5,75360	76,05930
7	0,94630	4,50620	80,56550
8	0,73998	3,52370	84,08920
9	0,70839	3,37330	87,46250
10	0,60236	2,86840	90,33090
11	0,40924	1,94880	92,27970
12	0,35843	1,70680	93,98650
13	0,32461	1,54570	95,53220
14	0,24562	1,16960	96,70180
15	0,21044	1,00210	97,70390
16	0,17368	0,82707	98,53097
17	0,13388	0,63752	99,16849
18	0,09970	0,47477	99,64326
19	0,03792	0,18055	99,82381
20	0,02274	0,10829	99,93210
21	0,01420	0,06763	99,99973

PC	Eigenwert	% Varianz	% kum. Varianz
1	5,40781	25,75100	25,75100
2	2,61295	12,44300	38,19400
3	2,15179	10,24700	48,44100
4	1,73050	8,24050	56,68150
5	1,39267	6,63180	63,31330
6	1,05941	5,04480	68,35810
7	0,93610	4,45760	72,81570
8	0,80897	3,85220	76,66790
9	0,76103	3,62390	80,29180
10	0,68119	3,24380	83,53560
11	0,53689	2,55660	86,09220
12	0,45502	2,16680	88,25900
13	0,42351	2,01670	90,27570
14	0,40695	1,93790	92,21360
15	0,34192	1,62820	93,84180
16	0,30886	1,47080	95,31260
17	0,24309	1,15760	96,47020
18	0,23354	1,11210	97,58230
19	0,21252	1,01200	98,59430
20	0,16572	0,78914	99,38344
21	0,12956	0,61694	100,00038

PC	Eigenwert	% Varianz	% kum. Varianz
1	3,22750	15,36900	15,36900
2	2,53112	12,05300	27,42200
3	1,99622	9,50580	36,92780
4	1,63530	7,78710	44,71490
5	1,44324	6,87260	51,58750
6	1,31829	6,27760	57,86510
7	1,27368	6,06520	63,93030
8	1,25167	5,96040	69,89070
9	0,96440	4,59240	74,48310
10	0,87320	4,15810	78,64120
11	0,72214	3,43880	82,08000
12	0,67483	3,21350	85,29350
13	0,59264	2,82210	88,11560
14	0,50637	2,41130	90,52690
15	0,43706	2,08120	92,60810
16	0,35231	1,67760	94,28570
17	0,32646	1,55460	95,84030
18	0,28219	1,34380	97,18410
19	0,22180	1,05620	98,24030
20	0,21199	1,00950	99,24980
21	0,15758	0,75039	100,00019

PC	Eigenwert	% Varianz	% kum. Varianz
1	3,09638	14,74500	14,74500
2	2,32489	11,07100	25,81600
3	2,03337	9,68270	35,49870
4	1,80298	8,58560	44,08430
5	1,65444	7,87830	51,96260
6	1,44588	6,88520	58,84780
7	1,17872	5,61300	64,46080
8	1,09961	5,23620	69,69700
9	0,90892	4,32820	74,02520
10	0,78949	3,75950	77,78470
11	0,73565	3,50310	81,28780
12	0,67338	3,20660	84,49440
13	0,59502	2,83340	87,32780
14	0,54733	2,60640	89,93420
15	0,47717	2,27230	92,20650
16	0,39776	1,89410	94,10060
17	0,33796	1,60930	95,70990
18	0,29254	1,39300	97,10290
19	0,24334	1,15870	98,26160
20	0,20681	0,98481	99,24641
21	0,15834	0,75401	100,00042

Abbildung 4.55: Varianzen der PCA der verschiedenen *Elacatinus* Arten

Tabellarische Zusammenfassung der Eigenwerte, der Varianz [%] und der kumulativen Varianz [%] aller 21 Komponenten für die Kombination a) *E. chancei* / *E. evelynae*, b) *E. prochilos* / *E. chancei*, c) *E. prochilos* / *E. evelynae* und d) der *E. prochilos* Phänotypen „Putzer“ und „Schwamm“.



Die Abb. 4.56 stellt die Streudiagramme und die Ladungen der Komponenten 1 und 2 für alle Kombinationen der Arten dar. Abb. 4.56 a-c zeigen die Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse von *E. evelynae* (rotes Plus) und *E. chancei* (schwarzes ungefülltes Rechteck), der beiden Spezies mit den größten Unterschieden in der Hirnmorphologie. Im Streudiagramm sind die beiden Arten eindeutig voneinander getrennt (Abb. 4.56 a). In der PC 1 ähneln die Ladungen der Gebiete denen der PC 1 aller drei Arten (Abb. 4.56 b). Positive Ladungen der PC 2 betreffen hauptsächlich die telencephalen Strukturen, sowie die Val und den FL (Abb. 4.56 c). Die Arten *E. prochilos* (blauer gefüllter Kreis „Putzer“ und grünes ungefülltes Dreieck „Schwamm“) und *E. chancei* werden durch die PCA ebenfalls deutlich separiert (Abb. 4.56 d). Gebiete, die mit der visuellen Achse (TO, NG, IL) in Verbindung stehen, laden positiv auf die Komponente 1, während die Seitenlinien-assoziierten Kerngebiete (CC, TS, TL) negative Ladungen besitzen (Abb. 4.56 e). Die Ladungen der Komponente 2 sind ähnlich denen von *E. evelynae* und *E. chancei* (Abb. 4.56 f). Abb. 4.56 g zeigt das Streudiagramm der Arten *E. evelynae* und *E. prochilos*. Die Punktwolken dieser beiden Spezies sind nicht vollständig isoliert. Es gibt eine geringe Überschneidung dieser Datenpunkte. Deren Ladungen auf der PC 1 lassen sich nicht mehr anhand der sensorischen Systeme trennen. PTd, NG, IL, TL, TLat und Val haben hohe positive Ladungen und Tel, Dp, Dy, Cor und VL haben hohe negative Ladungen (Abb. 4.56 h). In der zweiten Komponente zeigen mit Ausnahme von CC, Cor, FL und VL alle Gebiete positive Ladungen auf (Abb. 4.56 i). Der Vergleich der beiden *E. prochilos* Phänotypen zeigt eine gemischte Punktwolke (Abb. 5.56 j), somit lassen sich diese beiden Gruppen nicht unterscheiden. In der PC 1 besitzen nur die vier Gebiete CC, Cor, FL und VL negative Ladungen (Abb. 4.56 k). Das Ladungsdiagramm der PC 2 zeigt hohe positive Werte für die Strukturen DI, Dx, TO und FL, während negative Werte für den PTd, CM, IL, TS und TLat vorhanden sind (Abb. 4.56 l).

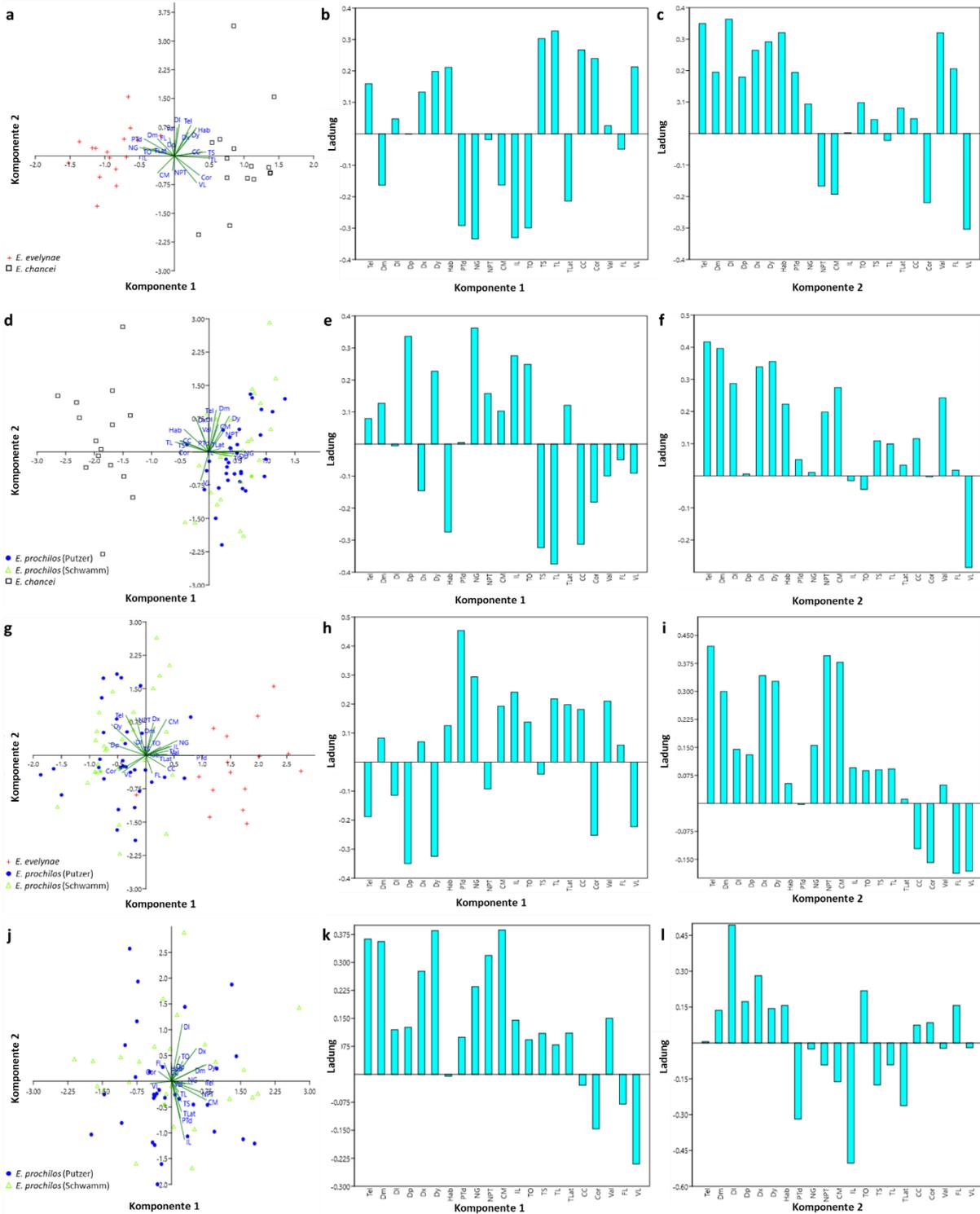


Abbildung 4.56: Streudiagramme und Ladungshistogramme der verschiedenen *Elacatinus* Arten

Graphische Darstellung der Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse der verschiedenen *Elacatinus* Arten. Dargestellt sind die Streudiagramme und die Ladungsdiagramme für die Komponenten 1 und 2 für die Kombination a-c) *E. evelynae* / *E. chancei*, d-f) *E. prochilos* / *E. chancei*, g-i) *E. evelynae* / *E. prochilos* und j-l) *E. prochilos*. Bei den Streudiagrammen sind die Ladungen der Komponente 1 (X-Achse) und der Komponente 2 (Y-Achse) aufgetragen. Die grünen Vektorlinien repräsentieren die Ladungen der Gehirngebiete und zeigen die Ladungsrichtung und die Ladungshöhe an. Den untersuchten Arten und Phänotypen sind jeweils ein Symbol und eine Farbe zugeordnet. Das rote Plus stellt *E. evelynae* dar, der blaue gefüllte Kreis *E. prochilos* (Putzer), das grüne ungefüllte Dreieck *E. prochilos* (Schwamm) und das schwarze ungefüllte Quadrat *E. chancei*.



Diese Unterschiede in den drei Arten decken sich mit den Ergebnissen der VRT-Matrix, bei der *E. prochilos* der „Putzer“ Art *E. evelynae* in der Hirnmorphologie ähnlicher ist und dass sich diese beiden Spezies von *E. chancei* in den Gehirnstrukturen, die mit der Seitenlinie und dem visuellen System assoziiert sind, unterscheiden. Weiterhin zeigt sich, dass sich die beiden *E. prochilos* Phänotypen nicht separieren lassen.

4.5.3 Geschlechtervergleich aller *Elacatinus* Arten

Zusätzlich zu dem Gruppenvergleich wurden auch mögliche Geschlechtsunterschiede innerhalb der drei Arten und den Phänotypen mit der VRT-Analyse untersucht. Für jede Kombination wurde je eine Differenz-Matrix berechnet, sowie ein Säulendiagramm erstellt. Dargestellt sind hier, aufgrund der Übersichtlichkeit, die Säulendiagramme (Abb. 4.57). Die Gehirnstrukturen sind, angesichts der geringen Unterschiede nicht nach den Gebieten mit der größten Variation angeordnet, sondern entlang der Hirnabschnitte von rostral nach kaudal. Unterschiede in *E. evelynae* betreffen den DI, Dy, PTd, Val, CC und VL (Abb. 4.57 a). Der DI, die CC und der VL sind bei den Weibchen größer, während der Dy, PTd und die Val in Männchen größer ist. In den restlichen Gebieten gibt es kaum Unterschiede.

In männlichen *E. chancei* ist das gesamte Telencephalon, sowie alle gemessenen telencephalen Areale kleiner als bei den Weibchen (Abb. 4.57 b). Zudem ist die Val der Weibchen größer. Die Strukturen TO, TL, TLat, NG, FL und VL sind bei den Männchen größer. Der Geschlechtsvergleich von *E. prochilos* zeigt die geringsten Unterschiede in der Hirnmorphologie (Abb. 4.57 c). Die Kerngebiete Dp, Hab, PTd und FL sind in den Männchen geringfügig größer, der NPT, CM und Cor kleiner. Der Vergleich von „Putzer Männchen“ und „Putzer Weibchen“ von *E. prochilos* zeigt positive Werte für die Gebiete Dp, Hab und TLat (größer in Männchen), sowie negative Werte für Dy, PTd, NPT und CM (kleiner in Männchen) auf (Abb. 4.57 d). Hauptsächliche Unterschiede zwischen den beiden männlichen Phänotypen befinden sich im Dm und TLat (Abb. 5.57 e). Die männlichen „Putzer“ haben einen größeren TLat, während der Dm im „Schwamm-bewohnenden Typ“ größer ist. Zwischen den Geschlechtern des „Schwamm-bewohnenden Typs“ gibt es kleinere Unterschiede im DI, CM und Cor (negative Werte) und in der CC und dem FL (positive Werte) (Abb. 5.57 f). Der Vergleich zwischen den beiden Weibchen Phänotypen ähnelt dem Muster des Männervergleichs. Im „Schwamm-bewohnenden Typ“ sind mit Ausnahme des Dy alle telencephalen Areale kleiner als im „Putzertyp“. Dafür sind der NPT, die Val und der FL beim



„Schwamm-bewohnenden Typ“ größer (Abb. 5.57 g).

Zwischen den Geschlechtern der Arten und der Phänotypen bestehen nur geringfügige Unterschiede in den Hirnstrukturen. Innerhalb der Art *E. prochilos* liegen die kleinsten Geschlechtsunterschiede vor. Die Kombinationen der Geschlechter in Verbindung mit den Phänotypen zeigen hingegen etwas größere Unterschiede. Somit kann ausgeschlossen werden, dass es Geschlechtsunterschiede in den Arten gibt.

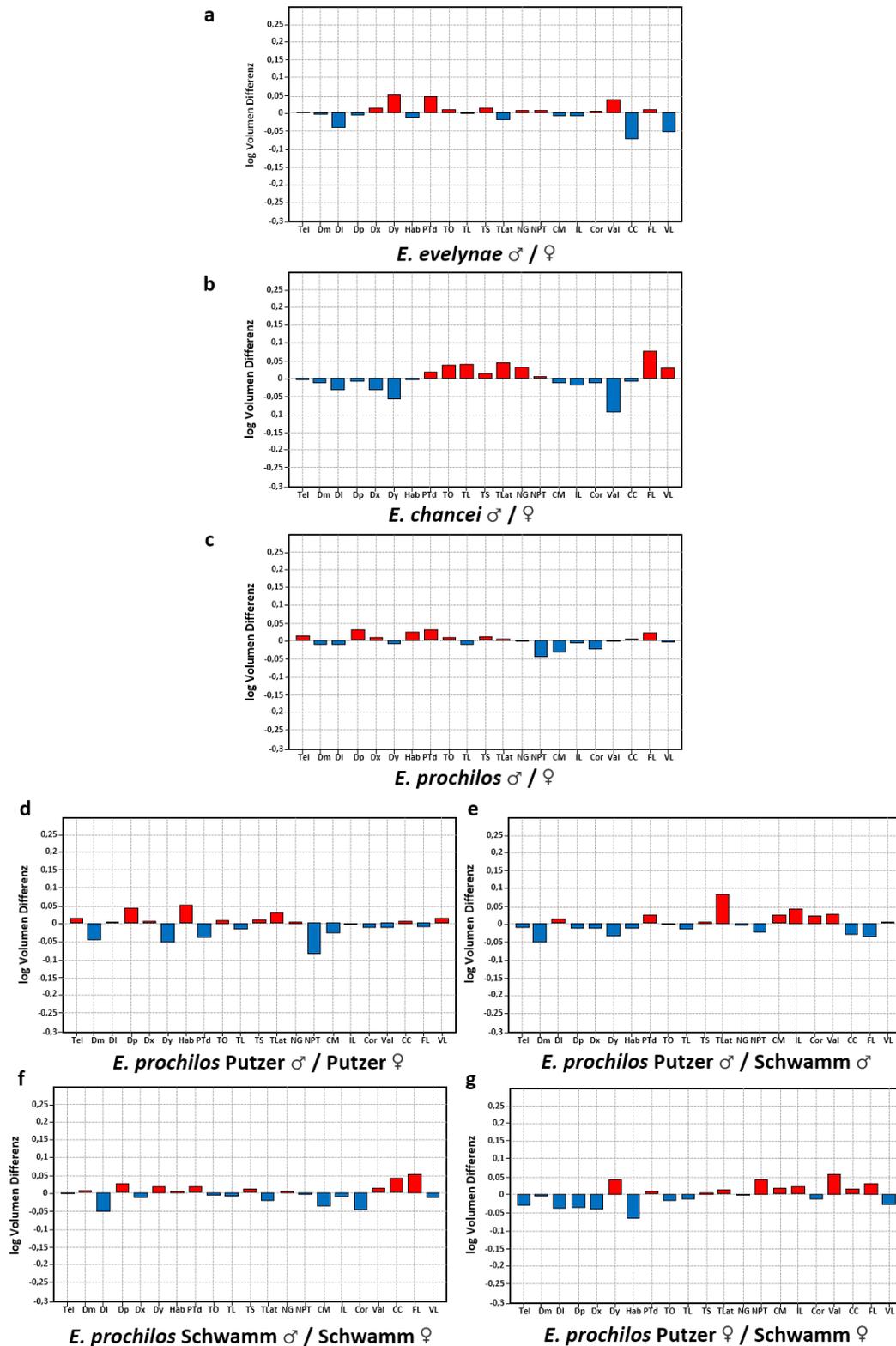


Abbildung 4.57: Säulendiagramme der Geschlechtsunterschiede der *Elacatinus* Arten

Graphische Darstellung der Volumenunterschiede der Geschlechter innerhalb der *Elacatinus* Arten und Phänotypen als Säulendiagramme. Geschlechtsunterschiede zwischen den Arten a) *E. evelynae*, b) *E. chancei* und c) *E. prochilos* und zwischen den *E. prochilos* Phänotypen d) Putzer ♂ / Putzer ♀, e) Putzer ♂ / Schwamm ♂, f) Schwamm ♂ / Schwamm ♀ und g) Putzer ♀ / Schwamm ♀. Positive Werte (rot) repräsentieren größere Gebiete in der erstgenannten Gruppe und negative Werte (blau) kleinere Gebiete. Die Werte entsprechen \log_{10} Volumen Differenzen.



5. Diskussion

5.1 Volumenunterschiede der Strahlenflosser

Rund die Hälfte aller Wirbeltiere sind Fische (Nelson et al., 2016). Charakteristisch für Fische ist ihr sehr hohes Maß an Diversität, sowie Variabilität in ökologischen Strategien und Verhaltensmustern. Diese Diversität spiegelt sich auch in der Anatomie des Gehirns der Fische wider (Edmunds et al., 2016; Ito et al., 2007; Kotrschal et al., 1998). Dabei stellen die Actinopterygii mit mehr als 30.000 Arten mit Abstand die größte Klasse der Fische dar. Zahlreiche Merkmale im Gehirn heben sie von den Knorpelfischen und den Fleischflossern, aus denen die Landwirbeltiere hervorgehen, ab. Trotz zahlreicher Unterschiede innerhalb der Strahlenflosser, zeigt das Gehirn zahlreiche konservierte Strukturen, die in allen Taxa auftreten. Ihre relative Größe könnte möglicherweise Aufschluss über die funktionale Diversität oder auch evolutionäre Trends innerhalb der Actinopterygii geben. In den meisten vorherigen Studien wurde nur das Volumen der extern gelegenen Hauptgebiete mittels des Ellipsoid-Modells geschätzt (Ullmann et al., 2010; White & Brown, 2015). Durch die Block Face Imaging Methode besteht die Möglichkeit Bilderstapel von Querschnittsserien zu erstellen und somit zusätzlich innere Kerngebiete zu messen.

Es ist leicht die absoluten Volumina der Hirngebiete zu erhalten, aber die relativen Volumina stellen Probleme dar. Wird das absolute Volumen eines Hirnareals durch das Gesamtgehirnvolumen geteilt, hängt dieses Gebiet auch von allen anderen Gehirngebieten ab, da das Gesamtgehirn die Summe aller Areale ist. Problematisch ist dies vor allem bei phylogenetischen Vergleichen. Die elektrosensorischen Mormyridae, z. B., haben ein extrem vergrößertes Cerebellum, das eine Verringerung der relativen Volumina der übrigen Gehirngebiete zur Folge hat, auch wenn in diesen Strukturen überhaupt keine Änderungen vorliegen. Bei einem direkten Vergleich mit anderen Gruppen würden dann diese Gebiete kleiner erscheinen und zu fehlerhaften Schlussfolgerungen führen. Daher wurde hier zur Auswertung der Volumendaten die, von Hofmann (2020) entwickelte, Verhältnismatrix (VRT-Differenz-Matrix) verwendet, anstatt des Gesamtgehirns als Referenz. Vorteile dieser Methode sind, dass sie kein Referenzvolumen benötigen und Skalierungsunterschiede entfernt werden (Hofmann, 2020). So können Hirnareale innerhalb von Gruppen gemittelt werden, sowie Gruppen auf verschiedenen Ebenen gebildet und verglichen werden. Auf diese



Weise besteht die Möglichkeit eine Mittelwert Matrix aller Fische zu erstellen von der die Matrix einzelner Arten, Familien oder Ordnungen subtrahiert werden kann, um so spezifische Veränderungen innerhalb der Fokusgruppe relativ zum Mittelwert zu identifizieren. Weiterhin können auch Gruppen aufgrund ökologischer oder morphologischer Merkmale gruppiert werden.

Der Vergleich aller Familien mit dem Mittelwert der Actinopterygii zeigt für manche Gebiete beachtliche Volumenunterschiede (Tab. 4.1). Während die basalen Actinopterygii bis zu den Elopomorpha stark vergrößerte Bulbi olfactori besitzen, sind die Siluriformes durch einen großen Facialis Lobus gekennzeichnet. In diesem Fall zeigt sich eine Korrelation mit der systematischen Position, jedoch trifft das nicht auf alle Hirnareale zu. Dennoch bleibt die große Frage, ob es eine phylogenetische Komponente gibt oder ob Veränderungen in Volumina durch die Ökologie beeinflusst werden. Deutlich wird dies in Abb. 4.19 c, in der die Otophysi mit den Acanthopterygii verglichen wurden. Die Otophysi besitzen einen größeren Bulbus olfactorius, Facialis Lobus und Crista cerebellaris. Eine ähnliche Matrix zeigt sich aber auch, wenn die Actinopterygii in Süß- und Salzwasserbewohner gruppiert werden. Das Ergebnis ist jedoch nicht verwunderlich, da nahezu alle Otophysi im Süßwasser leben. Innerhalb der Acanthopterygii ist das Verhältnis von Süß- und Salzwasserbewohnern ungefähr ausgeglichen. Werden nur die Acanthopterygii in Süß- und Salzwasserarten gruppiert, zeigt die Matrix ein vergleichbares Muster, woraus resultiert, dass die Süßwasserlebensräume größere chemosensorische Sinne begünstigt, sowie auch das Seitenliniensystem. Diese Anpassungen sind dabei unabhängig von der phylogenetischen Position. Zudem steht die Größe der Seitenlinie nicht mit dem Salzgehalt direkt in Verbindung, was zeigt, dass Korrelationen nichts mit kausalen Zusammenhängen zu tun haben. Die generellen Unterschiede zwischen Salz- und Süßwasserhabitaten bedingen eher die Differenzen im Seitenliniensystem. Süßgewässer sind oftmals ruhiger und hydrodynamisches Hintergrundrauschen ist reduziert. In tieferen Regionen erzeugen Oberflächenwellen erhebliches Hintergrundrauschen. Im Süßwasser und in marinen Lagunen sind windbedingte Oberflächenwellen geringer im Vergleich zur Freiwasser Zone an Korallenriffen. Ähnlich könnte es sich mit den chemisch-orientierten Sinnen sein. In ruhigeren Gewässern, im Vergleich zum turbulenten marinen Lebensraum, könnte die Gustatorik vorteilhafter bei der Futtersuche sein, während die Olfaktorik zur Orientierung oder Migration dient.



Eine Korrelation von ökologischen Parametern mit Gehirngebiet Volumen ist nicht ganz so leicht, da nicht für alle Arten Habitattypen oder Fortbewegungsstrategien definiert werden können. Als Annäherung für Ökotypen wird hier die Körpermorphologie verwendet. Dabei zeigen die Matrizen der Körperhöhe, der Schwanzflossenform und das Vorhandensein der Schwimmblase ähnliche Ergebnisse. Vergrößerte chemosensorische Sinne (OB, FL und VL), verringertes Seitenliniensystem (CC) und Cerebellum (Cer) korrelieren mit einer geringeren Körperhöhe, einer runden Schwanzflosse und dem Fehlen einer Schwimmblase. Diese Merkmale sind typisch für benthische Fische (Friedman et al., 2020; McCune & Carlson, 2004). Eine größere Schwanzflosse könnte ebenfalls mit einem Boden-assoziierten Lebensstil korrelieren und Hirnareale können sich gleichfalls anpassen. Schwache Zusammenhänge sind bei der Crista cerebellaris, Torus longitudinalis und dem Beginn der Rückenflosse, sowie der Augengröße vorhanden. Die Bedeutung für die Ökologie ist allerdings unbekannt. Entgegen der Erwartung gibt es keine Korrelation von Augengröße und Größe des Tectum opticums. Es gibt Spezies mit größeren Augen als Anpassung an Lebensräume mit schwachen Lichtverhältnissen, jedoch haben diese Arten nicht zwangsläufig bessere Sehstärken. Die größeren Augen ermöglichen nur einen größeren Lichteintritt ins Auge und der Sehnerv besitzt nicht mehr Axone.

Auch beim Facialis und Vagus Lobus besteht zwischen den primären gustatorischen Zentren und dem tertiären gustatorischen Kern, dem Torus lateralis, nicht immer eine Korrelation. Möglicherweise besitzt der Torus lateralis eine spezifische gustatorische Funktion, die nicht für alle Spezies mit großem Facialis oder Vagus notwendig ist. Alternativ besteht die Option, dass manche gustatorische Bahnen in anderen Arealen terminieren. Bei Welsen soll der Inferiore Lobus gustatorische Informationen erhalten (Herrick, 1905; Kanwal et al., 1988; Lamb & Caprio, 1993 a, b).

Neben den sensorischen Gebieten, besteht ein Zusammenhang zwischen Körpermorphologie und Cerebellum Größe. Das Cerebellum gilt als motorisches Zentrum und könnte somit aktive Schwimmer von Bodenbewohnern unterscheiden. Kassem et al. (1989) beschreibt ein kleines Cerebellum als Merkmal für bodenbewohnende Fische. Eine runde Schwanzflosse und das Fehlen der Schwimmblase korrelieren in mehreren Taxa unabhängig mit einem kleinen Cerebellum.



Das Fischgehirn gilt als hoch plastisches Organ und eine ganze Reihe Studien haben Veränderungen in Hirnarealen in Bezug auf verschiedene Aufzuchtbedingungen innerhalb von Spezies beschrieben (Fischer et al., 2015; Gonda et al., 2009a; Marchetti & Nevitt, 2003; Näslund et al., 2012). Daraus lässt sich vermuten, dass Änderungen in Gehirngebieten Reaktionen auf unterschiedlichen sensorischen Input verschiedener Habitats sind. Die große Anzahl oberflächlicher Chemorezeptoren bei Welsen benötigt größere Facialis Loben und das Gehirn reagiert auf diese Anforderungen plastisch. Fraglich bleibt, was die Proliferation der vermehrten Geschmacksrezeptoren auslöst. Zudem ist es einzigartig für Welse Geschmacksrezeptoren auf der gesamten Körperoberfläche zu besitzen, während sie bei anderen Fischen auf den Kopf begrenzt sind. Gibt es bei Welsen eine genetische Veränderung, die dieser Gruppe ermöglicht Geschmacksrezeptoren auf dem Körper zu haben, die zur Vergrößerung des Facialis Lobus führen und zeitgleich einen kryptischen, nicht visuellen Lebensstil bevorzugen? Favorisiert ein ruhigeres, Hintergrund-reduziertes hydrodynamisches Milieu in Süßwasser Lebensräumen die Vergrößerung der Seitenlinie? Es ist nur möglich Korrelationen zu finden, allerdings kann über die Gründe nur spekuliert werden.

In Anbetracht dessen lässt sich schlussfolgern, dass Unterschiede in den Volumina eher an die ökologischen oder physiologischen Anforderungen der Umwelt angepasst sind, anstatt, dass diese mit der Systematik korrelieren. Das zeigt der Vergleich aller untersuchten Actinopterygii Gruppen mit dem „Mittelwert Gehirn“. Vor allem in der Sensorik zeigt sich, dass Vergrößerungen dieser Regionen mehrmals in den Actinopterygii unabhängig voneinander vorkommen. Zudem lässt sich nur in wenigen Gruppen, wie z. B. den Welsen, ein bestimmtes Muster in den Volumina der Gebiete erkennen.

Die untersuchten Grundeln zeichnen sich im Vergleich zum „Mittelwert Actinopterygii Gehirn“ durch ein kleines Cerebellum, geringfügig größere Facialis Loben und einen vergrößerten Vagus Loben aus. Bei den meisten Grundeln ist die Crista cerebellaris kleiner. Jedoch gibt es mehrere Gruppen mit kleinem Cerebellum und kleiner Crista cerebellaris oder einem größeren Geschmackssystem. Also lassen sich Grundeln anhand der Volumina der Gehirngebiete nicht von den restlichen Strahlenflossern separieren.

5.2 Volumendiversität der Grundelgehirne

In Tab. 4.2 wurden die Volumina der Hirngebiete aller untersuchten Arten mit einer „Mittelwert Grundel“ verglichen. Die Strukturen mit der größten Diversität sind die



sensorischen Areale. In den meisten Gebieten gibt es, wenn überhaupt, nur geringe Abweichungen vom Mittelwert.

Bulbus olfactorius

Der Bulbus olfactorius zeigt mitunter die deutlichsten Unterschiede innerhalb der Gobiiformes. Hier fällt vor allem die Familie Butidae mit einem stark vergrößerten Bulbus auf. Dies ist auch in den Vergleichsmatrizen aller Familien ersichtlich (Abb. 4.40). Alle vermessenen Butiden besitzen von der Nasenöffnung ausgehend nasale Röhren, ähnlich den Flösslern. Bei diesen stellen sie eine Vergrößerung des Nasenepithels dar, wodurch die Oberfläche für Rezeptorzellen vergrößert ist, dessen Informationen im Bulbus verarbeitet werden. Die Butiden sind Süßwasserbewohner, die für Grundel Verhältnisse mit bis zu 60 cm recht groß werden können (Thacker, 2011; Zander, 2011) und sich oft als nachtaktive Jäger betätigen (Lam et al., 2014). Sie leben in seichten und dicht bewachsenen Gewässern (Dostine & Morton, 1989), wo sie in dämmerigen Zonen in Bodennähe auf ihre Beute lauern (Lam et al., 2014), zu der auch kleinere Fische gehören (Coates, 1992; Luong et al., 2005). Eine vergleichbare Verhaltensweise zeigen z. B. auch die Flössler. Im marinen Lebensraum, hingegen, repräsentieren die meist nachtaktiven Muränen das typische Verhalten eines Lauerjägers (Gerking, 1994). Deren Bulbus olfactorius ist sehr groß, was auf dem stark vergrößerten Riechepithel beruht (Yamamoto, 2017). Entweder besitzen sie ebenfalls röhrenförmige Verlängerung oder sie sind fächerartig vergrößert, wodurch sie wahre Geruchsspezialisten sind. Yamamoto (2017) vermutet daher eine positive Korrelation zwischen nächtlichem Jagdverhalten und Größe des Bulbus olfactorius. Dabei liegt näher, dass der große Bulbus olfactorius eher mit dem Jagdverhalten korreliert, anstatt mit der Nachtaktivität. Bei Vögeln jedoch wurde eine positive Korrelation zwischen nachtaktiven und dämmerungsaktiven Arten und der Größe des olfaktorischen Bulbus beschrieben (Healy & Guilford, 1990). Dabei dient der verbesserte Geruchssinn, der eine Vielzahl unterschiedlicher Funktionen besitzt (z. B. Futtersuche oder Orientierung), der Kompensation des verringerten Nutzens des Sehsinns.

Einen positiven Einfluss des Jagdverhaltens auf die Olfaktorik wurde von einigen Autoren beschrieben (Edmunds et al., 2016; Huber et al., 1997; Kassem et al., 1989; Wagner, 2002). Edmunds et al. (2016) vermuten z. B., dass der Geruchssinn beim Fressverhalten in Habitaten, in denen der Sehinn wenig vorteilhaft ist, begünstigt sein könnte, um Beute zu detektieren.



Der Bulbus olfactorius ist bei den Gobiiden, die hauptsächlich marine Arten repräsentieren, nahezu immer kleiner als der Durchschnitt. Die anderen drei Familien sind fast alles Süßwasserarten und der Vergleich von Salz- und Süßwasser bei den Acanthopterygii (Abb. 4. 19 e) hat das gleiche Muster gezeigt, wodurch der Unterschied zwischen den Familien, mit Ausnahme der Butidae, eher auf den Lebensraum zurückzuführen ist. Kassem et al. (1989) beschreiben ebenfalls einen kleinen Bulbus für Korallenriffgrundeln, was sich mit den Ergebnissen der Vergleiche mit den anderen Familien deckt. Zudem beschreiben sie einen vergrößerten Bulbus für Bewohner ruhigerer Gewässer, sowie für pelagische Jäger.

Tectum opticum

Das Tectum opticum stellt das visuelle Zentrum der Fische dar. Innerhalb der Grundeln gibt es kaum Unterschiede in dieser Region, mit Ausnahme von *Gobioides broussonnetii*, dessen Tectum stark verkleinert ist. Die Augen dieser Spezies sind stark reduziert und an den Lebensstil angepasst. Als Bewohner schlammiger und lichtschwacher Süß- bis Brackwasser Habitats (Mata-Cortés et al., 2004) ist das visuelle System wenig erfolgreich, sodass sich andere Sinnessysteme stärker ausgeprägt haben, wie das olfaktorische und gustatorische System. Eine starke Reduktion des Tectums wurde bereits auch für *Trypauchen vagina* beschrieben, die ein vergleichbares Habitat bewohnt (Kassem et al., 1989). Auch wenn die Augengröße nicht unbedingt mit der Tectum Größe korreliert (Abb. 4.20 f), scheint es bei *G. broussonnetii* diesen Zusammenhang dennoch zu geben. Im Vergleich der Familien fällt auf, dass die Butidae das kleinste Tectum opticum besitzen. Dies ist entweder auf ihre Nachtaktivität zurückzuführen, da Yamamoto (2017) ein ähnliches Muster für die Muränen beschreibt oder hängt mit ihrer Stellung in der Nahrungskette zusammen. Edmunds et al. (2016) vermuten eine Korrelation zwischen einem vergrößerten Bulbus olfactorius und einem verringerten Tectum opticum in einer höheren trophischen Position. Aufgrund ihrer Größe gehören die Butidae oft zu den Spitzen-Prädatoren in ihrem Lebensraum.

Zudem gibt es eine Tendenz, dass die Garnelen-assoziierten Grundeln und die Pfeilgrundeln ein etwas größeres Tectum besitzen. Grundeln, die in einer Symbiose mit Pistolenkrebsen der Familie Alpheidae leben, übernehmen die Funktion des Wachpostens, während der blinde Krebs die Höhle gräbt (Karplus, 2014). Das Überleben der beiden Symbiosepartner hängt demzufolge mutmaßlich von den visuellen Fähigkeiten der Grundel ab. Der genaue Zusammenhang dieser mutualistischen Beziehung ist aber noch nicht vollständig geklärt, also



auch nicht ob der Tod der Grundel einen negativen Einfluss auf den Knallkrebs besitzt (Karplus & Thompson, 2011).

Pfeilgrundeln sind freischwimmende Korallenriffbewohner und somit aktive Schwimmer, im Gegensatz zu den meisten anderen Grundeln am Korallenriff. Über die leicht positive Tendenz im Tectum opticum lässt sich aber nur spekulieren. Möglich wäre, dass das Leben in der Wassersäule dies begünstigt, dennoch ist die Anzahl der untersuchten Arten gering und die Tendenz nur schwach. Jedoch vermuten Kassem et al. (1989) und Bauchot et al. (1977) ebenfalls einen positiven Zusammenhang zwischen Tectum Größe und einem aktiven und pelagischen Lebensstil.

Eine positive Korrelation zwischen Bewohnern sandiger Untergründe und der Tectum Größe konnte hingegen nicht festgestellt werden, wie von White und Brown (2015) beschrieben.

Crista cerebellaris

Im Seitenlinienzentrum bestehen innerhalb der Gobiiformes ebenfalls größere Unterschiede. Die Familien Eleotridae und Butidae kennzeichnen eine große Crista cerebellaris. Innerhalb der Oxudercidae ist die Verteilung von schwach positiven und negativen Werten nahezu gleichmäßig verteilt. Auffällig ist, dass die sicydiinen Grundeln alle negative Werte besitzen. Diese Gruppe von oxuderciden Grundeln lebt in den Flusssystemen des Indopazifiks, wo sie schnellfließende bis ruhigere Regionen kleinerer Flüsse oder Bäche von Inseln besiedeln (Keith et al., 2015). Die Gattung *Stiphodon* ist im Unter- und Mittellauf der Flüsse zu finden (Keith et al., 2015), wo eine geringe bis mittlere Strömungsgeschwindigkeit herrscht. Mit Ausnahme von *S. maculidorsalis* ist die Crista cerebellaris dieser Gattung nur schwach negativ, was ein Indiz sein könnte, dass diese Art eher in der mittleren Zone zu finden ist, während die anderen möglicherweise den Unterlauf besiedeln. *Sicyopterus* Arten sind die Zonierung betreffend eher unspezifisch, da sie in allen Flussabschnitten auftreten (Keith et al., 2015). Die Werte der untersuchten Arten liegen im mittleren negativen Bereich der sicydiinen Grundeln, womit sie vermutlich eher im Mittellauf vorkommen. Die Gattung *Sicyopus* ist ebenfalls im Mittellauf, aber auch im Oberlauf ansässig (Keith et al., 2015), was sich auch in der Größe der Crista cerebellaris widerspiegelt. Der Wert für *S. zosterophorus* ist jedoch recht niedrig, was einen großen Raum für Interpretationen hinterlässt, ob es sich z. B. um eine individuelle Abweichung handelt, oder ob diese Art doch einen anderen Lebensraum bevorzugt. Ausschließlich im Oberlauf ist die Gattung *Lentipes* zu finden (Keith et al., 2015). Hier konnte nur eine Spezies



vermessen werden, deren Wert übersteigt nicht die Werte der anderen, was anhand der Zonierung zu vermuten wäre. Dennoch lässt sich die Tendenz erkennen, dass Bewohner von Habitaten mit einer niedrigeren Fließgeschwindigkeit eine besser ausgeprägte *Crista cerebellaris* besitzen, als Bewohner starker Strömungen. Diese Vermutung zeigt sich auch bei den Familien *Butidae* und *Eleotridae*, welche dicht bewachsene Zonen bevorzugen, wie z. B. die Mangrovenregion. Also Gebiete mit einem geringen hydrodynamischen Level. Es scheint, dass die *Crista cerebellaris* in Regionen mit gemäßigter Fließgeschwindigkeit vorteilhafter ist, als in schnellen Strömungen. Bei den zum großen Teil terrestrisch lebenden Schlammspringen ist die *Crista cerebellaris* stark reduziert, da sie an Land keine Verwendung für dieses Sinnessystem besitzen.

Ähnlich dem *Bulbus olfactorius* wird auch die Seitenlinie im Süßwasser bevorzugt, denn der größte Teil der *Gobiidae* besitzt eine kleine *Crista cerebellaris*. Auch der familiäre Vergleich zeigt für die *Gobiidae* in allen Matrizen ein negatives Verhältnis.

Vagus und Facialis Lobus

Das Geschmackssystem ist für manche Grundeln eines der wichtigsten Sinnessysteme (Kassem et al., 1989). Jedoch müssen die Größe der primären Loben nicht mit der Größe des sekundären oder tertiären Zentrums korrelieren. Der Vagus Lobus ist vor allem bei Arten vergrößert, die Substrat über die Kiemen nach kleineren Invertebraten oder anderen Futterobjekten filtern. Ein solches Verhalten ist bei mehreren Grundel Gattungen typisch. Beispiele hierfür sind die Mitglieder der Gattung *Valenciennea*, *Amblygobius*, *Signigobius* und *Gobioides* (Clark et al., 2000; Herler et al., 2011; Hernaman et al., 2009; Myers et al., 2019). Beim Facialis zeigt sich, dass der externe Geschmack bei den *Oxudercidae* tendenziell größer ist, jedoch sind die Unterschiede gering, woraus sich nicht ergibt, dass dieses System besonders beansprucht wird.

Cerebellum

Im Cerebellum gibt es innerhalb der *Gobiiformes* nur geringfügige Unterschiede, wie die Spalte des *Corpus cerebelli* zeigt. Auch beim Vergleich der Familien treten nur marginale Unterschiede auf. Bei der *Valvula cerebelli* hingegen, sind Abweichungen vorhanden. Eine große Diversität der *Valvula* wurde auch von Kassem et al. (1989) bereits beschrieben. Sie ordnen eine größere *Valvula* aktiveren Arten zu, während Bodenbewohner eine kleine *Valvula* besitzen. Die *Butidae* und die meisten *Oxudercidae* haben eine kleinere *Valvula* im Vergleich



zu den Gobiidae wie sich aus den Familienmatrizen erkennen lässt, ob dies mit einem weniger aktiven Lebensstil einhergeht ist bisher nicht geklärt.

Das Cerebellum gilt als motorisches Zentrum und soll bei benthischen Fischen generell eher kleiner sein (Kassem et al., 1989), doch warum dieser Unterschied zwischen diesen Arten besteht ist nicht klar.

5.2.1 Hauptkomponentenanalyse und Korrelationen

Die Hauptkomponentenanalyse hat einerseits gezeigt, dass eine Strukturierung der Daten nur mäßig erfolgreich war, was sich in den relativ niedrigen Varianzen der Komponenten widerspiegelt. Andererseits hat diese Analyse die Ergebnisse der Familienmatrizen und der Korrelationen der Gehirnstrukturen bekräftigt. Die Familie der Butidae besitzt ein kleineres visuelles System als die anderen Familien, dafür jedoch ein gutes Seitenliniensystem. Die Gustatorik spielt in den Butiden hingegen keine Rolle. In Bezug auf das gustatorische System gilt für die Eleotridae das Gleiche wie für die Butidae. Jedoch ist in den Eleotriden das visuelle System besser ausgeprägt als in den Butiden. Die Seitenlinie ist in den Eleotridae ebenfalls gut ausgeprägt. Zwischen den Oxudercidae und den Gobiidae zeigte die Matrix (Abb. 4.40 a) die geringsten Unterschiede. Dies wird in dem Streudiagramm (Abb. 4.44) durch die überschneidenden Datenpunkte abgebildet. Dabei zeigen die Oxuderciden eher die Tendenz zu einem größeren Seitenliniensystem und die Gobiiden zu einem ausgeprägteren visuellen System. In beiden Familien gibt es Arten bei denen der gustatorische Sinn eine größere Rolle spielt.

Bezüglich der Korrelationen (Abb. 4.41) hat sich ergeben, dass es einen negativen Zusammenhang zwischen den Hirnstrukturen des visuellen Systems und den Seitenlinienarealen gibt. Dies zeigt sich auch im Streudiagramm in der Hauptkomponentenanalyse. Während die visuellen Strukturen positiv auf die Komponente 1 laden, laden die Seitenlinien-assoziierten Gebiete negativ auf die erste Komponente. Zudem gibt es eine negative Korrelation zwischen der Olfaktorik und dem visuellen System und eine positive Korrelation zwischen der Olfaktorik und der Seitenlinie. Diese Zusammenhänge konnten aufgrund fehlender Werte für den Bulbus olfactorius in der Hauptkomponentenanalyse nicht untersucht werden.

Beim histologischen Vergleich der gustatorischen Areale Vagus Lobus, Sekundärer gustatorischer Nukleus und Torus lateralis von fünf verschiedenen Strahlenflosser Arten



(Kapitel 4.3.5) zeigte sich ebenfalls, dass es nicht immer eine strenge Korrelation zwischen primären, sekundären und tertiären Gebieten gibt. Vor allem der stark entwickelte Torus lateralis der Grundel spricht dafür, dass diesem Gebiet möglicherweise eine bedeutendere Funktion in der Verschaltung von gustatorischen Informationen zukommt, bzw. andere unbekannte Funktionen besitzt. Funktionen, die in den anderen Spezies keine, bzw. eine geringere Rolle spielen.

5.2.2 Sonderfall *Gobioides broussonnetii*

Eine Art die in der Tab. 4.2 besonders auffällt ist *Gobioides broussonnetii*. *G. broussonnetii* weist einen hohen Grad der Spezialisierung auf, da sie die meisten Unterschiede zum „Mittelwert Grundelgehirn“ aufzeigt. Das Gehirn von *G. broussonnetii* weicht in seiner externen Morphologie zudem deutlich von den anderen Spezies ab. Es ist eher langgestreckt und auf dem Hirnstamm dominiert der Vagus Lobus, dessen Volumen die des Tectums übertrifft. Aus der 3D Rekonstruktion geht hervor, dass der Torus lateralis gleichgroß bzw. größer als der Inferiore Lobus ist. Zudem ist der Bulbus und die Crista cerebellaris groß, aber dafür sind die Valvula, der Inferiore Lobus und Nucleus glomerulosus extrem klein. Den beiden letzteren Gebieten wird eine Verarbeitung von visuellen Informationen (Ahrens & Wullimann, 2002; Northcutt & Wullimann, 1988; Rink & Wullimann, 1998; Sakamoto & Ito, 1982) nachgesagt, was im Zusammenhang mit dem stark reduzierten Tectum stehen könnte. Der reduzierte Sehsinn steht möglicherweise in Verbindung mit der Lebensweise von *G. broussonnetii*. Diese Art bewohnt schlammige Untergründe stark getrübler Gebiete in der Nähe von Seegraswiesen (Mata-Cortés et al., 2004), ein Habitat in der das visuelle System aufgrund von Wassertrübung vermutlich wenig vorteilhaft ist. In Lebensräumen, in denen eine visuelle Orientierung nicht möglich ist, kann eine olfaktorische Orientierung bevorzugt werden, weswegen der Bulbus bei *G. broussonnetii* gut ausgeprägt sein könnte. Das zeigt sich auch in dem stark entwickelten Dp des Telencephalons, der als das Eingangszentrum der olfaktorischen Bahnen des Bulbus olfactorius gilt. Neben der Olfaktorik ist auch die Gustatorik besonders stark ausgeprägt wie sich an dem vergrößerten Vagus Lobus und dem Torus lateralis zeigt. Im histologischen Atlas zeigt sich weiterhin, dass der tertiäre gustatorische Kern, der bei den Volumenmessungen nicht berücksichtigt wurde, groß ist. Inwiefern jedoch die vergrößerten gustatorischen Gebiete mit dem reduzierten visuellen Sinn in Verbindung stehen ist nicht geklärt, da die Gustatorik als internes Sinnessystem unabhängig von den



externen Sinnessystemen ist. Dies zeigte sich beim Vergleich der internen und externen Sinnessysteme (Kapitel 4.4.3).

5.2.3 Volumen und Ökologie

Sowohl der Vergleich aller Arten mit der „Mittelwert Grundel“, als auch die Familienvergleiche zeigen, dass es eine gewisse Volumendiversität in der Ordnung Gobiiformes gibt. Visualisiert werden die Volumenunterschiede insbesondere in den sensorischen Hirngebieten in den 3D Rekonstruktionen der Gehirne verschiedener Grundeln (Abb. 4.38). Unter Grundeln gibt es einige Geschmacksspezialisten, aber auch olfaktorisch orientierte Arten. Die Seitenlinie der Grundeln ist aufgrund des fehlenden Kanalsystems (Nelson et al., 2016) im Vergleich zu anderen Fischgruppen schwach ausgeprägt, jedoch in Süßwasserarten noch besser als bei marinen Bewohnern.

Mit wenigen Ausnahmen sind Grundeln benthische oder benthopelagische Fische, wodurch sich vermutlich erklären lässt, weshalb es innerhalb des Cerebellums kaum Unterschiede gibt. Für einen Vergleich von pelagischen und benthischen Grundeln, müssten weitere Arten volumetrisch vermessen werden, um einen möglichen Unterschied zwischen diesen beiden Lebensweisen zu identifizieren.

Die Unterschiede in den Volumina der Grundeln sind nicht immer systematisch gekoppelt und repräsentieren eher den ökologischen Einfluss, ähnlich der vergleichenden Untersuchung der Actinopterygii. Der Effekt ökologischer Einflüsse auf das Gehirn wie Habitat Komplexität (Pollen et al., 2007; Shumway, 2008), Lebensraum (Kotrschal et al., 1998; Yoshida et al., 2020) oder der Einfluss der Gezeiten (White & Brown, 2015) wurde bereits in mehreren Studien beschrieben. Diese Untersuchungen zeigen, dass sich Gehirnstrukturen plastisch an die gegebenen Anforderungen anpassen, wie z. B. ein geringeres Cerebellum und Telencephalon Volumen in weniger komplexen Habitaten (Shumway, 2008).

Die volumetrischen Vergleiche der Grundelfamilien untereinander mittels der VRT-Matrix ähneln den ökologischen Vergleichen der Actinopterygii. Sie bilden eher die Unterschiede zwischen den ökologischen Gegebenheiten zwischen Salz- und Süßwasserhabitaten ab. Wobei bei der Interpretation einer Matrix, in der die Hälfte der Gebiete größer und die andere Hälfte kleiner ist, beachtet werden muss, dass solch eine Matrix wenig aussagekräftig ist. Diese volumetrische Untersuchung der Gobiiformes belegt, dass Volumenmessungen eine gute Methode sind, um die sensorischen Areale des Gehirns zu betrachten, jedoch für die anderen



Strukturen wenig Aufschluss bieten. Zu viele Fragen bleiben so ungeklärt, wie z. B. warum das Volumen sekundärer und tertiärer gustatorischer Kerne nicht immer mit den primären Zentren korrelieren oder welche Bedeutung z. B. die hypothalamischen Kerngebiete besitzen. Es ließen sich auch in dieser Gruppe kaum Zusammenhänge für diese Gebiete zwischen Ökologie, Verhalten oder Systematik finden.

5.2.4 *Elacatinus* Phänotypen

Die Gattung *Elacatinus* besteht aus zwei distinkten phylogenetischen Kladen, wobei die eine hauptsächlich „Putzer“ Spezies beinhaltet und die andere aus „Schwamm-bewohnenden“ Arten besteht (Colin, 2010; Rüber et al., 2003; Taylor & Hellberg, 2005). „Putzer“ Arten leben auf Korallen oder anderen Substraten, mit Ausnahme von Schwämmen und unterhalten sog. „Putzerstationen“. Dort entfernen sie Ektoparasiten von größeren Fischen (Côté & Soares, 2011). Die andere Gruppe sind Bewohner von Vasen- oder Röhrenschwämmen, in denen sie sich von Mikroinvertebraten im Schwammgewebe ernähren (Whiteman & Côté, 2002). In der Art *E. prochilos* treten diese beiden Verhaltensweisen innerhalb einer Art auf (Whiteman & Côté, 2002; 2004). Aufgrund dessen stellt diese Gattung ein hervorragendes System zur Untersuchung der Evolution des Gehirns auf Artniveau dar, indem der Einfluss von Verhalten und Ökologie auf die Gehirnmorphologie untersucht wird.

Als Vertreter der „Putzer“ Spezies wurde die Art *E. evelynae* untersucht. *E. chancei* repräsentiert die „Schwamm-bewohnende“ Spezies. Dabei stellte sich die Frage, ob das relative Volumen verschiedener Hirnstrukturen innerhalb von *E. prochilos* konserviert ist oder eine Anpassung ans Habitat und/oder das Futterverhalten ist. Entgegen der Hypothese, dass der „Putzer“ Phänotyp von *E. prochilos* mehr der „Putzer“ Spezies *E. evelynae* und der „Schwamm“ Phänotyp eher der „Schwamm-bewohnenden“ Spezies *E. chancei* ähnelt, zeigt sich, dass *E. prochilos* der nahe verwandten Spezies *E. evelynae* ähnlicher ist. Die beiden Phänotypen von *E. prochilos* hingegen zeigten kaum Unterschiede, trotz verschiedener Lebensweisen. Im Gegensatz dazu betreffen die gefundenen Unterschiede in den relativen Volumen der Hirnareale der „Putzer“ Klade (*E. prochilos* und *E. evelynae*) und der „Schwamm-bewohner“ (*E. chancei*) das visuelle System und die Seitenlinie. In den Putzerfischen sind die Gebiete, die mit der Verarbeitung von visuellem Input in Verbindung stehen, vergrößert, während Strukturen, die mit der Seitenlinie assoziiert sind, kleiner sind. Zur visuellen Achse gehört der Nucleus glomerulosus, das Tectum opticum und der Inferiore



Lobus. Tectale Projektionen erreichen den Nucleus glomerulosus (Luiten, 1981), der wiederum zum Inferioren Lobus projiziert (Ahrens & Wullimann, 2002). Das Tectum opticum gilt als primäres visuelles Zentrum der Fische und bei Fischen, die sich eher visuell orientieren, ist dieses Gebiet vergrößert (Keagy et al., 2018). Auffällig dabei ist, dass der größte Unterschied im Nucleus glomerulosus auftritt und nicht im Tectum opticum. Die Größe des Tectums spielt nicht bei allen Arten der Verarbeitung von visuellen Informationen eine Rolle. Es steht in Verbindung mit der Sehschärfe (Rahmann et al., 1978) und möglicherweise auch mit anderen speziellen Aufgaben. Der Nucleus glomerulosus erhält Projektionen vom Nucleus corticalis (Wullimann & Roth, 1992), dessen Zellen auf kleine bewegliche Objekte reagieren (Rowe & Beauchamp, 1982). Aufgrund von Projektionen des Nucleus corticalis zum Nucleus glomerulosus wird vermutet, dass es sich bei den beiden Kernen um ein System handelt, dem eine Funktion bei der Erkennung von Objekten zu kommt (Wullimann & Roth, 1992). Somit ist der Nucleus glomerulosus womöglich besser geeignet bei der Objektwiedererkennung, die besonders bei Putzerfischen von Bedeutung sein könnte.

Auf der anderen Seite besteht das Seitenliniensystem aus den Gebieten Torus semicircularis, Crista cerebellaris und Torus longitudinalis. Akustische und mechanosensorische Informationen der Seitenlinie werden im Torus semicircularis verarbeitet (Meek & Nieuwenhuys, 1998; Wullimann et al., 1996). Auf der Ebene des Hirnstamms wird die Seitenlinien Information in der Crista cerebellaris prozessiert, die als Teil eines adaptiven Filters wirkt. Im Mittelhirn liegt der Torus longitudinalis, der bei der Koordination von Seitenlinien- und visuellen Informationen behilflich ist (Meek, 1992). Das Ausmaß der Unterschiede ist in einer Größenordnung von einem Anstieg von 66 % für ein kleines individuelles Kerngebiet (Nucleus glomerulosus), aber die kombinierten positiven und negativen Differenzen in der visuellen/Seitenlinien Achse erreichen 250 %. Diese Abweichungen sind vermutlich an die Habitat Nutzung innerhalb der Arten angelehnt. Die Schwamm-bewohnende Spezies *E. chancei* verbringt die meiste Zeit in tubulären Schwämmen (Mazzei, pers. Beobachtung), wodurch sie sich weniger auf ihr visuelles System stützen, um durch das Korallenriff zu navigieren und Futter zu suchen. Ein Leben nahe oder im Substrat wird möglicherweise durch hydrodynamische Hinweise begünstigt. Putzerfische dagegen, legen einen größeren Wert auf ihr visuelles System, wie auch andere Korallenriffische, die sich dort bewegen und nach Nahrung suchen. Vor allem Putzerfische müssen kleine Ektoparasiten auf dem Körper ihrer Klienten finden, aber dies kann auch auf die



„Schwammbewohner“ Phänotypen zutreffen, welche die größeren und mehr exponierten Vasenschwämme bewohnen.

Dieser Vergleich der Phänotypen von *E. prochilos* hat keine Muster in den Hirnarealen gezeigt, die dem Habitat oder dem Futterverhalten zugeordnet werden könnten. Trotz der großen Anzahl an untersuchten Strukturen, wodurch ein fein-skaliertes Bild der Gehirne der drei Arten *E. evelynae*, *E. prochilos* und *E. chancei* erstellt wurde, konnte nicht geklärt werden, warum das Gehirn von *E. prochilos*, unabhängig vom Phänotyp, der nahe verwandten Art *E. evelynae* ähnlicher ist. Jedoch gibt es funktionell korrelierende Unterschiede in Hirngebieten innerhalb von „Putzer“ Arten und „Schwammbewohnern“, als ökologische Anpassung. Möglicherweise ist das Gehirn von *E. prochilos* weniger stark spezialisiert und eher flexibel, wodurch kaum Unterschiede festzustellen sind. Whiteman und Côté (2002) beschreiben zudem eine Plastizität der Nahrungssuche, sowohl für den „Putzer“ als auch den „Schwammbewohner“ Phänotyp. „Putzer“ Phänotypen ernähren sich dabei nicht ausschließlich von Nahrungspartikeln ihrer Klienten. „Schwammbewohner“ Phänotypen zeigen gelegentlich ebenfalls Putzaktivitäten. Dabei sind diese Verhaltensweisen womöglich durch die Nahrungsverfügbarkeit bedingt (Whiteman & Côté, 2002). Diese Flexibilität in der Nahrungsaufnahme könnte erklären warum keine signifikanten Unterschiede im Gehirn der beiden Phänotypen vorliegen. Die Änderungen im Futterverhalten sind spontan und dynamisch, wodurch sich das Gehirn nicht so schnell an die anderen Anforderungen anpassen kann.

Die beschriebenen interspezifischen Unterschiede können auch nicht auf Geschlechtsunterschiede zurückgeführt werden. Innerhalb der Geschlechter wies keine der drei untersuchten Arten einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus auf. Die Unterschiede in den Hirngebieten waren eher geringfügig, wodurch angenommen werden kann, dass Männchen und Weibchen keine unterschiedlichen Verhaltensweisen zeigen. Im Falle der „Putzer“ Arten können die Putzstationen von Einzeltieren geführt werden oder von Paaren (Whiteman & Côté, 2002). Dabei sind sowohl Männchen-Weibchen, als auch Männchen-Männchen Paare möglich. Die „Schwammbewohner“ leben in einer hierarchischen Rangordnung in der es sowohl dominante Männchen, als auch Weibchen gibt (Whiteman & Côté, 2004). Dabei hängt die Position in der Hierarchie von der Größe der Individuen ab (Mazzei et al., 2021). Die vorliegenden Ergebnisse des Geschlechtervergleichs zeigen keine



intraspezifischen Unterschiede auf, woraus sich schließen lässt, dass Männchen und Weibchen gleiche Verhaltensweisen zeigen.

Weiterhin offen bleibt die Frage warum das Gehirn von *E. prochilos* dem Gehirn von *E. evelynae* ähnlicher ist. Ob die Ähnlichkeit der Gehirne durch einen phylogenetischen Zusammenhang besteht, müsste noch geklärt werden. Bei diesem Beispiel der eng verwandten Arten zeigt sich die Grenze zwischen Plastizität und der genetischen Veranlagung. Die Ausbildung von Hirngebieten innerhalb der Arten unterliegt einer gewissen genetischen Festlegung, dennoch besteht darin auch eine Flexibilität. Zu diesem Zeitpunkt lässt sich nicht bestimmen, ob es sich um eine genetische Evolution handelt, wobei sich die Art *E. chancei* in ihrer Hirnmorphologie von den anderen beiden Arten entfernt hat. In diesem Fall würde diese Veränderung mit der Systematik einhergehen. Möglicherweise sind diese Unterschiede aber auch auf die Plastizität des Gehirns zurückzuführen.

5.3 Vergleich von Volumen- und histologischen Unterschieden

Zahlreiche Studien haben sich mit Volumenunterschieden vom Gesamtgehirn oder auch Hirngebieten bei verschiedenen Strahlenflossern auseinandergesetzt. Verglichen wurden Geschlechtsunterschiede (Costa et al., 2011; Eifert et al., 2015; Gonda et al., 2009a; Gonzalez-Voyer et al., 2009; Herzceg et al., 2014; Park & Bell, 2010; Park et al., 2012; Kotrschal et al., 2012) verschiedene Aufzuchtbedingungen (Fischer et al., 2015; Gonda et al., 2009a; Marchetti & Nevitt, 2003; Näslund et al., 2012) oder auch Populationsunterschiede (Gonda et al., 2009b, 2011; Park & Bell, 2010; Park et al., 2012; Samuk et al., 2014). Nur wenige Untersuchungen haben größere Gruppen von Fischen volumetrisch vermessen und verglichen (Lisney & Collin 2006; Wagner, 2001, 2002; Yopak et al., 2007). Was jedoch sagt die Größe eines Gebietes aus? Das Gehirn kann auf Umweltveränderungen mit anderen Anforderungen an sensorische Zentren plastisch reagieren. Dies trifft aber auf jedes Fischtaxon zu und ist nicht an eine bestimmte Gruppe geknüpft. Somit treten z. B. größere olfaktorische Bulben oder auch größere Vagus Loben in mehreren Taxa unabhängig ihrer systematischen Zuordnung auf. Ein kleines Cerebellum ist auch in mehreren bodenbewohnenden Gruppen vorhanden, die nicht näher miteinander verwandt sind. Die Größe eines Gehirnareals richtet sich nach der Beanspruchung und passt sich dieser an, somit bieten sich Volumenunterschiede nur bedingt für systematische Untersuchungen an. Ausnahmen wie der Facialis Lobus der Welse gibt es, jedoch geht das vergrößerte Volumen auch mit einer histologischen Änderung der Struktur



einher. Unterschiede in Volumina lassen sich leicht und schnell messen, wodurch in kurzer Zeit eine entsprechend große Datenbank erstellt werden kann. Sie stellen damit eher eine quantitative Methode zur Bewertung des Gehirns dar. Es wird dadurch ein schneller Überblick über die Zusammensetzung des Gehirns einer größeren Gruppe ermöglicht.

Demgegenüber stehen histologische Vergleiche. Die Herstellung und Auswertung histologischer Präparate sind aufwendiger, aber es kann zu gruppenspezifischen Merkmalen führen. Beispiele dafür sind der Nucleus glomerulosus der höheren Teleostei, der segmentierte Facialis der Welse oder auch der Dx der Gobiiformes. Der Nucleus glomerulosus ist vermutlich ein ausgewandeter praetectaler Kern, der sich in den höheren Knochenfischen zu einer distinkten rundlichen Struktur differenziert hat. Obwohl ein histologisch vergleichbarer Kern im Goldfisch nicht vorhanden ist, bezeichnen manche Autoren die vermutlich homologe Zellgruppe des Goldfisches ebenfalls als Nucleus glomerulosus (Wullimann, 1988). Zur Differenzierung zwischen diesen beiden Strukturen wird der cypriniforme Kern oft in Anführungszeichen gesetzt.

Diese evolutionären Ereignisse konnten nur mittels der Histologie beschrieben werden, da sie äußerlich nicht wahrzunehmen sind. Solche Strukturen sind Kriterien die in einem phylogenetischen Stammbaum als Merkmale geplottet werden könnten und zur Differenzierung der Gruppen beitragen könnten. Die Aussagekraft von Volumen hingegen ist eher begrenzt. Deswegen kann die Histologie auch als qualitatives Merkmal bezeichnet werden und somit kann ihr ein höherer Stellenwert als den Größenunterschieden zugeordnet werden. Bisher gibt es aber nur wenige Strukturen, die als taxonomisches Merkmal genutzt werden können.

5.4 Der Dx der Gobiiformes

Innerhalb der Tetrapoden gilt die allgemeine Organisation des Gehirns als konserviert (Northcutt, 2002; Striedter, 2018; Yamamoto, 2017; Yamamoto & Bloch, 2017). Den größten Unterschied zwischen den Actinopterygii und den Tetrapoden stellt das Telencephalon dar. Dabei ist der Unterschied in der Organisation des Vorderhirns durch die Entwicklung des Telencephalons begründet. Durch den Prozess der Eversion erhalten die telencephalen Areale eine unterschiedliche Topologie. Northcutt und Braford (1980) stellen Homologien für die Gebiete des dorsalen Telencephalons zwischen Tetrapoden und Actinopterygiern auf. Jedoch ist das Ausmaß dieses Vorgangs innerhalb der Strahlenflosser unterschiedlich, wodurch das



Telencephalon eine große Diversität aufweist (Nieuwenhuys & Meek, 1990). Die Evolution des Telencephalons wurde in den letzten 50 Jahren unter vergleichenden Neurobiologen immer wieder thematisiert (Striedter & Northcutt, 2021). Homologien zwischen den verschiedenen Gruppen beruhen hauptsächlich auf Topologien, obwohl Abgrenzungen im dorsalen Telencephalon schwierig zu beschreiben sind. Striedter und Northcutt (2021) kommen zu dem Schluss, dass das dorsale Telencephalon der Strahlenflosser, Knorpelfische und Amnioten unabhängig entstanden ist. Somit stellt das Telencephalon großes Potenzial für vergleichende Studien der Organisation dar, wie die vorliegende Arbeit zeigt. Diese hat für die Ordnung Gobiiformes eine histologische Besonderheit in der Area dorsalis des Telencephalons ergeben. Diese Struktur wurde auch von Hagio et al. (2018) und Kawaguchi et al. (2018) bereits für zwei Oxuderciden beschrieben und als einmalig für Grundeln bezeichnet. In diesen Studien wurde der Dx als Teil des Dl beschrieben. Yoshida et al. (2020) bezeichnen diese Struktur, hingegen, als Teil des Dm/Dd. Dennoch fehlten bisher umfangreiche Untersuchungen der Gobiiformes, sowie der nächsten Verwandten, um diese Struktur als apomorphes Merkmal der Grundeln zu definieren.

Ein Vergleich mit über 150 verschiedenen Arten aus 39 Ordnungen hat gezeigt, dass diese Region einzigartig für die Gobiiformes ist. Diese Struktur im posterioren Telencephalon wurde aufgrund seiner unklaren Homologie in dieser Arbeit Dx genannt. Der Dx grenzt medial an den Dm, weiter anterior an den Dd und lateral an den Dl an. Charakteristisch für den Dx ist die Aufteilung in verschiedene Untereinheiten, die aus Zell- und Faserschichten bestehen. Eine Differenzierung in Schichten oder eine Laminierung innerhalb des Vertebraten Gehirns ist nur selten zu finden. Ein Gebiet im Fischgehirn, das aus verschiedenen Schichten besteht, ist z. B. das multisensorische Tectum opticum. Jede Schicht erhält verschiedenen Input von unterschiedlichen Sinnessystemen (Northmore, 2011). Dabei variieren die Zelltypen und der Faseranteil innerhalb der Schichten. Neben dem Tectum opticum weist der Vagus Lobus eine Laminierung auf. Dieses Gebiet besteht aus einer äußeren sensorischen Schicht, einer mittleren Faserschicht und einer inneren Motorschicht (Finger, 2008). Beim Goldfisch ist der Vagus z. B. stark spezialisiert und besteht aus insgesamt 16 verschiedenen Schichten (Morita & Finger, 1985). Im Säugerhirn stellt der Hippocampus eine distinkte gefaltete Struktur dar, die aus differenzierten Faser- und Zellschichten besteht. Eine solche Aufteilung in Faserbereiche und Zellschichten weist auf eine spezialisierte Funktion des jeweiligen



Hirnareals hin. Umso interessanter ist der Dx der Gobiiformes, da dessen Histologie ebenso distinkt ist wie der Hippocampus der Säuger.

Der histologische Vergleich des Dx innerhalb der Grundelfamilien hat gezeigt, dass der Dx variabel in seiner Histologie ist, sowie, dass diese Variation spezifisch für die jeweilige Familie ist. Außerdem ermöglicht diese Untersuchung den vermutlichen Ursprung des Dx innerhalb der Gobiiformes anzuzeigen. In dieser Studie konnten die sechs Familien Rhyacichthyidae, Odontobutidae, Eleotridae, Butidae, Oxudercidae und Gobiidae histologisch betrachtet werden. Innerhalb der Gobiiformes bilden die Rhyacichthyidae und Odontobutidae die Schwestergruppe zu den anderen Familien. Die Familie Rhyacichthyidae gilt als die basalste Grundelfamilie, wie morphologische und genetische Studien ergeben haben (Larson, 2011; Miller, 1973; Thacker & Hardman, 2005). Ihre Schwestergruppe stellen die Odontobutidae dar. Die Untersuchung des Telencephalons von *Rhyacichthys aspro* hat keine auffällige Strukturierung in der Area dorsalis gezeigt. Auch bei *Odontobutis obscurus* (Odontobutidae) konnte keine aus Zell- und Faserschichten bestehende Struktur in der posterioren Region identifiziert werden. Lediglich eine wenig differenzierte Zellansammlung grenzte an den DI an. Aufgrund dessen, dass der Dx als laminierte Struktur mit distinkten Zelllinien, die Faserbereiche umgeben, definiert wurde, wird diese Region von *O. obscurus* nicht als Dx bezeichnet. Vermutlich handelt es sich bei dieser Zellgruppe um den Vorläufer, jedoch müsste dies in tiefergehenden Studien eindeutig geklärt werden.

Somit lässt sich sagen, dass der Dx nicht an der Basis der Gobiiformes entstanden sein kann, da weder bei den Rhyacichthyidae, noch bei den Odontobutidae eine entsprechende Struktur gefunden wurde. Das bedeutet, dass der Dx erst später aufgetreten sein kann. Da keine Exemplare aus der Familie Milyeringidae vorlagen, bleibt der genaue Ursprung des Dx zunächst unklar. Möglich ist, dass der Dx bei dieser Familie ebenfalls vorhanden ist, womit der Dx dann an der Abzweigung der Schwestergruppe der Rhyacichthyidae und Odontobutidae entstanden ist. Allerdings ist der Familienstatus der Milyeringidae umstritten. In Nelson et al. (2016) sind die Milyeringidae als Familie gelistet, da Chakrabarty (2010) eine weitere *Milyeringa* Art beschrieben hat. Die fehlenden Augen galten hierbei als besonderes morphologisches Merkmal, ähnlich der Beschreibung von Whitley (1945). Dadurch wurde deren Familienstatus bekräftigt. Jedoch gibt es keine weiteren morphologischen Merkmale für diese Arten. Genetische Untersuchungen konnten die Position von *Milyeringa* ebenfalls nicht klären, da sie einerseits zu den Eleotriden (Humphreys, 2001; Larson et al., 2013; Mees,



1962; Miller, 1973) und andererseits zu den Odontobutiden (Thacker, 2009; Thacker & Hardman 2005) zugeordnet wurden. Eine histologische Betrachtung des Telencephalons von *Milyeringa* könnte möglicherweise zur Klärung dieser Fragestellung beitragen. Besitzt diese Art keinen Dx, wäre eine Zuordnung zu den Eleotriden unwahrscheinlich. Allerdings könnte nicht zweifelsfrei geklärt werden, ob sie dann zu den Odontobutiden gehören oder eine eigene Familie repräsentieren. Das Vorhandensein eines Dx würde aber gegen die Zugehörigkeit zu den Odontobutiden sprechen. Je nach Histologie des Dx ließe sich auch weiterhin eine Einordnung in die Familie Eleotridae widerlegen, da die Histologie des Dx spezifisch für die jeweilige Familie ist. Zudem würden die Milyeringidae auch Aufschluss über den Ursprung des Dx geben.

Sicher ist jedoch, dass die Familie Eleotridae einen Dx besitzen, sowie alle folgenden Familien. Die Thalasseleotrididae konnten nicht untersucht werden, wodurch ungeklärt ist, ob sie einen Dx besitzen. Aufgrund ihrer systematischen Stellung ist es allerdings naheliegend, dass in dieser Familie der Dx ebenfalls vorhanden ist. Der Dx der Eleotridae ist nicht so stark differenziert. Er besteht zwar aus Zell- und Faserbereichen die drei Untereinheiten bilden, jedoch sind diese nicht so deutlich voneinander abzugrenzen, wie es z. B. bei den Butiden der Fall ist. Bei diesen sind drei eindeutige Untereinheiten vorhanden. Die mittlere, die für die Butidae charakteristische Untereinheit, ist am breitesten und besteht aus horizontalen Zellreihen. Solch eine Histologie tritt in keiner anderen Familie auf.

Als Grundlage für die Beschreibung des Dx gilt die Histologie der Familie Gobiidae. Die Gobiidae und ihre Schwestergruppe Oxudercidae werden oft als die höheren Grundeln bezeichnet. Erstere stellten zuvor eine Unterfamilie der Gobiidae dar. In diesen beiden Familien ist der Dx eine hoch differenzierte laminierte Struktur, die aus vier Untereinheiten besteht. Zellschichten sind eindeutig von Faserschichten abzugrenzen, wodurch eine distinkte Schichtung auftritt. Innerhalb der Familien unterliegt der Dx einer gewissen geringfügigen Variabilität. Außerdem lässt sich der Dx der Gobiidae histologisch kaum von dem der Oxudercidae unterscheiden, so wie es bei den anderen Familien der Fall ist. Vermutlich liegt dies an deren engen Verwandtschaftsbeziehung. Der Dx von *Valenciennesa puellaris* zeigte im Gegensatz zu *Mugilogobius sarasinorum* unterschiedliche Zellgrößen, jedoch konnte nicht geklärt werden, ob dies ein Unterschied zwischen den Familien Gobiidae und Oxudercidae ist oder der Unterschied auf die Arten zurückzuführen ist. Verschiedene Zellgrößen sind auch bei *Tateurndina ocellicauda* (Eleotridae) zu finden. Bei *Oxyeleotris marmorata* (Butidae) lagen



wiederum keine unterschiedlich großen Zellen vor. Verschieden große Zellen deuten auf eine unterschiedliche Informationsverarbeitung hin, sodass die einzelnen Untereinheiten des Dx wahrscheinlich verschiedene Funktionen übernehmen, bzw. unterschiedliche Afferenzen und Efferenzen besitzen. Diese Annahme wird durch aufsteigende, bzw. absteigende Fasertrakte gestützt. Im Polarisationsatlas von *Sicyopterus japonicus* und in der OPT von *Valenciennesa strigata* konnte ein Fasertrakt abgebildet werden, der zum Dx zieht. Dieser Trakt konnte ebenfalls in den Querschnitten des BFI Datensatzes von *Valenciennesa strigata* identifiziert werden. Dort besteht der Trakt aus zwei Ästen, der in zwei unterschiedlichen Untereinheiten des Dx terminieren. Dieser Trakt kann in der OPT bis zum Diencephalon verfolgt werden und terminiert in der Region des Nucleus praeglomerulosus und Nucleus prethalamicus. Das genaue Terminationsgebiet kann aufgrund der Auflösung nicht bestimmt werden. Hagio et al. (2018, 2021) haben Tracer Experimente bei *Acanthogobius flavimanus* durchgeführt und eine Verbindung zum Nucleus prethalamicus im Diencephalon gefunden, somit könnte dieser Kern als Terminationsgebiet für diesen Fasertrakt angenommen werden. Der Fokus dieser Studien lag auf den aufsteigenden visuellen Projektionen zum Telencephalon, bzw. auf den afferenten und efferenten Verbindungen des Nucleus prethalamicus, weswegen weitere Projektionen des Dx fehlen. Vom prethalamischen Nucleus wird angenommen, dass er visuelle Informationen an das Telecephalon weiterleitet (Hagio et al., 2018; Ito & Vanegas., 1983; Murakami et al., 1983). Daher werden im Dx möglicherweise visuelle Informationen verarbeitet.

Der Dx der Grundeln stellt ein besonderes Merkmal dar, das diese Ordnung nicht nur von allen anderen Strahlenflossern abgrenzt, sondern auch spezifische Muster für die jeweiligen Familien abbildet. Die Funktion dieser Region ist unbekannt, sowie die Frage nach der Homologie bei anderen Actinopterygii ungeklärt ist. Der histologische Vergleich legt nahe, dass der Dx sich in den Gobiidae und Oxudercidae am stärksten differenziert hat.

Diese Arbeit konnte die Vermutung von Yoshida et al. (2020) widerlegen, dass diese laminierte Struktur im Telencephalon spezifisch für Arten ist, die im Süß- und Salzwasser vorkommen. Denn dieses telencephale Areal konnte in 71 der 73 untersuchten Grundeln, unabhängig des Habitats, nachgewiesen werden. Es ist dennoch unklar, ob diese Region einen Bezug zu ökologischen Einflüssen hat. Bei den Eleotridae und Butidae handelt es sich hauptsächlich um Bewohner von Süßwasserhabitaten. Die untersuchten Oxuderciden sind Süß- oder



Brackwasserbewohner, während der Großteil der Gobiiden Korallenriffische unterschiedlicher Mikrohabitats sind. Diese Lebensräume stellen unterschiedliche sensorische und physiologische Ansprüche an ihre Bewohner, wodurch es eher unwahrscheinlich ist, dass die Histologie des Dx durch den Lebensraum beeinflusst wird. Schließlich ist der Dx in allen untersuchten Arten der Familien Eleotridae, Butidae, Oxudercidae und Gobiidae vorhanden. Zudem werden im Telencephalon meist kognitive Fähigkeiten verarbeitet, sodass der Dx möglicherweise auch eine Anpassung an eine erhöhte kognitive Anforderung ist. Eine veränderte Histologie spricht für eine Änderung in der Funktion, somit gibt es vermutlich Unterschiede kognitiver Art zwischen Eleotriden und Butiden und den Oxuderciden und Gobiiden. Zur Klärung der möglichen Funktion und Homologie des Dx werden Tracer Experimente benötigt, um die afferenten und efferenten Verbindungen herauszufinden.

5.5 Gehirnanatomie als taxonomisches Merkmal

Phylogenetische Zusammenhänge wurden bisher auf der Basis von morphologischen Merkmalen ermittelt. Heute werden phylogenetische Stammbäume immer öfter anhand von molekularen Sequenzen erstellt oder aus einer Kombination von Morphologie und Genetik. Häufig gibt es dabei große Diskrepanzen zwischen morphologisch und molekular erzeugten Stammbäumen, sowie auch zwischen molekularen Stammbäumen, je nach verwendeten Sequenzen. Das zeigt sich auch am Beispiel der umstrittenen Familie Milyeringidae der Gobiiformes, bei der unklar ist, ob es eine eigenständige Familie ist oder dessen Arten zu den Eleotridae oder Odontobutidae gehören. Larson et al. (2013), die die Gattung *Milyeringa* zu den Eleotridae gruppiert, nutzten ein 600 bp großes Fragment der Cytochrom C Oxidase Untereinheit I (COI), sowie morphologische Merkmale. Thacker und Hardman (2005) verwendeten einen über 4.000 bp großen mitochondrialen DNA-Datensatz, der aus der vollständigen Sequenz der Stickstoffdehydrogenase Untereinheit 1 (ND1), der Untereinheit 2 (ND2), der COI und der Cytochrom b (cyt b) Gene stammen und kamen zu dem Ergebnis, dass die Gattung *Milyeringa* zu den Odontobutiden gehört.

Bei morphologischen Ansätzen handelt es sich sowohl um externe, als auch interne Merkmale, die in die Analysen einfließen. Außer Acht gelassen wird dabei die Anatomie des Gehirns. Doch inwieweit kann die Neuroanatomie taxonomische Bedeutung erlangen? Das vermeintliche Problem beim Versuch Gehirnstrukturen für die Erstellung phylogenetischer Stammbäume zu



verwenden, liegt hauptsächlich an der Verfügbarkeit der entsprechenden Informationen. Für Gensequenzen gibt es mittlerweile umfangreiche Datenbanken und die Anatomie der Fische ist jahrzehntelang untersucht worden. Mikro-CTs vereinfachen seit einigen Jahren die Analyse knöcherner Strukturen. Über das Gehirn der Fische hingegen ist wenig bekannt. Meistens sind nur wenige Modelltiere gut untersucht wie z. B. Welse, Cypriniden oder Cichliden. Bei der enormen Diversität der Actinopterygii wäre daher keine, bzw. eine zu geringe, Basis für solch eine Analyse vorhanden. Zudem kommt, dass das Erlangen neuroanatomischer Merkmale ein aufwendiger Prozess ist. Äußerlich bietet das Gehirn nur wenige morphologische Kriterien. Unterschiede zwischen Taxa sind meistens nur in histologischen Querschnitten sichtbar. Dazu muss das Gehirn geschnitten und mit einer Nissl-Färbung gefärbt werden. Die Auflösung von Mikro-CT Geräten ist zu gering, um die Grenzen innenliegender Strukturen (White & Brown, 2015) und insbesondere Zellen darzustellen. Ohne Kontrastierung könnten selbst größere Gebiete nicht ausreichend dargestellt werden. Für neuroanatomische Vergleiche bleibt dementsprechend nur die klassische Histologie übrig. Nachteil ist, dass diese Methode neben einem vergleichsweise hohen Zeitaufwand (White & Brown, 2015) auch viel Vergleichsmaterial benötigt, um Unterschiede in Taxa identifizieren zu können. Eine Bewertung der Histologie ist oftmals auch schwierig. Nicht immer kann bei histologischen Unterschieden zweifelsfrei die Homologie von Kerngebieten in verschiedenen Gruppen bestätigt werden, wenn nicht weitergehende Experimente als eine Nissl-Färbung vorliegen. Das ist z. B. der Fall beim Dx der Gobiiformes. Aufgrund der Topologie könnte diese Region entweder Teil des Dl oder des Dd sein, wenn davon ausgegangen wird, dass kein neues Gebiet entstanden ist. Hier hilft die Nissl-Färbung allein nicht weiter. Weitere Färbemethoden wie z. B. Neurotransmitter Färbungen oder Tracer-Experimente sind dann notwendig.

Trotzdem ist der Ansatz Gehirnareale als taxonomisches Merkmal zu nutzen nicht gänzlich neu (Babu & Nair, 1983; Miller & Evans, 1965). Babu und Nair (1983) beschreiben, dass einige Versuche unternommen wurden phylogenetische Zusammenhänge zu entdecken. Bisher gibt es jedoch keine Studie, die taxonomische Merkmale im Fischgehirn für eine größere Gruppe beschreibt. Zudem gibt es bisher nur wenige Hirnstrukturen, die systematisch gekoppelt sind und evolutionäre Ereignisse darstellen. Dazu gehört der Torus longitudinalis, der nur in den Actinopterygii mit Ausnahme der Polypteriformes vorkommt, der Nucleus glomerulosus der höheren Teleostei, die Elektrosensorik der Mormyridae, der Vagus der Cyprinidae oder der



Facialis der Siluriformes. Hierbei handelt es sich höchstwahrscheinlich um genetisch bedingte Veränderungen, die nicht durch Plastizität entstanden sind.

In dieser Arbeit konnte für die Ordnung der Gobiiformes ein apomorphes Merkmal identifiziert und zwei mögliche Ursprünge beschrieben werden. Der Dx der Grundeln stellt in seiner Histologie ein evolutionäres Ereignis dar. Ähnlich den oben beschriebenen Strukturen handelt es sich bei dem Dx der Gobiiformes um eine Veränderung, die in der Genetik verankert ist und nicht durch Plastizität zu erklären ist. Wahrscheinlich ist es der Dx auch kein neues Hirnareal, sondern eine Modifikation eines bereits vorhandenen Gebietes, da evolutive Neuerungen im Gehirn selten sind (Wullimann, 1994). Dies zeigt, dass die Hirnanatomie einen taxonomischen Wert besitzen kann, der jedoch schwer zu erfassen ist. Möglicherweise gibt es weitaus mehr Unterschiede in den Fischgehirnen als angenommen wird, die nur durch umfangreiche vergleichende Studien entdeckt werden können.

5.6 Neuroanatomische Bedeutung der Gobiiformes

Die Gobiiformes erlangten in den letzten Jahren an größerer Beliebtheit in verschiedenen Disziplinen. Neben Artbeschreibungen, phylogenetischer und morphologischer Studien, gibt es auch vereinzelte Publikationen, die sich mit dem Gehirn dieser diversen Gruppe auseinandersetzen. Aufgrund ihrer geringen Körpergröße und häufig kryptischen Lebensstilen wurden Grundeln oftmals übersehen. Ihre enorme Artendiversität und morphologische Vielfalt, stellen ein weiteres Problem dar. All dies sind Kriterien, die eher gegen die Verwendung als Modellorganismus sprechen. Der Zebrafisch (*Danio rerio*) ist vermutlich die neuroanatomisch am besten untersuchteste Spezies und hat sich als das Modelltier der Neuroanatomen etabliert. Mit dem Goldfisch (*Carassius auratus*) ist ein weiterer Cyprinide unter den beliebtesten Versuchstieren. Neben den Cypriniformes sind auch die Siluriformes, Cichliformes, und Osteoglossiformes gut untersucht. Insbesondere die chemosensorischen Areale der Karpfen und Welse, sowie die Elektrosensorik der schwach-elektrischen Fische wurden ausgiebig studiert.

Grundeln sind weder durch morphologische Besonderheiten wie den Futtersortierapparat der Goldfische oder die Barteln der Welse charakterisiert, noch durch die Fähigkeit elektrische Signale wahrzunehmen. Doch wieso sind Grundeln neuroanatomisch interessant und welche Bedeutung kommt dieser Gruppe zu? Im Bereich der Sensorik zeigen die Gobiiformes keine äußerlich auffälligen Spezialisierungen des Gehirns wie die zuvor genannten Ordnungen.



Manche Spezies besitzen zwar einen großen Vagus Lobus, jedoch fehlt eine Struktur, die dem Futtersortierapparat der Goldfische ähnelt, die zu einer vergleichbaren starken Laminierung des Vagus Lobus wie beim Goldfisch führt. Dennoch ist der Vagus bei *Gobioideus broussonnetii* enorm vergrößert, worin er in seiner Morphologie nahezu mit dem Tectum opticum verwechselt werden kann. Bei äußerlicher Betrachtung lassen die Grundeln nicht vermuten, dass ihr Gehirn mit dem Dx jedoch eine einzigartige Struktur aufweist.

Neben dem Telencephalon zeigen Grundeln weitere histologische Unterschiede auf, die für keine andere Gruppe je beschrieben wurde. Dazu gehört der im Mittelhirn gelegene Torus longitudinalis, der sich in seiner Histologie und Morphologie von der ursprünglichen Beschreibung unterscheidet. Yamamoto (2017) und Yamamoto und Hagio (2021) erwähnten bereits die veränderte Zytoarchitektur des Torus longitudinalis bei *Acanthogobius flavimanus*. Jedoch geht daraus nicht hervor, ob das ein Grundel-typisches Merkmal ist, es also bei allen vorkommt oder ob diese Histologie auch in anderen Gruppen auftaucht. Der Torus longitudinalis gilt als zigarrenförmige paarige Struktur bestehend aus kleinen granulären Zellen, die sich entlang des tectalen Ventrikels erstreckt. Bei Grundeln besteht er aus einem großen Neuropil mit keinen bis wenigen gestreuten Zellen, das von einer kompakten mehrreihigen Zellhülle umgeben ist. Neben der Histologie weicht auch die Form des Torus longitudinalis von der Beschreibung ab. Bei Grundeln ist dieser nicht langgestreckt, sondern eher gestaucht oder lateral verbreitet. Was die Funktion der neuen Zytoarchitektur ist, ist nicht bekannt.

Eine etwas weniger markante Struktur mit einer veränderten Histologie ist der praeglomeruläre Komplex im Diencephalon. Dieses Gebiet ist nur bei wenigen Actinopterygii beschrieben worden und die Terminologie der einzelnen Kerne ist verschieden (Ito et al., 1982; Peter et al., 1975; Schnitzlein, 1962; Yamamoto & Ito, 2005). Ein Vergleich mit einem Cichliden zeigte, dass sowohl der mediale praeglomeruläre Kern (PGm), der tertiäre gustatorische Nukleus (NGT), als auch der praeglomeruläre anteriore Kern (PGa) sich unterscheiden. Bei Grundeln zeichnen sich diese Kerngebiete durch große Faserbereiche aus, die durch Zelllinien begrenzt werden, während beim Cichliden die Gebiete aus Zellmassen bestehen. Ob die identifizierten Gebiete im Grundelgehirn wirklich homolog zu den Kernen des Cichliden sind, ist noch fraglich, da die Benennung auf der Topologie der Struktur beruht. Jedoch stellen die Gebiete Nucleus glomerulosus, Torus lateralis und Nucleus prethalamicus gute Landmarken zur Identifikation dar.



Die vorliegende Arbeit über das Gehirn der Gobiiformes ist eine einmalige Untersuchung der Neuroanatomie einer größeren Anzahl an Arten einer sehr diversen Ordnung. Sie beschreibt eindeutig zuordenbare Merkmale zu einem Taxon, die sogar als taxonomische Merkmal dienen können. Die Gobiiformes repräsentieren eindrucksvoll die Diversität des Gehirns der Teleostier und dies nicht nur in Bezug auf das Volumen von Hirngebieten, sondern besonders auch auf die Histologie. Es zeigt weiterhin, dass es Strukturen im Gehirn gibt, die über Familien, Verhaltensmuster oder Lebensweisen hinaus konserviert sind. Die Gobiiformes boten sich für diese Untersuchung an, da es kaum eine andere Ordnung mit solch großer Diversität und ausgeprägten adaptiven Fähigkeiten gibt. Neuroanatomisch bedeutet das, dass es mehr histologische Vergleiche von Gruppen geben sollte, anstatt sich auf Volumenmessungen zu fokussieren. Auf diese Weise lassen sich möglicherweise weitere taxonspezifische Merkmale finden.

5.7 Grundeln als Modellorganismen der Evolutionsbiologie

Die Fische stellen aufgrund ihrer evolutionären Distanz gute Modellorganismen für Evolutionsstudien (Wittbrodt et al., 2002), auch in Bezug auf die Evolution des Gehirns, dar. Insbesondere die vielschichtigen Actinopterygii haben einige Modellgruppen hervorgebracht, dazu gehören u. a. die Cypriniden, Cichliden und Salmoniden. Die Cichliden gehören zu der Großgruppe Percomorpha, die sich vor ca. 66 Millionen Jahren entwickelt haben (Benton, 2005). Mit ca. 13.000 Arten stellen sie das größte Taxon der Actinopterygii dar (Nelson et al., 2016). An der Basis dieser Gruppe stehen die Gobiiformes. Heute zählen die Gobiiformes zu einer der artenreichsten Gruppen der Knochenfische. Die Familie Gobiidae repräsentiert sogar die zweitgrößte Familie nach den Cyprinidae (Nelson et al., 2016; Tornabene et al., 2013a). Diese Fische sind aus fast keinem aquatischen Habitat und kaum einer Fischgesellschaft weg zu denken. Jedoch ist über die Evolution der Grundeln wenig bekannt (Miller, 1973), da der Fossilbericht nur spärlich ist (Bannikov & Carnevale, 2016; Thacker, 2003). Es wird angenommen, dass Grundeln im Eozän vor knapp 50 Mio. Jahren entstanden sind (Miller, 1973; Patterson, 1993) und somit jünger als das primäre Radiationereignis (Reichenbacher et al., 2020). Bannikov und Carnevale (2016) beschrieben das älteste gobioides Fossil aus dem marinen Lebensraum aus dem unteren Eozän (oberes Ypresium, ca. 50 Mio. Jahre), wohingegen das älteste Fossil, das einem Süßwasser Habitat zugeordnet werden kann, dem frühen Oligozän entstammt (Böhme, 2007). Dennoch werden Grundeln aufgrund ihrer



bemerkenswerten taxonomischen und ökologischen Diversität oft als Modellorganismen für evolutionäre Studien (Herler, 2007), Speziationsprozesse, sowie der adaptiven Radiation herangezogen (Kano et al., 2012; Polgar et al., 2010; Rüber et al., 2003; Taylor & Hellberg, 2005; Yamada et al., 2009). Das System der adaptiven Radiation ist bestens geeignet um die Faktoren zu untersuchen, die Speziationsprozesse begünstigen (Rüber et al., 2003).

Innerhalb der Gobiiformes gibt es einige morphologische Merkmale, die starken Einfluss auf die Systematik dieses Taxons haben. Anhand dessen kann nicht nur die basalste Grundelfamilie, die Rhyacichthyidae, sondern auch die beiden abgeleiteten Familien, Gobiidae und Oxudercidae, definiert werden. Als primitivstes Merkmal gilt das vollständig ausgeprägte Seitenliniensystem bei *Rhyacichthys aspro*. Bei allen anderen Grundeln fehlen die Seitenlinienkanäle auf dem Rumpf. Die Gobiidae und Oxudercidae heben sich von den übrigen Grundelfamilien durch drei abgeleitete morphologische Merkmale ab, die auch grundsätzlich im fossilen Material wahrzunehmen sind. Ursprünglich besitzen Grundeln sechs Branchiostegalstrahlen, jedoch weisen die Gobiidae und Oxudercidae nur noch fünf auf (Hoese, 1984). Zusätzlich gibt es einen Unterschied in der Form des Gaumenbeins (*Os palatinum*). Bei den beiden höheren Gruppen ist das Gaumenbein T-förmig im Vergleich zur L-Form bei den anderen Familien (Hoese, 1984). Außerdem besitzen die Gobiidae und Oxudercidae fusionierte Bauchflossen, jedoch gibt es auch Mitglieder, die weiterhin separierte Bauchflossen haben (Hoese, 1984). Die Bauchflossen der höheren Gobiiden können verschiedene Zwecke erfüllen und treten daher auch in den unterschiedlichsten Ausformungen auf, von komplett getrennt über teilweise verwachsen bis hin zu vollständig fusioniert (Zander, 2011). Vollständig verwachsene Bauchflossen erfüllen dabei häufig die Funktion eines Saugnapfes, die ein Anheften ans Substrat ermöglichen (Zander, 2011). In mehreren Grundeln können die fusionierten Bauchflossen anstatt einer Saugfunktion eine Stützfunktion einnehmen, um den Körper vom Substrat abzuheben (Heymer & Zander, 1978; Tornabene et al., 2013a). Bei Schlammpringern dienen sie auch der Fortbewegung an Land oder als Kletterhilfe (Zander, 2011). Es scheint, dass vor allem dieses abgeleitete Merkmal der Grundeln ein wichtiges evolutionäres Ereignis ist, welches den Erfolg und die Diversität dieser Gruppe belegt, denn dieses morphologische Charakteristikum ermöglicht das Erschließen von anspruchsvollen Mikrohabitaten. Die enorme Artenvielfalt der Gobiidae und Oxudercidae spiegelt sich darin wider, dass sie ca. 85 % aller Gobiiformes umfassen.



Die Evolution des Fischgehirns wurde vor allem bei wenigen neurobiologischen Modelltieren untersucht. Modellorganismen der Neurobiologie sind neben dem Zebrafisch (*Danio rerio*) die Afrikanischen Cichliden, die für ihre enorme adaptive Radiation in den Seen bekannt sind. Jedoch auch die Grundeln bieten sich als Modellorganismen an, wie diese Arbeit gezeigt hat. Der Dx, der sich in der Linie der Gobiiformes entwickelt hat, ist in zweierlei Hinsicht einzigartig. Einerseits ist es sehr selten, dass sich eine neue Struktur entwickelt (Wullimann, 1994), bzw. so stark umwandelt und andererseits ist dieses Merkmal innerhalb der Ordnung unterschiedlich stark differenziert.



Fazit und Ausblick

Die vorliegende Promotionsarbeit sollte anhand der Gobiiformes die Frage untersuchen wie sich das Gehirn im Laufe der Evolution verändert. Es hat sich gezeigt, dass Volumenunterschiede in Gehirngebieten keine evolutionären Ereignisse darstellen, da sie nicht mit der Systematik korrelieren. Der Vergleich der Grundeln und der Strahlenflosser, sowie der familiäre Vergleich der Gobiiformes deuten darauf hin, dass Volumendifferenzen in Hirnarealen durch ökologische Anforderungen beeinflusst sind. Das Gehirn reagiert plastisch auf veränderte Umweltbedingungen, sodass, z. B. ein kleines Cerebellum in mehreren Fischgruppen vorkommen kann. Jedoch können Volumenunterschiede auch die Grenze zwischen genetischer Evolution und Plastizität abbilden, wie anhand der eng verwandten *Elacatinus* Arten dargestellt wurde. Dennoch spielen Volumina eine untergeordnete Rolle bei der Evolution des Gehirns.

Demgegenüber stehen histologische Unterschiede, wie sie zwischen den Gobiiformes und Actinopterygii vorliegen. Solche Veränderungen im Gehirn korrelieren mit der Systematik und zeichnen somit evolutionäre Trends ab. Mit dem Dx des Telencephalons besitzt die Ordnung Gobiiformes jedoch eine histologische Struktur, welche überdies als taxonomisches Merkmal geeignet ist. Die Funktion und die Homologie des Dx konnten in dieser Arbeit nicht geklärt werden, weshalb dieser Ansatz weiter untersucht werden sollte. Verhaltensexperimente und Tracer Studien, durch die die afferenten und efferenten Verbindungen dieser Region beschrieben werden können, leisten Beitrag zum Aufschluss über die Funktion dieser Struktur. Ontogenetische Studien ermöglichen weiterhin die Entwicklung des Dx zu beschreiben.

Außerdem sollte generell eher ein Fokus auf Strukturen liegen, die systematisch korrelieren anstatt auf Volumenmessungen, um weitere evolutionäre Trends im Fischgehirn zu beschreiben. Dabei könnte die Zytoarchitektur oder der Differenzierungsgrad eines Hirngebietes im Mittelpunkt stehen.

Die Grundeln bieten noch großes Potential in dem Bereich der evolutionären Neurobiologie und weitere Forschung wäre daher vorteilhaft. Der Dx sollte dabei im Fokus stehen, da diese Struktur nahezu einmalig in seiner Histologie ist und ein evolutionäres Ereignis repräsentiert. Eine Betrachtung der nicht verfügbaren Grundelfamilien könnte den Ursprung des Dx genauer bestimmen und so möglicherweise die Phylogenie der Grundeln klären.



Anhang

Tabelle A 1: Spezies Liste der untersuchten Grundeln

Tabellarische Auflistung der 73 untersuchten Grundelarten mit familiärer Zugehörigkeit in alphabetischer Reihenfolge.

Nr.	Familie	Art
1	Rhyacichthyidae	<i>Rhyacichthys aspro</i>
2	Odontobutidae	<i>Odontobutis obscurus</i>
3	Eleotridae	<i>Allomogurnda nesolepis</i>
4	Eleotridae	<i>Eleotris sp.</i>
5	Eleotridae	<i>Hypseleotris compressa</i>
6	Eleotridae	<i>Mogurnda mogurnda</i>
7	Eleotridae	<i>Tateurndina ocellicauda</i>
8	Butidae	<i>Bostrychus zonatus</i>
9	Butidae	<i>Odonteleotris macrodon</i>
10	Butidae	<i>Oxyeleotris fimbriata</i>
11	Butidae	<i>Oxyeleotris marmorata</i>
12	Oxudercidae	<i>Awaous flavus</i>
13	Oxudercidae	<i>Brachygobius doriae</i>
14	Oxudercidae	<i>Brachygobius xanthozonus</i>
15	Oxudercidae	<i>Chlamydogobius eremius</i>
16	Oxudercidae	<i>Eugnathogobius illotus</i>
17	Oxudercidae	<i>Eugnathogobius siamensis</i>
18	Oxudercidae	<i>Gobioides broussonnetii</i>
19	Oxudercidae	<i>Hemigobius mingi</i>
20	Oxudercidae	<i>Lentipes ikeae</i>
21	Oxudercidae	<i>Mugilogobius sp.</i>
22	Oxudercidae	<i>Mugilogobius sarasinorum</i>
23	Oxudercidae	<i>Periophthalmus novemradiatus</i>
24	Oxudercidae	<i>Pomatoschistus microps</i>
25	Oxudercidae	<i>Pomatoschistus minutus</i>
26	Oxudercidae	<i>Pomatoschistus pictus</i>
27	Oxudercidae	<i>Rhinogobius cliffordpopei</i>
28	Oxudercidae	<i>Rhinogobius duospilus</i>
29	Oxudercidae	<i>Rhinogobius ponkuensis</i>
30	Oxudercidae	<i>Rhinogobius rubromaculatus</i>
31	Oxudercidae	<i>Schismatogobius ampluvinculus</i>
32	Oxudercidae	<i>Sicyopterus japonicus</i>
33	Oxudercidae	<i>Sicyopterus longifilis</i>
34	Oxudercidae	<i>Sicyopterus macrostetholepis</i>
35	Oxudercidae	<i>Sicyopus exallisquamulus</i>
36	Oxudercidae	<i>Sicyopus rubicundus</i>
37	Oxudercidae	<i>Sicyopus zosterophorus</i>
38	Oxudercidae	<i>Stigmatogobius sadanundio</i>
39	Oxudercidae	<i>Stiphodon atropurpureus</i>
40	Oxudercidae	<i>Stiphodon elegans</i>
41	Oxudercidae	<i>Stiphodon maculidorsalis</i>
42	Oxudercidae	<i>Stiphodon rutilauereus</i>
43	Oxudercidae	<i>Stiphodon semoni</i>
44	Oxudercidae	<i>Trypauchen vagina</i>
45	Gobiidae	<i>Acentrogobius viganensis</i>
46	Gobiidae	<i>Aioliops megastigma</i>



Fortsetzung Tabelle A 1

Nr	Familie	Art
47	Gobiidae	<i>Amblyeleotris steinitzi</i>
48	Gobiidae	<i>Amblygobius phalaena</i>
49	Gobiidae	<i>Callogobius hasseltii</i>
50	Gobiidae	<i>Coryphopterus personatus</i>
51	Gobiidae	<i>Cryptocentrus cinctus</i>
52	Gobiidae	<i>Ctenogobiops tangaroai</i>
53	Gobiidae	<i>Elacatinus chancei</i>
54	Gobiidae	<i>Elacatinus evelynae</i>
55	Gobiidae	<i>Elacatinus prochilos</i>
56	Gobiidae	<i>Fusigobius inframaculatus</i>
57	Gobiidae	<i>Glossogobius concavifrons</i>
58	Gobiidae	<i>Gobiodon okinawae</i>
59	Gobiidae	<i>Gobius paganellus</i>
60	Gobiidae	<i>Nemateleotris magnifica</i>
61	Gobiidae	<i>Neogobius melanostomus</i>
62	Gobiidae	<i>Paragobiodon Xanthosoma</i>
63	Gobiidae	<i>Priolepis cincta</i>
64	Gobiidae	<i>Ptereleotris evides</i>
65	Gobiidae	<i>Signigobius biocellatus</i>
66	Gobiidae	<i>Stonogobiops Dracula</i>
67	Gobiidae	<i>Stonogobiops nematodes</i>
68	Gobiidae	<i>Tomiyamichthys oni</i>
69	Gobiidae	<i>Trimma tevegae</i>
70	Gobiidae	<i>Valenciennesa muralis</i>
71	Gobiidae	<i>Valenciennesa puellaris</i>
72	Gobiidae	<i>Valenciennesa strigata</i>
73	Gobiidae	<i>Vanderhorstia flavilineata</i>



Tabelle A 2: Spezies Liste der untersuchten Actinopterygii

Tabellarische Auflistung der untersuchten Actinopterygii in dem histologischen und volumetrischen Vergleich mit Familien- und Ordnungszugehörigkeit. Das X in den Spalten BFI und Histo kennzeichnet, ob zu der Art entweder BFI oder Histologie Daten oder beides vorliegen.

Ordnung	Familie	Spezies	BFI	Histo
Polypteriformes	Polypteridae	<i>Erpetoichthys calabaricus</i>	X	
		<i>Polypterus senegalus</i>	X	
Acipenseriformes	Polyodontidae	<i>Polyodon spathula</i>	X	
	Acipenseridae	<i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	X	
Lepisosteiformes	Lepisosteidae	<i>Lepisosteus platostomus</i>	X	
Elopiformes	Megalopidae	<i>Megalops cyprinoides</i>		X
Anguilliformes	Muraenidae	<i>Echidna nebulosa</i>	X	
		<i>Rhinomuraena quaesita</i>	X	
	Ophichthidae	<i>Myrichthys maculosus</i>	X	
	Congridae	<i>Conger cinereus</i>	X	
	Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i>		X
Osteoglossiformes	Pantodontidae	<i>Pantodon buchholzi</i>	X	X
	Osteoglossidae	<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>	X	X
		<i>Arapaima gigas</i>		X
	Notopteridae	<i>Chitala chitala</i>	X	X
		<i>Xenomystus nigri</i>	X	X
	Mormyridae	<i>Brienomyrus brachyistius</i>	X	
		<i>Brienomyrus niger</i>	X	
		<i>Gnathonemus petersii</i>	X	
		<i>Mormyrus longirostris</i>	X	
	Gymnarchidae	<i>Gymnarchus niloticus</i>	X	
Alepocephaliformes	Platyroctidae	<i>Sagamichthys schnakenbecki</i>		X
	Alepocephalidae	<i>Rouleina attrita</i>		X
Clupeiformes	Clupeidae	<i>Clupea harengus</i>		X
Cypriniformes	Cyprinidae	<i>Rhodeus amarus</i>	X	
		<i>Puntius denisonii</i>	X	
		<i>Systemus rhomboocellatus</i>	X	
		<i>Carassius auratus</i>	X	X
		<i>Abramis brama</i>		X
		<i>Chondrostoma nasus</i>	X	
		<i>Phoxinus phoxinus</i>		X
		<i>Phreatichthys andruzzii</i>		X
		<i>Rutilus rutilus</i>	X	X
		<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	X	X
		<i>Zacco platypus</i>		X
		<i>Ctenopharyngodon idella</i>		X
		<i>Tinca tinca</i>	X	
		Gyrinochelidae	<i>Gyrinocheilus aymonieri</i>	X
Cobitidae	<i>Acantopsis choirorhynchus</i>	X		



Fortsetzung Tabelle A 2

Ordnung	Familie	Spezies	BFI	Histo
	Gastromyzontidae	<i>Gastromyzon punctulatus</i>	X	
Characiformes	Alestidae	<i>Phenacogrammus sp.</i>		X
	Serrasalminidae	<i>Metynnis hypsauchen</i>		X
		<i>Pygocentrus nattereri</i>		X
	Chilodontidae	<i>Chilodus punctatus</i>	X	
	Lebiasinidae	<i>Nannostomus beckfordi</i>	X	X
		<i>Copella arnoldi</i>		X
	Ctenoluciidae	<i>Boulengerella .sp</i>		X
	Characidae	<i>Aphyocharax anisitsi</i>	X	
		<i>Aphyocharax rathbuni</i>		X
		<i>Exodon paradoxus</i>		X
		<i>Gymnocorymbus ternetzi</i>		X
		<i>Hasemania nana</i>		X
		<i>Hyphessobrycon pulchripinnis</i>	X	
		<i>Ipaichthys kerri</i>	X	
		<i>Moenkhausia pittieri</i>		X
		<i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i>		X
Siluriformes	Callichthyidae	<i>Corydoras agassizii</i>	X	
		<i>Corydoras reticulatus</i>	X	
		<i>Corydoras schwartzi</i>		X
		<i>Megalechis thoracata</i>	X	
	Loricariidae	<i>Ancistrus temminckii</i>		X
		<i>Glyptoperichthys joselimaianus</i>	X	
		<i>Hypostomus sp.</i>		X
		<i>Macrotocinclus affinis</i>	X	X
		<i>Pterygoplichthys pardalis</i>	X	
		<i>Rineloricaria parva</i>	X	
		<i>Sturisoma aureum</i>	X	
	Siluridae	<i>Siluris glanis</i>		X
	Pangasidae	<i>Pangasius sutchi</i>		X
	Plotosidae	<i>Plotosus lineatus</i>		X
	Bagridae	<i>Mystus bimaculatus</i>	X	
		<i>Mystus micracanthus</i>		X
		<i>Mystus tengara</i>		X
	Erethistidae	<i>Hara jerdoni</i>	X	
	Mochokidae	<i>Synodontis nigriventis</i>	X	X
		<i>Synodontis petricola</i>	X	
	Clariidae	<i>Clarias gariepinus</i>		X
	Heteropneustidae	<i>Heteropneustes fossilis</i>	X	
	Ariidae	<i>Ariopsis seemanni</i>		X
	Doradidae	<i>Agamyxis pectinifrons</i>		X
		<i>Platydoras costatus</i>	X	



Fortsetzung Tabelle A 2

Ordnung	Familie	Spezies	BFI	Histo
	Auchenipteridae	<i>Trachelyopterus fisheri</i>		X
	Ictaluridae	<i>Ameiurus nebulosus</i>		X
	Heptapteridae	<i>Pimelodella gracilis</i>		X
	Pimelodidae	<i>Zungaro zungaro</i>	X	
		<i>Sorubim lima</i>		X
	Pseudopimelodidae	<i>Microglanis iheringi</i>	X	
Gymnotiformes	Apternotidae	<i>Apternotus albifrons</i>	X	X
Salmoniformes	Salmonidae	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	X	X
		<i>Salmo trutta</i>	X	X
Esociformes	Esocidae	<i>Esox lucius</i>	X	X
	Umbridae	<i>Umbra pygmaea</i>		X
Osmeriformes	Osmeridae	<i>Osmerus eperlanus</i>		X
Gadiformes	Gadidae	<i>Ciliata mustela</i>	X	X
		<i>Lota lota</i>		X
Holocentriformes	Holocentridae	<i>Holocentrus sp.</i>		X
		<i>Myripristis murdjan</i>	X	
Batrachoidiformes	Batrachoididae	<i>Porichthys notatus</i>	X	X
Kurtiformes	Apogonidae	<i>Pterapogon kauderni</i>	X	
Syngnathiformes	Callionymidae	<i>Callionymus maculatus</i>	X	
		<i>Synchiropus ocellatus</i>	X	
		<i>Synchiropus splendidus</i>	X	X
	Pegasidae	<i>Eurypegasmus draconis</i>	X	
	Syngnathidae	<i>Corythoichthys haematopterus</i>	X	
		<i>Syngnathus rostellatus</i>	X	
		<i>Syngnathus typhle</i>	X	
Synbranchiformes	Mastacembelidae	<i>Macrognathus pancalus</i>	X	
Anabantiformes	Helostomatidae	<i>Helostoma temminckii</i>	X	
	Osphronemidae	<i>Betta splendens</i>	X	X
		<i>Colisa lalia</i>		X
		<i>Sphaerichthys osphromenoides</i>		X
		<i>Trichogaster chuna</i>	X	
		<i>Trichogaster lalius</i>		X
		<i>Trichogaster trichopterus</i>		X
		<i>Trichopodus leerii</i>	X	
		<i>Trichopsis vittata</i>		X
	Channidae	<i>Channa pulchra</i>	X	
Pleuronectiformes	Bothidae	<i>Bothus lunatus</i>	X	
		<i>Platichthys flesus</i>		X
Carangiformes	Rachycentridae	<i>Rachycentron canadum</i>	X	
Mugiliformes	Mugilidae	<i>Mugil cephalus</i>	X	
		<i>Myxus petardi</i>		X



Fortsetzung Tabelle A 2

Ordnung	Familie	Spezies	BFI	Histo
Ovalentaria Incertae sedis	Opistognathidae	<i>Opistognathus randalli</i>	X	
	Polycentridae	<i>Monocirrhus polyacanthus</i>	X	X
	Pomacentridae	<i>Abudefduf saxatilis</i>	X	
		<i>Amblyglyphidodon curacao</i>	X	
		<i>Amphiprion ephippium</i>	X	
		<i>Amphiprion ocellaris</i>		X
		<i>Amphiprion percula</i>		X
		<i>Chromis retrofasciatus</i>	X	
		<i>Chrysiptera taupou</i>	X	
		<i>Dascyllus trimaculatus</i>		X
		<i>Hypsypops rubicundus</i>		X
		<i>Neoglyphidodon melas</i>	X	
		<i>Premnas biaculeatus</i>	X	
Cichliformes	Cichlidae	<i>Aequidens pulcher</i>	X	
		<i>Apistogramma agassizii</i>	X	
		<i>Astatotilapia burtoni</i>		X
		<i>Astronotus ocellatus</i>	X	
		<i>Aulonocara steveni</i>		X
		<i>Cichlasoma nicaraguense</i>		X
		<i>Hemichromis bimaculatus</i>		X
		<i>Heros efasciatus</i>	X	
		<i>Heros severus</i>	X	
		<i>Julidochromis marlieri</i>	X	
		<i>Maylandia zebra</i>	X	
		<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>	X	
		<i>Neolamprologus brichardi</i>	X	
		<i>Oreochromis niloticus</i>		X
		<i>Pterophyllum scalare</i>	X	
		<i>Sarotherodon sp.</i>		X
		<i>Steatocranus casuarius</i>	X	
		<i>Thorichthys meeki</i>	X	X
Atheriniformes	Melanotaeniidae	<i>Glossolepis incisus</i>	X	
		<i>Melanotaenia boesemani</i>	X	
Cyprinodontiformes	Goodeidae	<i>Ameca splendens</i>	X	
	Anablepidae	<i>Anableps anableps</i>		X
	Poeciliidae	<i>Heterandria formosa</i>	X	
		<i>Poecilia reticulata</i>		X
		<i>Poecilia sphenops</i>	X	
		<i>Xiphophorus hellerii</i>	X	
		<i>Xiphophorus maculatus</i>	X	
Beloniformes	Zenarchopteridae	<i>Nomorhamphus ebrardtii</i>	X	
Gobiesociformes	Gobiesocidae	<i>Diademichthys lineatus</i>	X	



Fortsetzung Tabelle A 2

Ordnung	Familie	Spezies	BFI	Histo	
Blenniiformes	Tripterygiidae	<i>Helcogramma maldivensis</i>	X		
	Blenniidae	<i>Atrosalarias fuscus</i>	X		
		<i>Blenniella chrysospilos</i>	X		
		<i>Cirripectes stigmaticus</i>	X		
		<i>Ecsenius stigmatura</i>	X		
		<i>Exallias brevis</i>	X		
		<i>Hypsoblennius brevipinnis</i>	X		
		<i>Lipophrys pholis</i>	X		
		<i>Meiacanthus grammistes</i>	X		
		<i>Plagiotremus rhinorhynchus</i>	X		
		<i>Salarias fasciatus</i>		X	
		<i>Salarias segmentatus</i>	X		
		Acanthuriformes	Zanclidae	<i>Zanclus cornutus</i>	X
Acanthuridae	<i>Naso vlamingii</i>		X		
	<i>Acanthurus bahianus</i>		X		
	<i>Ctenochaetus truncatus</i>		X		
	<i>Naso lituratus</i>			X	
	<i>Paracanthus hepatus</i>			X	
	<i>Zebrasoma flavescens</i>			X	
	<i>Zebrasoma scopas</i>			X	
	Centrarchidae		<i>Lepomis gibbosus</i>	X	X
			<i>Micropterus dolomieu</i>		X
	Cirrhitidae		<i>Amblycirrhitus pinos</i>	X	
			<i>Cirrhitichthys aprinus</i>	X	
			<i>Oxycirrhites typus</i>	X	
<i>Paracirrhites arcatus</i>		X			
<i>Kuhliidae</i>		<i>Kuhlia mugil</i>	X		
Chaetodontiformes	Chaetodontidae	<i>Chaetodon auriga</i>	X		
		<i>Hemitaurichthys zoster</i>		X	
Eupercaria Incertae sedis	Haemulidae	<i>Plectorhinchus chaetodonoides</i>	X		
		Lutjanidae	<i>Lutjanus synagris</i>	X	
	<i>Lutjanus campechanus</i>			X	
	Pomacanthidae		<i>Centropyge bicolor</i>	X	
		<i>Centropyge loriculus</i>	X		
		<i>Centropyge potteri</i>	X		
		<i>Scatophagidae</i>	<i>Scatophagus argus</i>		X
	<i>Trichonotidae</i>	<i>Trichonotus setiger</i>	X		
	Labriformes	Labridae	<i>Hologymnosus doliatus</i>	X	
			<i>Labroides dimidiatus</i>	X	
<i>Pseudocheilinus hexataenia</i>			X		
<i>Thalassoma bifasciatum</i>				X	
<i>Cirrhilabrus cyanopleura</i>				X	
Scaridae		<i>Scarus taeniopterus</i>		X	



Fortsetzung Tabelle A 2

Ordnung	Familie	Spezies	BFI	Histo
Lophiiformes	Antennariidae	<i>Antennarius sp.</i>	X	
Perciformes	Agonidae	<i>Agonus cataphractus</i>		X
	Cottidae	<i>Cottus gobio</i>	X	
		<i>Oligocottus maculosus</i>		X
		<i>Taurulus bubalis</i>	X	
	Cyclopteridae	<i>Cyclopterus lumpus</i>		X
	Gasterosteidae	<i>Gasterosteus aculeatus</i>		X
	Hexagrammidae	<i>Hexagrammos stelleri</i>		X
	Zoarcidae	<i>Lycodopsis pacifico</i>		X
		<i>Zoarces viviparus</i>		X
	Percidae	<i>Perca fluviatilis</i>	X	
		<i>Sander lucioperca</i>	X	
	Scorpaenidae	<i>Dendrochirus zebra</i>	X	
		<i>Ablabys taenianotus</i>	X	
	Serranidae	<i>Cephalopholis miniata</i>	X	
		<i>Pseudanthias dispar</i>	X	
		<i>Pseudanthias hypselosoma</i>		X
Tetraodontiformes	Triacanthodidae	<i>Parahollardia lineata</i>		X
	Ostraciidae	<i>Lactoria cornuta</i>		X
		<i>Ostracion cubicus</i>		X
	Balistidae	<i>Balistapus undulatus</i>	X	X
		<i>Melichthys vidua</i>		X
		<i>Odonus niger</i>	X	
		<i>Rhinecanthus aculeatus</i>	X	
		<i>Sufflamen chrysopterum</i>		X
	Monacanthidae	<i>Acreichthys tomentosus</i>	X	
		<i>Oxymonacanthus longirostris</i>	X	
		<i>Pervagor janthinosoma</i>	X	
	Tetraodontidae	<i>Arothron nigropunctatus</i>	X	
		<i>Canthigaster margaritata</i>		X
		<i>Canthigaster valentini</i>	X	
		<i>Carinotetraodon irrubesco</i>		X
		<i>Carinotetraodon travancoricus</i>	X	X
		<i>Colomessus asellus</i>	X	X
		<i>Tetraodon biocellatus</i>		X
	Diodontidae	<i>Chilomycterus schoepfii</i>		X
Uranoscopiformes	Ammodytidae	<i>Ammodytes tobianus</i>	X	



Kresylviolett Lösung (BFI Färbelösung, 0,5 % Kresylviolett + 0,1% Triton)

Chemische Zusammensetzung:

- 25 g Kresylviolett Acetat ($C_{18}H_{15}N_3O_3$)
- 10 Tropfen Triton X-100
- 1000 ml Aqua bidest.

Kresylviolett Acetat in Aqua bidest. über Nacht lösen, anschließend das Triton X-100 hinzufügen und die Lösung filtern. Bei Verwendung auf Ausfälle kontrollieren und ggf. erneut filtern.

Für die histologischen Schnitte das Kresylviolett ohne Triton ansetzen.



Phosphate Puffer (PB; Stocklösung 0,5 M, pH 7,4)

Chemische Zusammensetzung:

- 54,5 g Dinatriumhydrogenphosphat (Na_2HPO_4)
- 16 g Natriumdihydrogenphosphat (NaH_2PO_4)
- 1000 ml Aqua bidest.
- den pH-Wert mit 0,1 M Natronlauge (NaOH) auf 7,4 einstellen

Na_2HPO_4 in Aqua bidest. lösen und danach das NaH_2PO_4 hinzufügen und rühren lassen bis die Lösung klar geworden ist. Für die Arbeitslösung („Working Solution“) 0,1 M die Stocklösung 1:5 mit Aqua bidest. verdünnen.



Paraformaldehyd 4 %, phosphatgepuffert, kalt angesetzt (PFA)

Chemische Zusammensetzung:

- 10,9 g Dinatriumhydrogenphosphat (Na_2HPO_4)
- 40 g PFA ($\text{HO}(\text{CH}_2\text{O})_n\text{H}$)
- 3,2 g Natriumdihydrogenphosphat (NaH_2PO_4)
- 1000 ml Aqua bidest.

Na_2HPO_4 in Aqua bidest. lösen, danach das PFA hinzufügen und über Nacht rühren lassen bis die Lösung klar geworden ist. Zuletzt das NaH_2PO_4 hinzufügen und bei Bedarf filtern. Das fertige Fixativ im Kühlschrank lagern, kalt verwenden und in wenigen Wochen verbrauchen.



Zitronensäurepuffer 0,1 M

Chemische Zusammensetzung:

- 1,9 g Natriumcitrat ($\text{Na}_3\text{C}_6\text{H}_5\text{O}_7$)
- 0,67 g Zitronensäure ($\text{HOC}(\text{CO}_2\text{H})$)
- 5 Tropfen Triton X-100
- 100 ml Aqua bidest.

Natriumcitrat in Aqua bidest. lösen, Zitronensäure hinzufügen und rühren bis die Lösung klar ist. Zuletzt das Triton X-100 unter Rühren hinzugeben. Den Zitronensäurepuffer immer frisch ansetzen.



Deklaration der erhaltenen Hilfe und verwendeten Hilfsmittel

Die Arbeit besteht aus traditioneller Histologie und den Block Face Imaging (BFI) Daten. Bei der klassischen Histologie wurden, mit Ausnahme von *Trypauchen vagina* und *Eleotris sp.*, alle histologischen Präparate von Grundeln von mir hergestellt und ausgewertet. Für den histologischen Vergleich von Gehirnstrukturen wurde auf bestehende Querschnittserien in der Sammlung von Prof. Hofmann zurückgegriffen. Die Interpretation und Auswertung der vorliegenden Präparate wurde von mir eigenständig durchgeführt. Zu den verwendeten Schnittserien gehören die Arten: *Oncorhynchus mykiss*, *Rutilus rutilus*, *Thorichtys meeki*, *Xenomystus nigri*, *Mystus micracanthus*, *Mystus tengara*, *Synchiropus splendidus*, *Dascyllus trimaculatus*, *Holocentrus sp.*, *Salarias fasciatus*, *Clarias gariepinus*, *Carassius auratus* und *Lota lota*.

Die Messungen der Gehirnvolumina der Grundeln in den BFI Daten wurden vollständig von mir gemacht. An den Messwerten der anderen Strahlenflosser waren neben mir weitere AG Mitglieder beteiligt. Vor Verwendung der Daten wurden jedoch alle Volumenwerte durch mich überprüft. Bei der Einbettung und beim Schneiden der Proben standen die technischen Assistentinnen Marion Schlich und Sonja Zens unterstützend zur Seite.

Prof. Hofmann stellte mit seinem Programm „AnimalExplorer“ die Grundlage für die Volumenmessungen, die Auswertungen der Volumendaten mittels der VRT-Matrix, sowie die Rekonstruktionen der 3D Gehirnmodelle und der optischen Projektionstomographie zur Verfügung.

Die verwendeten Körpermorphologie Daten wurden von Prof. Hofmann anhand von Fotos von FAO bzw. Fishbase ermittelt.

Alle Individuen der *Elacatinus* Grundeln wurden von Dr. Renata Mazzei gefangen, euthanisiert und fixiert. Die weiteren Vorbereitungen und die Verarbeitung der Proben für die volumetrische Analyse, inkl. der Volumenmessungen und Auswertung der Datensätze mittels der VRT-Matrix und der PCA wurden von mir durchgeführt.

Zur Erstellung der Volumendaten wurde ein von Prof. Hofmann gebautes automatisches Mikrotom mit dem individuellen Mikrotom Programm verwendet.



Für die Polarisationsmikroskopie wurde ein Gerät und Programm verwendet, das von Prof. Hofmann gebaut bzw. geschrieben wurde.

Die Aufnahme der optischen Projektionstomographie (OPT) wurde ebenfalls auf einem von Prof. Hofmann gebauten Gerät mit einem von ihm geschriebenen Programm aufgenommen.



Danksagung

Mein größter Dank gilt meinem Betreuer Prof. Dr. Michael Hofmann von der Abteilung für Vergleichende Neuroanatomie des Instituts für Zoologie der Universität Bonn, der mich seit meiner Bachelorarbeit wissenschaftlich begleitet hat und mir meine Doktorarbeit überhaupt ermöglicht hat. Durch ihn wurde meine Leidenschaft für Fische geweckt und ich konnte von seinem enormen Enthusiasmus für die Neurobiologie der Fische über Jahre profitieren. Ohne ihn wäre diese spannende Arbeit über das Gehirn der Grundeln nicht möglich gewesen und dafür bin ich ihm sehr dankbar. Mit seinen bemerkenswerten technischen Fertigkeiten und Programmierfähigkeiten hat er die Basis für den Großteil meiner Auswertungen gestellt und auch auf meine Bedürfnisse angepasst. Michael hat mich über die Jahre hinweg wissenschaftlich gefördert und stand mir mit seinem Wissen und seinen experimentellen Fähigkeiten jederzeit zur Seite.

Bei PD Dr. Fabian Herder vom Zoologischen Forschungsmuseum Alexander Koenig (Leibniz-Institut zur Analyse des Biodiversitätswandels) möchte ich mich recht herzlich für die Übernahme der Position des Zweitgutachters bedanken. Die Gespräche mit ihm haben mich in der Durchführung meiner Arbeit positiv beeinflusst. Meine Forschung hat Fabian mit der Bereitstellung von Präparaten gerne unterstützt, sowie meinen Fortschritt interessiert verfolgt und mich darin bestärkt.

Unserer wissenschaftlichen Assistentin Dr. Ulrike Hanslik möchte ich für die gute Zusammenarbeit an dem Projekt über den Torus longitudinalis einen großen Dank aussprechen. Zudem möchte ich ihr für die tolle Hilfestellung bei gestalterischen Fragen zu Abbildungen, sowie kritischen Anmerkungen zum Text danken. Durch ihre große Hilfsbereitschaft und ihren Einsatz hat sie mich sehr bei der Fertigstellung meiner Arbeit unterstützt.

Ein großes Dankeschön gilt unserer technischen Assistentin Sonja Zens, die mir einerseits tatkräftig bei der Anfertigung der Block Face Imaging Datensätze unter die Arme gegriffen hat und andererseits das Arbeiten im Labor durch ihre Aufmerksamkeit und Organisation erleichtert hat. Sie hatte auch immer ein offenes Ohr in allen Belangen, ob privat oder bei der Arbeit und stand mir in den verschiedensten Situationen zur Seite.



Bedanken möchte ich mich auch bei unserer technischen Assistentin Marion Schlich fürs Anlernen des Schneidens am Kryostaten und des Einbettungsprozesses der Präparate. Zudem hat sie mir auch bei den Einbettungen und Erstellung der Volumendatensätze geholfen. Bei Fragen rund um die Fotografie war sie für mich meine unentwegte Ansprechpartnerin.

Bei Dr. Renata Mazzei Cespe Barbosa möchte ich mich für die gute Kooperation in dem Projekt über die *Elacatinus* Grundeln, sowie das Fangen und Bereitstellen der Proben bedanken.

Friedrich Wilhelm Miesen danke ich für die zahlreichen Gespräche und Diskussionen der letzten Jahre über Grundeln und ihre Ökologie. Außerdem war er immer eine große moralische Stütze und hat mich stets bei meiner Arbeit bestmöglich unterstützt und motiviert.

Ich möchte mich ganz herzlich bei Michael Taxacher und Andreas Wagnitz bedanken, die mir freundlicherweise Grundeln für meine Arbeit zur Verfügung gestellt haben und somit zu meiner Untersuchung zur Diversität der Grundeln beigetragen haben.

Bei Jenny Weserow möchte ich mich für ihre wundervolle Zeichnung der Grundel in der Einleitung bedanken. Ihre Zeichnung repräsentiert ausgezeichnet den Habitus und die Merkmale der Grundeln, wodurch diese ein optisches Highlight darstellt.

Zudem gilt mein Dank auch ehemaligen und gegenwärtigen Studierenden, die mit ihren Projekten zum Wachstum der histologischen Sammlung und der Datenbank mit den Volumenmessungen beigetragen haben. Auf diese Weise war für meine vergleichende Studie ausreichend Vergleichsmaterial vorhanden.

Meine Mutter hat mich nicht nur im Studium finanziell unterstützt und mir somit ermöglicht diesen Weg einzuschlagen, sondern hat mir auch in meinen Bestreben bedingungslos zur Seite gestanden. Sowohl in Höhen, als auch Tiefen war sie für mich da und hat immer einen Ausweg gesehen, auch in besonders schwierigen Situationen. Sie hat stets an mich geglaubt und mich immer motiviert. Dafür möchte ich mich ganz herzlich bei ihr bedanken, da sie entscheidenden Anteil hatte, dass ich es soweit geschafft habe.



Abkürzungsverzeichnis

Allgemein

AchE	Acetylcholinesterase	ND1	Stickstoffdehydrogenase Untereinheit 1
AD	Augendurchmesser	OPT	Optische Projektionstomographie
BABB	Mischung aus Benzylalkohol und Benzoessäurebenzylester	PB	Phosphatpuffer (engl. phosphate buffer)
BR	Beginn Rückenflosse	ND2	Stickstoffdehydrogenase Untereinheit 2
BFI	Block Face Imaging	PC	Hauptkomponente (engl. Principal component)
COI	Cytochrom C Oxidase Untereinheit I	PCA	Hauptkomponentenanalyse (engl. Principal component analysis)
CV	Kresylviolett (engl. Cresyl violet)	PFA	Paraformaldehyd
cyt b	Cytochrom b	SL	Standardlänge
FAO	Food and Agriculture Organization of the United States	RT	Volume Ratio Transformation
KH	Körperhöhe	ZNS	Zentrales Nervensystem



Gehirnstrukturen

(in den Volumenmessung abweichende
Abkürzungen in Klammern)

A	Nucleus anterior thalami	GC	Griseum centrale
AON	Nucleus octavus anterior	H	Hypophysis/Hypophyse
APo	Area praeoptica	Hab	Habenula
BO	Bulbus olfactorius (OB)	Had	Nucleus habenularis dorsalis
CC	Crista cerebellaris	Hav	Nucleus habenularis ventralis
Cer	Cerebellum	Hd	Nucleus periventricularis hypothalami, zona dorsalis
CM	Corpus mamillare	HT	Hypothalamus, pars tuberalis
CMa	Cellula Mauthneri	Hv	Nucleus periventricularis hypothalami, zona ventralis
CON	Nucleus octavolateralis caudalis	LCa	Lobus caudalis cerebelli
Cor	Corpus cerebelli	LIH	Lobus inferior hypothalami/ Inferiorer Lobus (IL)
CP	Nucleus centralis posterior thalami	LVII	Lobus facialis/ Facialis Lobus (FL)
D	Area dorsalis telencephali	LX	Lobus vagi/Vagus Lobus (VL)
Dc	Area dorsalis telencephali, zona centralis	MaON	Nucleus octavus magnocellularis
Dd	Area dorsalis telencephali, zona dorsalis	MO	Medulla oblongata
DI	Area dorsalis telencephali, zona lateralis	MON	Nucleus octavus medialis
Dm	Area dorsalis telencephali, zona medialis	MS	Medulla spinalis
Dmd	Area dorsalis telencephali, zona medialis dorsalis	M1	Motoneurongruppe 1 des Vagus Lobus
Dmv	Area dorsalis telencephali, zona medialis ventralis	M2	Motoneurongruppe 2 des Vagus Lobus
DON	Nucleus octavus descendens	M3	Motoneurongruppe 3 des Vagus Lobus
Dp	Area dorsalis telencephali, zona posterior	NAT	Nucleus anterior tuberis
DP	Nucleus dorsalis posterior thalami (PTd)	NC	Nucleus corticalis
Dx	neues Areal im dorsalen Telencephalon	NDLI	Nucleus diffuses lobi inferioris hypothalami
Dy	neues Areal im dorsalen Telencephalon	NE	Nucleus entopeduncularis
E	Epiphysis/Epiphyse	NI	Nucleus isthmi
EG	Eminentia granularis	NIn	Nucleus interpeduncularis
EON	Efferente octavolaterale Neurone	NG	Nucleus glomerulosus
EW	Edinger-Westphal Nucleus	NGS	Nucleus gustatorius secundarius/ Sekundärer gustatorischer Nucleus (SGus)
fe	Fissura endorhinalis	NGT	Nucleus gustatorius tertius
FR	Formatio reticularis		



NLV	Nucleus lateralis valvulae	SD	Saccus dorsalis
NPc	Nucleus paracommissuralis	SFGS	Stratum fibrosum et griseum superficiale
NPI	Nucleus perlemniscularis	SGC	Stratum griseum centrale
NPsm	Nucleus praetectalis superficialis, pars magnocellularis	SGL	Stratum glomerulosum bulbi olfactorii
NPsp	Nucleus praetectalis superficialis, pars parvocellularis	SO	Stratum opticum
NPT	Nucleus posterior tuberculum	SPV	Stratum periventriculare tecti optici
NPTp	Nucleus periventricularis tuberculi posterioris	SV	Saccus vasculosus
NRS	Nucleus raphes superior	Tel	Telencephalon
NT	Nucleus tangentialis	TL	Torus longitudinalis
NIII	Nucleus nervi oculomotorii	TLat	Torus lateralis
NIV	Nucleus trochlearis	TS	Torus semicircularis
NVmd	Nucleus motorius nervi trigemini, pars dorsalis	V	Area ventralis telencephali
NVmv	Nucleus motorius nervi trigemini, pars ventralis	Val	Valvula cerebelli
NVI	Nucleus abducens	Vc	Area ventralis telencephali, nucleus centralis
NVIIIm	Nucleus motorius nervi facialis	Vd	Area ventralis telencephali, nucleus dorsalis
NIXm	Nucleus motorius nervi glossopharyngeus	VDi	Ventriculus diencephali
NXm	Nucleus motorius nervi vagi	VI	Area ventralis telencephali, nucleus lateralis
PG	praeglomerulärer Komplex	VL	Nucleus ventrolateralis thalami
PGa	Nucleus praeglomerulosus anterioris	VM	Nucleus ventromedialis thalami
PGm	Nucleus praeglomerulosus pars medialis	VMe	Ventriculus mesencephali
PON	Nucleus octavus posterior	Vp	Area ventralis telencephali, nucleus postcommissuralis
Prtec	Praetectum	VRh	Ventriculus rhombencephali
Pth	Nucleus prethalamicus	Vs	Area ventralis telencephali, nucleus supra commissuralis
RL	Recessus lateralis	VTel	Ventriculus telencephali
SAC	Stratum album centrale	Vv	Area ventralis telencephali, nucleus ventralis
SCE	Stratum cellulare externum bulbi olfactorii	ZL	Zona limitans
SCI	Stratum cellulare internum bulbi olfactorii		



Nerven, Kommissuren und Fasertrakte

ac	Tractus cerebellaris anterioris	tbs	Tractus bulbospinalis
Ca	Commissura anterior	tca	Tractus cerebellaris anterior
Cans	Commissura ansulata	tDx	Tractus zum Dx
Ccer	Commissura cerebelli	tgS	Tractus gustatorius secundarius
Chab	Commissura habenularum	tmca	Tractus mesencephalo-cerebellaris anterior
Chor	Commissura horizontalis	to	Tractus opticus
Cinf	Commissura infima Halleri	tod	Tractus opticus dorsomedialis
Co	Chiasma opticum	tol	Tractus olfactorius lateralis
Cpop	Commissura postoptica	ttb	Tractus tectobulbaris
Cpos	Commissura posterior	ttbc	Tractus tectobulbaris cruciatus
Ctec	Commissura tecti	ttbr	Tractus tectobulbaris rectus
Cven	Commissura ventralis	vot	Tractus opticus ventromedialis
fai	Fibrae arcuatae internae	I	Nervus olfactorius
flm	Fasciculus longitudinalis medialis	II	Nervus opticus
flt	Fasciculus lateralis telencephali	III	Nervus oculomotorius
fmt	Fasciculus medialis telencephali	IV	Nervus trochlearis
fr	Fasciculus retroflexus	V	Nervus trigeminus
ll	Lemniscus lateralis	Vmd	Radix motoria nervi trigemini, pars dorsalis
mot	Tractus olfactorius medialis	VII	Nervus facialis
Nlla	Nervus lineae lateralis anterioris	VIII	Nervus octavus
Nllp	Nervus lineae lateralis posterioris	X	Nervus vagi
SN	Nervi spinali		



Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1.1: Evolution der Vertebraten mit relativer Diversität der Hauptgruppen nach Benton (2005)	12
Abbildung 1.2: Zeichnerische Darstellung der Körper- und Bauchflossenmorphologie der Grundeln.....	17
Abbildung 1.3: Systematik der Acanthopterygii (nach Betancur-R et al., 2016)	18
Abbildung 1.4: Interne und externe Systematik der Grundeln	19
Abbildung 3.1: Der Aufbau des Block Face Imaging Mikrotoms	34
Abbildung 3.2: Darstellung des Mikrotom Programms mit einem Querschnitt von <i>Oxyeleotris fimbriata</i>	36
Abbildung 3.3: Das Zeichenfenster des Programms „AnimalExplorer“ mit einem markierten Querschnitt von <i>Rhinogobius cliffordpopei</i>	39
Abbildung 3.4: Morphometrische Messwerte zur Erfassung der Ökotypen	43
Abbildung 3.5: Darstellung der OPT Rekonstruktion des Grundelgehirns im AnimalExplorer	44
Abbildung 3.6: Schematische Darstellung des Polarisationsmikroskops	46
Abbildung 4.1: Externe Ansicht des Gehirns von <i>Chlamydogobius eremius</i>	58
Abbildung 4.2: Querschnitte durch den Bulbus olfactorius und das rostrale Telencephalon .	59
Abbildung 4.3: Querschnitte durch die rostrale Region und die Mitte des Telencephalons ..	60
Abbildung 4.4: Querschnitte durch das kaudale Telencephalon auf der Ebene der anterioren Kommissur.....	61
Abbildung 4.5: Querschnitte durch das kaudale Telencephalon auf der Ebene der Area praeoptica	62
Abbildung 4.6: Querschnitte durch das kaudale Telencephalon und das Diencephalon auf Ebene der Habenula.....	63
Abbildung 4.7: Querschnitte durch das Diencephalon auf Ebene des praeglomerulären Komplexes	64
Abbildung 4.8: Querschnitte durch den posterioren Thalamus und das rostrale Mesencephalon	65
Abbildung 4.9: Querschnitte durch Mesencephalon auf Ebene des Nervus oculomotorius und des NPT.....	66
Abbildung 4.10: Querschnitte durch das kaudale Mesencephalon auf Ebene des Nucleus interpeduncularis und der Valvula cerebelli.....	67



Abbildung 4.11: Querschnitte durch die Region des Mesen- und Rhombencephalons auf Ebene der Valvula cerebelli und des Nucleus isthmi	68
Abbildung 4.12: Querschnitte durch das rostrale Rhombencephalon auf der Ebene des Sekundären gustatorischen Nucleus	69
Abbildung 4.13: Querschnitte durch das Rhombencephalon auf der Ebene des anterioren Seitenliniennervs und der octavalen Region	70
Abbildung 4.14: Querschnitte durch das Rhombencephalon auf der Ebene der Crista cerebellaris und des Facialis Lobus	71
Abbildung 4.15: Querschnitte durch das kaudale Rhombencephalon auf der Ebene des Facialis und Vagus Lobus	72
Abbildung 4.16: Polarisationsatlas von <i>Sicyopterus japonicus</i>	78
Abbildung 4.17: OPT Ansichten des Gehirns von <i>Valenciennesa strigata</i>	82
Abbildung 4.18: Mittelwert Matrix des Actinopterygii Gehirns.....	84
Abbildung 4.19: VRT-Matrizen als Anwendungsbeispiele bei gruppenweisen Vergleichen ...	90
Abbildung 4.20: VRT-Differenz-Matrizen morphologischer Parameter der Acanthopterygii.	92
Abbildung 4.21: Atlas des Dx bei <i>Valenciennesa muralis</i>	94
Abbildung 4.22: Zytoarchitektur des Dx	96
Abbildung 4.23: Fasertrakt zum Dx.....	97
Abbildung 4.24: Morphologischer Vergleich des TL anhand von 3D Gehirnrekonstruktionen	100
Abbildung 4.25: Histologischer Vergleich des TL.....	103
Abbildung 4.26: Systematische Verteilung der TL Morpho- und Histotypen	106
Abbildung 4.27: Histologie des TL von <i>Rhyacichthys aspro</i>	107
Abbildung 4.28: Histologie des TL von <i>Odontobutis obscurus</i>	108
Abbildung 4.29: Histologie des TL von <i>Eleotris sp.</i>	109
Abbildung 4.30: Histologie des TL von <i>Oxyeleotris marmorata</i>	110
Abbildung 4.31: Histologie des TL von <i>Chlamydogobius eremius</i>	111
Abbildung 4.32: Histologie des TL von <i>Valenciennesa muralis</i>	112
Abbildung 4.33: Histologischer Vergleich des Nucleus praeglomerulosus von Grundel und Cichlide.....	115
Abbildung 4.34: Histologischer Vergleich des NPc bei verschiedenen Actinopterygii.....	118



Abbildung 4.35: Vergleich des Vagus Lobus, Sekundären gustatorischen Nukleus und des Torus lateralis.....	122
Abbildung 4.36: CV und AChE Färbung des Vagus Lobus und der Vagus Motoneurone von <i>Valenciennesa muralis</i>	125
Abbildung 4.37: CV und AChE Färbung des Vagus Lobus und der Vagus Motoneurone von <i>Oxyeleotris marmorata</i>	127
Abbildung 4.38: 3D Rekonstruktionen verschiedener Grundelgehirne	131
Abbildung 4.39: Das „Mittelwert Gehirn“ der Grundeln	134
Abbildung 4.40: Volumenvergleiche der vier untersuchten Grundelfamilien.....	140
Abbildung 4.41: Graphische Darstellung der positiven und negativen Korrelationen der Hirngebiete der Gobiiformes	144
Abbildung 4.42: Zusammenfassung der Varianzen der Hauptkomponenten und der dazugehörige Scree-Test.....	145
Abbildung 4.43: Ladungsdiagramme und Tabelle der Ladungen der PCA	146
Abbildung 4.44: Streudiagramm der PCA aller Gobiiformes	148
Abbildung 4.45: Histologischer Vergleich des visuellen und gustatorischen Systems.....	150
Abbildung 4.46: Volumenvergleich der Sensorik mittels der VRT-Matrix	153
Abbildung 4.47: VRT-Differenz-Matrix <i>Gobiooides broussonnetii</i> / Mittelwert Grundelgehirn und 3D Rekonstruktion von <i>Gobiooides broussonnetii</i>	156
Abbildung 4.48: Externe Ansicht des Gehirns von <i>Gobiooides broussonnetii</i>	159
Abbildung 4.49: Kresylviolett Atlas von <i>Gobiooides broussonnetii</i>	161
Abbildung 4.50: Dx Histologie der Grundelfamilien	164
Abbildung 4.51: Ursprung des Dx	165
Abbildung 4.52: Ökologie der <i>Elacatinus</i> Arten und Phänotypen.....	166
Abbildung 4.53: Ergebnisse der VRT-Analyse der <i>Elacatinus</i> Arten.....	169
Abbildung 4.54: Ergebnisse der PCA aller <i>Elacatinus</i> Arten.....	171
Abbildung 4.55: Varianzen der PCA der verschiedenen <i>Elacatinus</i> Arten.....	172
Abbildung 4.56: Streudiagramme und Ladungshistogramme der verschiedenen <i>Elacatinus</i> Arten	174
Abbildung 4.57: Säulendiagramme der Geschlechtsunterschiede der <i>Elacatinus</i> Arten.....	177



Tabellenverzeichnis

Tabelle 3.1: Färbeprotokoll Kresylviolett.....	31
Tabelle 4.1: Volumenvergleich aller Familien mit dem Mittelwert der Actinopterygii.....	88
Tabelle 4.2: Volumenabweichungen der Arten von der „Mittelwert Grundel“	138
Tabelle 4.3: Pearson Korrelationen der Hirngebiete der Grundeln	141
Tabelle 4.4: Varianzen der Hauptkomponenten aller Elacatinus Arten	169
Tabelle A 1: Spezies Liste der untersuchten Grundeln	206
Tabelle A 2: Spezies Liste der untersuchten Actinopterygii.....	208



Literaturverzeichnis

Ackerman, J. L., & Bellwood, D. R. (2000). Reef fish assemblages: a re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Marine Ecology Progress Series*, 206, 227-237.

Agorreta, A., San Mauro, D., Schliewen, U., Van Tassell, J. L., Kovačić, M., Zardoya, R., & Rüber, L. (2013). Molecular phylogenetics of Gobioidae and phylogenetic placement of European gobies. *Molecular phylogenetics and evolution*, 69(3), 619-633.

Ahrens, K., & Wullimann, M. F. (2002). Hypothalamic inferior lobe and lateral torus connections in a percomorph teleost, the red cichlid (*Hemichromis lifalili*). *Journal of Comparative Neurology*, 449(1), 43-64.

Akihito, P. (1967). On four species of the gobiid fishes of the genus *Eleotris* found in Japan. *Japanese Journal of Ichthyology*, 14(4-6), 135-166.

Akihito, P. (1986). Some morphological characters considered to be important in gobiid phylogeny. In *Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the second international conference on Indo-Pacific fishes*. S.629-639. Ichthyological Society of Japan, Tokyo.

Akihito, Iwata, T. Kobayashi, K. Ikee, T. Imanishi, H. Ono, Y. Umehara, C. Hamamatsu, K. Sugiyama, Y. Ikeda, K. Sakamoto, A. Fumihito, S. Ohno, & Gojobori, T. (2000). Evolutionary aspects of gobioid fishes based upon a phylogenetic analysis of mitochondrial cytochrome *b* genes. *Gene* 259: 5-15.

Allen, G. R., Steene, R., Humann, P., & Deloach, N. (2003). *Reef fish identification: tropical Pacific*. New World Publications Incorporated.

Anken, R. H., & Rahmann, H. (1994). *Brain atlas of the adult swordtail fish, Xiphophorus helleri, and of certain developmental stages*. Gustav Fischer Verlag.

Atema, J. (1971). Structures and functions of the sense of taste in the catfish (*Ictalurus natalis*). *Brain, Behavior and Evolution*, 4(4), 273-294.

Aurich, H. J. (1938). Die Gobiiden (Ordnung: Gobioidae). (Mitteilung XXVIII der Wallace-Expedition Woltereck.). *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, Leipzig*, 38(1/2), 125-183.

Babu, N., & Nair, N. B. (1983). Taxonomic value of torus longitudinalis and valvula cerebelli in four species of *Amblypharyngodon* Bleeker (Pisces, Teleostei, Cyprinidae). *Proceedings: Animal Sciences*, 92(2), 115-119.

Bannikov, A. F., & Carnevale, G. (2016). † *Carlomonnus quasigobius* gen. et sp. nov.: the first gobioid fish from the Eocene of Monte Bolca, Italy.

Bauchot, R., Bauchot, M. L., Platel, R., & Ridet, J. M. (1977). Brains of Hawaiian tropical fishes; brain size and evolution. *Copeia*, 42-46.



- Bauchot, M. L., Ridet, J. M., Diagne, M., & Bauchot, R. (1989). Encephalization in Gobioidaei (Teleostei). *Japanese Journal of Ichthyology*, 36(1), 63-74.
- Beckley, L. E. (1985). The fish community of East Cape tidal pools and an assessment of the nursery function of this habitat. *African Zoology*, 20(1), 21-27.
- Bell, C. C., & Maler, L. (2005). Central neuroanatomy of electrosensory systems in fish. In *Electroreception*. S. 68-111. Springer, New York, NY.
- Benton, M. J. (2005). *Vertebrate Palaeontology*, S. 35. 3. Edition, Blackwell Publishing
- Benton, M. J. (2014). *Vertebrate Palaeontology*. Kapitel 7, S. 172-199. 4. Edition, Wiley-Blackwell
- Bernatchez, L., Renaut, S., Whiteley, A. R., Derome, N., Jeukens, J., Landry, L., Lu, G., Nolte, A. W., Østbye, K., Rogers, S. M. & St-Cyr, J. (2010). On the origin of species: insights from the ecological genomics of lake whitefish. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1547), 1783-1800.
- Berra, T. M. (2007). *Freshwater fish distribution*, S. 458. The University of Chicago Press. Chicago und London.
- Betancur-R, R., Wiley, E. O., Arratia, G., Acero, A., Bailly, N., Miya, M., Lecointre, G. & Orti, G. (2017). Phylogenetic classification of bony fishes. *BMC evolutionary biology*, 17(1), 1-40.
- Bleeker, P. 1874. Esquisse d'un système naturel des Gobioides. *Archives Néerlandaises des Sciences Exactes et Naturelles* 9: 289-331.
- Blob, R. W., Rai, R., Julius, M. L., & Schoenfuss, H. L. (2006). Functional diversity in extreme environments: effects of locomotor style and substrate texture on the waterfall-climbing performance of Hawaiian gobiid fishes. *Journal of Zoology*, 268(3), 315-324.
- Böhme, M. (2007). Revision of the cyprinids from the Early Oligocene of the České Středohoří Mountains, and the phylogenetic relationships of *Protothymallus* Laube 1901 (Teleostei, Cyprinidae, Gobioninae). *Acta Musei nationalis Pragae*, 63(2-4), 175-194.
- Brandl, S. J., Goatley, C. H., Bellwood, D. R., & Tornabene, L. (2018). The hidden half: ecology and evolution of cryptobenthic fishes on coral reefs. *Biological Reviews*, 93(4), 1846-1873.
- Brawand, D., Wagner, C. E., Li, Y. I., Malinsky, M., Keller, I., Fan, S., Simakov, O., Ng, A. Y., Lim Z. W., Bezault, E., Turner-Maier, J., Johnson, J., Alcazar, R., Noh, H. J., Russel, P., Aken, B., Alföldi, J., Amemiya, C., Azzouzi, N., Broïller, J-F., Barloy-Hubler, F., Berlin, A., Bloomquist, R., Carleton, K. L., Conte, M. A., D'Cotta, H., Esbel, O., Gaffney, L., Galibert, F., Gante, H. F., Gnerre, S., Greuter, L., Guyon, Haddad, N. S., Haerty, W., Harris, R-M., Hofmann, H. A., Hourlier, T., Hulata, G., Jaffe, D. B., Lara, M., Lee, A. P., MacCallum, I., Mwaiko, S., Nikaido, M., Nishihara, H., Ozouf-Costaz, C., Penman, D. J., Przybylski, D., Rakotomange, M., Renn, S. C. P., Ribeiro, F. J., Ron, M., Salzburger, W., Sanchez-Pulido, L., Santos, M. E., Searle, S., Sharpe, T., Swofford, R., Tan, F. J., Williams, L., Young, S., Yin, S., Okada, N., Kocher, T. D.,



- Miska, Lander, E. S., Venkatesh, B., Fernald, R. D., Meyer, A., Ponting, C. P., Streelman, J. T., Lindblad-Toh, K., Seehauser, O. & Di Palma, F. (2014). The genomic substrate for adaptive radiation in African cichlid fish. *Nature*, *513*(7518), 375-381.
- Brodal, P. (2004). *The central nervous system: structure and function*, S. xi-xii. Oxford University Press.
- Budney, L. A., & Hall, B. K. (2010). Comparative morphology and osteology of pelvic fin-derived midline suckers in lumpfishes, snailfishes and gobies. *Journal of Applied Ichthyology*, *26*(2), 167-175.
- Caprio, J., Brand, J. G., Teeter, J. H., Valentincic, T., Kalinoski, D. L., Kohbara, J., Kumazawa, T. & Wegert, S. (1993). The taste system of the channel catfish: from biophysics to behavior. *Trends in neurosciences*, *16*(5), 192-197.
- Carruthers, M., Yurchenko, A. A., Augley, J. J., Adams, C. E., Herzyk, P., & Elmer, K. R. (2018). De novo transcriptome assembly, annotation and comparison of four ecological and evolutionary model salmonid fish species. *BMC genomics*, *19*(1), 1-17.
- Chakrabarty, P. (2010). Status and phylogeny of Milyeringidae (Teleostei: Gobiiformes), with the description of a new blind cave-fish from Australia, *Milyeringa brooksi*, n. sp. *Zootaxa*, *2557*(1), 19-28.
- Christy, R. M., & Maie, T. (2019). Adhesive force and endurance during waterfall climbing in an amphidromous gobiid, *Sicyopterus japonicus* (Teleostei: Gobiidae): Ontogenetic scaling of novel locomotor performance. *Zoology*, *133*, 10-16.
- Clark, E., Stoll, M. J., Alburn, T. K., & Petzold, R. (2000). Mound-building and feeding behavior of the two-stripe goby, *Valenciennea helsdingenii*, in the South Red Sea. *Environmental Biology of Fishes*, *57*(2), 131-141.
- Coates, D. (1992). Biology of *Oxyeleotris heterodon* and its major prey, *Ophieleotris aporos*, two floodplain sleepers (Pisces: Eleotrididae) of the Sepik River fishery, northern Papua New Guinea. *Environmental biology of fishes*, *34*(1), 51-64.
- Coates, M. I. (2009). Beyond the age of fishes. *Nature*, *458*(7237), 413-414.
- Colin, P. L. (2010). Fishes as living tracers of connectivity in the tropical western North Atlantic: I. Distribution of the neon gobies, genus *Elacatinus* (Pisces: Gobiidae). *Zootaxa*, *2370*(1), 36-52.
- Costa, S. S., Andrade, R., Carneiro, L. A., Gonçalves, E. J., Kotrschal, K., & Oliveira, R. F. (2011). Sex differences in the dorsolateral telencephalon correlate with home range size in blennioid fish. *Brain, Behavior and Evolution*, *77*(1), 55-64.
- Côté, I. M., & Soares, M. C. (2011). Gobies as cleaners. *The biology of gobies*. S. 563-592. R. A. Patzner, & B. G. Kapoor (Eds.). CRC Press.



- Depczynski, M., & Bellwood, D. R. (2003). The role of cryptobenthic reef fishes in coral reef trophodynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 256, 183-191.
- Dostine, P. L., & Morton, S. R. (1989). Feeding Ecology of the Whiskered Tern, *Chlidonias hybrida*, in the Alligator Rivers Region, Northern-Territory. *Wildlife Research*, 16(5), 549-562.
- Dunlap, K. D. (2016). Fish neurogenesis in context: assessing environmental influences on brain plasticity within a highly labile physiology and morphology. *Brain, behavior and evolution*, 87(3), 156-166.
- Dunlap, K. D., McCarthy, E. A., & Jashari, D. (2008). Electrocommunication signals alone are sufficient to increase neurogenesis in the brain of adult electric fish, *Apteronotus leptorhynchus*. *Developmental neurobiology*, 68(12), 1420-1428.
- Eastman, J. T., & Lannoo, M. J. (2001). Anatomy and histology of the brain and sense organs of the Antarctic eel cod *Muraenolepis microps* (Gadiformes; Muraenolepididae). *Journal of Morphology*, 250(1), 34-50.
- Ebbesson, L. O. E., & Braithwaite, V. A. (2012). Environmental effects on fish neural plasticity and cognition. *Journal of Fish Biology*, 81(7), 2151-2174.
- Edmunds, N. B., McCann, K. S., & Laberge, F. (2016). Food web structure shapes the morphology of teleost fish brains. *Brain, Behavior and Evolution*, 87(2), 128-138.
- Eifert, C., Farnworth, M., Schulz-Mirbach, T., Riesch, R., Bierbach, D., Klaus, S., Wurster, A., Tobler, M., Streit, B., Indy, J. R., & Plath, M. (2015). Brain size variation in extremophile fish: local adaptation versus phenotypic plasticity. *Journal of Zoology*, 295(2), 143-153.
- Evans, H. M. (1935). The brain of *Gadus*, with special reference to the medulla oblongata and its variations according to the feeding habits of different gadidæ—I. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B-Biological Sciences*, 117(805), 367-399.
- Finger, T. E. (2008). Sorting food from stones: the vagal taste system in goldfish, *Carassius auratus*. *Journal of Comparative Physiology A*, 194(2), 135-143.
- Finger, T. E., Bell, C. C., & Russell, C. J. (1981). Electrosensory pathways to the valvula cerebelli in mormyrid fish. *Experimental brain research*, 42(1), 23-33.
- Fischer, S., Bessert-Nettelbeck, M., Kotrschal, A., & Taborsky, B. (2015). Rearing-group size determines social competence and brain structure in a cooperatively breeding cichlid. *The American Naturalist*, 186(1), 123-140.
- Folgueira, M., Riva-Mendoza, S., Ferreño-Galmán, N., Castro, A., Bianco, I. H., Anadón, R., & Yáñez, J. (2020). Anatomy and connectivity of the torus longitudinalis of the adult zebrafish. *Frontiers in neural circuits*, 14, 8.



- Folgueira, M., Sueiro, C., Rodríguez-Moldes, I., Yáñez, J., & Anadón, R. (2007). Organization of the torus longitudinalis in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): An immunohistochemical study of the GABAergic system and a Dil tract-tracing study. *Journal of Comparative Neurology*, 503(2), 348-370.
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N. & R. van der Laan (eds) 2021. ESCHMEYER'S CATALOG OF FISHES: GENERA, SPECIES, REFERENCES. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Elektronische Version aufgerufen am 6. August 2021.
- Friedman, S. T., Price, S. A., Corn, K. A., Larouche, O., Martinez, C. M., & Wainwright, P. C. (2020). Body shape diversification along the benthic–pelagic axis in marine fishes. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1931), 20201053.
- Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2021. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (06/2021). Aufgerufen am 6. August 2021.
- Furutani-Seiki, M., & Wittbrodt, J. (2004). Medaka and zebrafish, an evolutionary twin study. *Mechanisms of development*, 121(7-8), 629-637.
- Gebhardt, I. C. (2018). Specializations in the brain divisions of gobioid fishes (Teleostei: Gobiiformes). Masterarbeit.
- Gerking, S. D. (1994). *Feeding ecology of fish*, S. 206 f. Academic Press Inc .
- Ghanbarifardi, M., & Malek, M. (2009). Distribution, diversity, and abundance of rocky intertidal fishes in the Persian Gulf and Gulf of Oman, Iran. *Marine Biology Research*, 5(5), 496-502.
- Giles, S., Darras, L., Clément, G., Blicek, A., & Friedman, M. (2015). An exceptionally preserved Late Devonian actinopterygian provides a new model for primitive cranial anatomy in ray-finned fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1816), 20151485.
- Gill, A. C., & Mooi, R. D. (2012). Thalasseleotrididae, new family of marine gobioid fishes from New Zealand and temperate Australia, with a revised definition of its sister taxon, the Gobiidae (Teleostei: Acanthomorpha). *Zootaxa*, 3266(1), 41-52.
- Gonda, A., Herczeg, G., & Merilä, J. (2009) a. Adaptive brain size divergence in nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*)?. *Journal of evolutionary biology*, 22(8), 1721-1726.
- Gonda, A., Herczeg, G., & Merilä, J. (2009) b. Habitat-dependent and-independent plastic responses to social environment in the nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) brain. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1664), 2085-2092.



- Gonda, A., Herczeg, G., & Merilä, J. (2011). Population variation in brain size of nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*)-local adaptation or environmentally induced variation?. *BMC evolutionary biology*, 11(1), 1-11.
- Gonzalez-Voyer, A., Winberg, S., & Kolm, N. (2009). Social fishes and single mothers: brain evolution in African cichlids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1654), 161-167.
- Günther, A. 1861. *Catalogue of the fishes in the British Museum. Catalogue of the acanthopterygian fishes in the collection of the British Museum*. 3. Gobiidae, Discoboli, Pediculati, Blenniidae, Labyrinthici, Mugilidae, Notacanthi. British Museum, London.
- Hagio, H., Kawaguchi, M., Abe, H., & Yamamoto, N. (2021). Afferent and efferent connections of the nucleus prethalamicus in the yellowfin goby *Acanthogobius flavimanus*. *Journal of Comparative Neurology*, 529(1), 87-110.
- Hagio, H., Sato, M., & Yamamoto, N. (2018). An ascending visual pathway to the dorsal telencephalon through the optic tectum and nucleus prethalamicus in the yellowfin goby *Acanthogobius flavimanus* (Temminck & Schlegel, 1845). *Journal of Comparative Neurology*, 526(10), 1733-1746.
- Hastings, P. A., Walker, H. J., & Galland, G. R. (2014). *Fishes: A guide to their diversity*, S. 193. University of California Press.
- Hayama, T., & Caprio, J. (1989). Lobule structure and somatotopic organization of the medullary facial lobe in the channel catfish *Ictalurus punctatus*. *Journal of Comparative Neurology*, 285(1), 9-17.
- Helfman, G., Collette, B. B., Facey, D. E., & Bowen, B. W. (2009). *The diversity of fishes: biology, evolution, and ecology*, S. 191, S. 317. John Wiley & Sons.
- Hendry, A. P. & Stearns, S. C. (2004). *Evolution illuminated: salmon and their relatives*. Oxford University Press.
- Herczeg, G., Välimäki, K., Gonda, A., & Merilä, J. (2014). Evidence for sex-specific selection in brain: A case study of the nine-spined stickleback. *Journal of evolutionary biology*, 27(8), 1604-1612.
- Herler, J. (2007). Microhabitats and ecomorphology of coral-and coral rock-associated gobiid fish (Teleostei: Gobiidae) in the northern Red Sea. *Marine Ecology*, 28, 82-94.
- Herler, J., Koblmüller, S., & Sturmbauer, C. (2009). Phylogenetic relationships of coral-associated gobies (Teleostei, Gobiidae) from the Red Sea based on mitochondrial DNA data. *Marine Biology*, 156(4), 725-739.
- Herler, J., Munday, P. L., & Hernaman, V. (2011). Gobies on coral reefs. *The biology of gobies*, 493-529. R. A. Patzner, & B. G. Kapoor (Eds.). CRC Press.



- Hernaman, V., Probert, P. K., & Robbins, W. D. (2009). Trophic ecology of coral reef gobies: interspecific, ontogenetic, and seasonal comparison of diet and feeding intensity. *Marine Biology*, 156(3), 317-330.
- Herrick, C. J. (1905). The central gustatory paths in the brains of bony fishes. Studies from the Neurological Laboratory of Denison University. No. XVIII. *Journal of Comparative Neurology and Psychology*, 15(5), 375-456.
- Heymer, A., & Zander, C. D. (1978). Morphology and ecology of *Gobius vittatus* Vinciguerra, 1883, and its possible mimicry relationship to *Blennius rouxi* Cocco, 1833 in the Mediterranean. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 16(2), 132-143.
- Hoese, D.F. 1984. Gobioidae: relationships, In: *Ontogeny and systematics of fishes*, H.G. Moser, W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W. Kendall, Jr. and S.L. Richardson (eds.). Special Publication No. 1, American Society of Ichthyology and Herpetology, e Press, Lawrence Kansas. pp. 588-591.
- Hoese, D.F. and A.C. Gill. 1993. Phylogenetic relationships of eleotrid fishes (Perciformes: Gobioidae). *Bulletin of Marine Science* 52: 415-440.
- Hofmann, M. H. (2020). Sex Differences in the Swordtail *Xiphophorus hellerii* Revealed by a New Method to Investigate Volumetric Data. *Brain, Behavior and Evolution*, 95(3-4), 127-138.
- Horn, M. H., Martin, K. L., & Chotkowski, M. A. (Eds.). (1998). *Intertidal fishes: life in two worlds*, S. 320. Elsevier.
- Huber, R., van Staaden, M. J., Kaufman, L. S., & Liem, K. F. (1997). Microhabitat use, trophic patterns, and the evolution of brain structure in African cichlids. *Brain, Behavior and Evolution*, 50(3), 167-182.
- Humphreys, W. F. (2001). *Milyeringa veritas* (Eleotridae), a remarkably versatile cave fish from the arid tropics of northwestern Australia. In *The biology of hypogean fishes* (pp. 297-313). Springer, Dordrecht.
- Hutchings, J. A. (2011). Old wine in new bottles: reaction norms in salmonid fishes. *Heredity*, 106(3), 421-437.
- Iljin, B. S. (1930). *Le système des Gobiidés*. Ministerio de Fomento, Instituto Español de Oceanografía.
- Imura, K., Yamamoto, N., Sawai, N., Yoshimoto, M., Yang, C. Y., Xue, H. G., & Ito, H. (2003). Topographical organization of an indirect telencephalo-cerebellar pathway through the nucleus paracommissuralis in a teleost, *Oreochromis niloticus*. *Brain, behavior and evolution*, 61(2), 70-90.



- Inoue, K., & Takei, Y. (2003). Asian medaka fishes offer new models for studying mechanisms of seawater adaptation. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 136(4), 635-645.
- Ishikawa, Y. (2000). Medakafish as a model system for vertebrate developmental genetics. *Bioessays*, 22(5), 487-495.
- Ishikawa Y, Yoshimoto M, Yamamoto N, Ito H (1999) Different brain morphologies from different genotypes in a single teleost species, the medaka (*Oryzias latipes*). 53:2–9.
- Ito, H. (1971). Fine structure of the carp torus longitudinalis. *Journal of Morphology, Brain, Behavior and Evolution*, 135(2), 153-163.
- Ito, H., Ishikawa, Y., Yoshimoto, M., & Yamamoto, N. (2007). Diversity of brain morphology in teleosts: brain and ecological niche. *Brain, Behavior and Evolution*, 69(2), 76-86.
- Ito, H., Murakami, T., & Morita, Y. (1982). An indirect telencephalo-cerebellar pathway and its relay nucleus in teleosts. *Brain Research*, 249(1), 1-13.
- Ito, H., & Vanegas, H. (1983). Cytoarchitecture and ultrastructure of nucleus prethalamicus, with special reference to degenerating afferents from optic tectum and telencephalon, in a teleost (*Holocentrus ascensionis*). *Journal of Comparative Neurology*, 221(4), 401-415.
- Jaafar, Z., & Murdy, E. O. (Eds.). (2017). *Fishes out of water: biology and ecology of mudskippers*, S. XV und S. 138-142. CRC Press.
- Jakubčinová, K., Simonović, P., Števo, B., Čanak Atlagić, J., & Kováč, V. (2017). What can morphology tell us about ecology of four invasive goby species?. *Journal of fish biology*, 90(5), 1999-2019.
- Jordan, D.S. (1923). A classification of fishes. *Stanford University Publications, Biological Sciences* 3: 79-243.
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H., Jessell, T. M., Siegelbaum, S., Hudspeth, A. J., & Mack, S. (Eds.). (2013). *Principles of neural science*, Part I: S. 5-20. Vol. 4, New York: McGraw-hill.
- Kano, Y., Nishida, S., & Nakajima, J. (2012). Waterfalls drive parallel evolution in a freshwater goby. *Ecology and evolution*, 2(8), 1805-1817.
- Kanwal, J. S., Finger, T. E., & Caprio, J. (1988). Forebrain connections of the gustatory system in ictalurid catfishes. *Journal of Comparative Neurology*, 278(3), 353-376.
- Karplus, I. (2014). *Symbiosis in fishes: the biology of interspecific partnerships*, S. 316-358. John Wiley & Sons.
- Karplus, I., & Thompson, A. R. (2011). The partnership between gobiid fishes and burrowing alpheid shrimps. *The biology of gobies*, S. 559-607. R. A. Patzner, & B. G. Kapoor (Eds.). CRC Press.



- Kassem, M., Ridet, J. M., & Bauchot, R. (1989). Volumetric analysis of the principal subdivisions of the brain of Gobioidae (Teleosts, Perciformes). *Journal für Hirnforschung*, 30(1), 59-67.
- Kawaguchi, M., Hagio, H., Yamamoto, N., Matsumoto, K., Nakayama, K., Akazome, Y., Izumi, H., Tsuneoka, Y., Suto, F., Murakami, Y. & Ichijo, H. (2019). Atlas of the telencephalon based on cytoarchitecture, neurochemical markers, and gene expressions in *Rhinogobius flumineus* [Mizuno, 1960]. *Journal of Comparative Neurology*, 527(4), 874-900.
- Keagy, J., Braithwaite, V. A., & Boughman, J. W. (2018). Brain differences in ecologically differentiated sticklebacks. *Current zoology*, 64(2), 243-250.
- Keith, P. (2003). Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions. *Journal of fish biology*, 63(4), 831-847.
- Keith, P., & Lord, C. (2011). Tropical freshwater gobies: amphidromy as a life cycle. *The biology of gobies*, S. 243-277. R. A. Patzner, & B. G. Kapoor (Eds.). CRC Press.
- Keith, P., Lord, C., & Maeda, K. (2015). *Indo-Pacific sicydiine gobies: biodiversity, life traits and conservation*, S. 8 und S. 24. Société française d'ichtyologie.
- Keith, P., Lord, C., Lorion, J., Watanabe, S., Tsukamoto, K., Couloux, A., & Dettai, A. (2011). Phylogeny and biogeography of Sicydiinae (Teleostei: Gobiidae) inferred from mitochondrial and nuclear genes. *Marine biology*, 158(2), 311-326.
- Kocher, T. D. (2004). Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model. *Nature Reviews Genetics*, 5(4), 288-298.
- Kolb, B., & Whishaw, I. Q. (1998). Brain plasticity and behavior. *Annual review of psychology*, 49(1), 43-64.
- Kornfield, I., & Smith, P. F. (2000). African cichlid fishes: model systems for evolutionary biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 163-196.
- Kotrschal, K., & Finger, T. E. (1996). Secondary connections of the dorsal and ventral facial lobes in a teleost fish, the rockling (*Ciliata mustela*). *Journal of Comparative Neurology*, 370(4), 415-426.
- Kotrschal, A., Rogell, B., Maklakov, A. A., & Kolm, N. (2012). Sex-specific plasticity in brain morphology depends on social environment of the guppy, *Poecilia reticulata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(11), 1485-1492.
- Kotrschal, K., Van Staaden, M. J., & Huber, R. (1998). Fish brains: evolution and environmental relationships. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8(4), 373-408.
- Lam, S. S., Ma, N. L., Jusoh, A., & Ambak, M. A. (2014). A study on the optimal tank design and feed type to the growth of marble goby (*Oxyeleotris marmorata* Bleeker) and reduction



of waste in a recirculating aquaponic system. *Desalination and Water Treatment*, 52(4-6), 1044-1053.

Lamb, C. F., & Caprio, J. (1993) a. Diencephalic gustatory connections in the channel catfish. *Journal of Comparative Neurology*, 337(3), 400-418.

Lamb, C. F., & Caprio, J. (1993) b. Taste and tactile responsiveness of neurons in the posterior diencephalon of the channel catfish. *Journal of Comparative Neurology*, 337(3), 419-430.

La Mesa, G., Di Muccio, S., & Vacchi, M. (2006). Structure of a Mediterranean cryptobenthic fish community and its relationships with habitat characteristics. *Marine Biology*, 149(2), 149-167.

Larson, H. K. (2011). Systematics of the Rhyacichthyidae. *The biology of gobies*, S. 51-60. R. A. Patzner, & B. G. Kapoor (Eds.). CRC Press.

Larson, H. K., Foster, R., Humphreys, W. F., & Stevens, M. I. (2013). A new species of the blind cave gudgeon *Milyeringa* (Pisces: Gobioidae, Eleotridae) from Barrow Island, Western Australia, with a redescription of *M. veritas* Whitley. *Zootaxa*, 3616(2), 135-150.

Law, M. I., & Constantine-Paton, M. (1981). Anatomy and physiology of experimentally produced striped tecta. *Journal of Neuroscience*, 1(7), 741-759.

Lisney, T. J., & Collin, S. P. (2006). Brain morphology in large pelagic fishes: a comparison between sharks and teleosts. *Journal of Fish Biology*, 68(2), 532-554.

Long J.A. (1996). *The Rise of Fishes: 500 Million Years of Evolution*, 1. Edition. Johns Hopkins University Press. S. i 9; Kapitel 6-7: S. 126-159.

López, J. M., & González, A. (2017). Organization of the catecholaminergic systems in the brain of lungfishes, the closest living relatives of terrestrial vertebrates. *Journal of Comparative Neurology*, 525(14), 3083-3109.

Luiten, P. G. M. (1981). Afferent and efferent connections of the optic tectum in the carp (*Cyprinus carpio* L.). *Brain Research*, 220(1), 51-65.

Luong, V. C., Yi, Y., & Lin, C. K. (2005). Cove culture of marble goby (*Oxyeleotris marmorata* Bleeker) and carps in Tri An Reservoir of Vietnam. *Aquaculture*, 244(1-4), 97-107.

Marchetti, M. P., & Nevitt, G. A. (2003). Effects of hatchery rearing on brain structures of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Environmental biology of Fishes*, 66(1), 9-14.

Marsden, C. D., & Rowland, R. (1965). The mammalian pons, olive and pyramid. *Journal of Comparative Neurology*, 124(2), 175-187.



- Marui, T., Caprio, J., Kiyohara, S., & Kasahara, Y. (1988). Topographical organization of taste and tactile neurons in the facial lobe of the sea catfish, *Plotosus lineatus*. *Brain research*, 446(1), 178-182.
- Mata-Cortés, S., Martínez-Pérez, J. A., & Peterson, M. S. (2004). Feeding habits and sexual dimorphism of the violet goby, *Gobioides broussoneti* Lacepede (Pisces: Gobiidae), in the estuarine system of Tecolutla, Veracruz, Mexico. *Gulf and Caribbean Research*, 16(1), 89-93.
- Mazzei, R., Soares, M. C., & Bshary, R. (2021). Social organization variation and behavioural flexibility in the facultative cleaning goby *Elacatinus prochilos*. *Animal Behaviour*, 174, 187-195.
- McCraney, W. T., Thacker, C. E., & Alfaro, M. E. (2020). Supermatrix phylogeny resolves goby lineages and reveals unstable root of Gobiaria. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 151, 106862.
- McCune, A. R., & Carlson, R. L. (2004). Twenty ways to lose your bladder: common natural mutants in zebrafish and widespread convergence of swim bladder loss among teleost fishes. *Evolution & development*, 6(4), 246-259.
- McDowall, R. M. (2004). Ancestry and amphidromy in island freshwater fish faunas. *Fish and Fisheries*, 5(1), 75-85.
- Meador, R. G. (1934). The optic system of the teleost, *Holocentrus*. I. The primary optic pathways and the corpus geniculatum complex. *Journal of Comparative Neurology*, 60(3), 361-407.
- Meek, J. (1992). Why run parallel fibers parallel? Teleostean Purkinje cells as possible coincidence detectors, in a timing device subserving spatial coding of temporal differences. *Neuroscience*, 48(2), 249-283.
- Meek, J., & Nieuwenhuys, R. (1998). Holosteans and teleosts. In *The central nervous system of vertebrates*, S. 759-937. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Meek, J., Yang, J. Y., Han, V. Z., & Bell, C. C. (2008). Morphological analysis of the mormyrid cerebellum using immunohistochemistry, with emphasis on the unusual neuronal organization of the valvula. *Journal of Comparative Neurology*, 510(4), 396-421.
- Mees, G. F. (1962). The subterranean freshwater fauna of Yardie Creek Station, North West Cape, Western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 45, 24-32.
- Mes, D., Palstra, A. P., Henkel, C. V., Mayer, I., & Vindas, M. A. (2020). Swimming exercise enhances brain plasticity in fish. *Royal Society open science*, 7(1), 191640.
- Meyer, A. (1993). Phylogenetic relationships and evolutionary processes in East African cichlid fishes. *Trends in ecology & evolution*, 8(8), 279-284.



- Miller, P. J. (1973). The osteology and adaptive features of *Rhyacichthys aspro* (Teleostei: Gobioidei) and the classification of gobioid fishes. *Journal of Zoology*, 171(3), 397-434.
- Miller, P. J. (1981). The systematic position of a West African gobioid fish, *Eleotris maltzani* Steindachner. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 73(3), 273-286.
- Miller, R. J., & Evans, H. E. (1965). External morphology of the brain and lips in catostomid fishes. *Copeia*, 467-487.
- Morita, Y., & Finger, T. E. (1985). Topographic and laminar organization of the vagal gustatory system in the goldfish, *Carassius auratus*. *Journal of Comparative Neurology*, 238(2), 187-201.
- Morita, Y., Murakami, T., & Ito, H. (1983). Cytoarchitecture and topographic projections of the gustatory centers in a teleost, *Carassius carassius*. *Journal of Comparative Neurology*, 218(4), 378-394.
- Munday, P. L., Jones, G. P., & Caley, M. J. (1997). Habitat specialisation and the distribution and abundance of coral-dwelling gobies. *Marine Ecology Progress Series*, 152, 227-239.
- Murakami, T., Fukuoka, T., & Ito, H. (1986). Telencephalic ascending acousticolateral system in a teleost (*Sebastes marmoratus*), with special reference to the fiber connections of the nucleus preglomerulosus. *Journal of Comparative Neurology*, 247(3), 383-397.
- Murakami, T., Morita, Y., & Ito, H. (1983). Extrinsic and intrinsic fiber connections of the telencephalon in a teleost, *Sebastes marmoratus*. *Journal of Comparative Neurology*, 216(2), 115-131.
- Myers, R. A., Gingras, M. K., Keyes, G., Konhauser, K. O., & Zonneveld, J. P. (2019). Bioresuspension behaviors of the gobiid, *Valencienea puellaris*, and the biogenic sedimentary structures it produces. *Palaios*, 34(4), 179-189.
- Naruse, K., Tanaka, M., & Takeda, H. (Eds.). (2011). *Medaka: a model for organogenesis, human disease, and evolution*. Springer Science & Business Media.
- Näslund, J., Aarestrup, K., Thomassen, S. T., & Johnsson, J. I. (2012). Early enrichment effects on brain development in hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*): no evidence for a critical period. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69(9), 1481-1490.
- Near, T. J., Eytan, R. I., Dornburg, A., Kuhn, K. L., Moore, J. A., Davis, M. P., Wainwright, P. C., Friedman, M. & Smith, W. L. (2012). Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification. *Proc Natl Acad Sci USA* 109(34):13698–13703.
- Near, T. J., Dornburg, A., Eytan, R. I., Keck, B. P., Smith, W. L., Kuhn, K. L., Moore, J. A., Price, S. A., Burbrink, F. T., Friedman, M. & Wainwright, P. C. (2013). Phylogeny and tempo of diversification in the superradiation of spiny-rayed fishes. *Proceedings of the national Academy of sciences*, 110(31), 12738-12743.



- Nelson, J. S. (1994). *Fishes of the world*, 3. Edition, S. 413. Wiley Interscience 39 New York.
- Nelson, J. S. (2006). *Fishes of the world*, 4. Edition, S. 420. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey.
- Nelson, J. S, Grande, T. C & Wilson, M. V. H (2016). *Fishes of the world*, 5. Edition, S. 1-12, S. 131, S. 326-333. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey.
- Nieuwenhuys, R., & Meek, J. (1990). The telencephalon of actinopterygian fishes. In *Comparative structure and evolution of cerebral cortex, part I*, S. 31-73. Springer, Boston, MA.
- Nieuwenhuys, R., Pouwels, E., & Smulders-Kersten, E. (1974). The neuronal organization of cerebellar lobe C1 in the mormyrid fish *Gnathonemus petersii* (Teleostei). *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 144(3), 315-336.
- Norton, S. F., Luczkovich, J. J., & Motta, P. J. (1995). The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. In *Ecomorphology of fishes*. Springer, Dordrecht. S. 287-304.
- Northcutt, R. G. (2002). Understanding vertebrate brain evolution. *Integrative and comparative biology*, 42(4), 743-756.
- Northcutt, R. G., & Braford, M. R. (1980). New observations on the organization and evolution of the telencephalon of actinopterygian fishes. In *Comparative neurology of the telencephalon*, S. 41-98. Springer, Boston, MA.
- Northcutt, R. G., & Wullimann, M. F. (1988). The visual system in teleost fishes: morphological patterns and trends. In *Sensory biology of aquatic animals*, S. 515-552. Springer, New York, NY.
- Northmore, D. (2011). The optic tectum. *Encyclopedia of fish physiology: From genome to environment*, 1, 131-142.
- Parenti, P. (2021). A checklist of the gobioid fishes of the world (Percomorpha: Gobiiformes). *Iranian Journal of Ichthyology*, 8, 1-480.
- Parichy, D. M. (2015). The natural history of model organisms: Advancing biology through a deeper understanding of zebrafish ecology and evolution. *Elife*, 4, e05635.
- Park, P. J., & Bell, M. A. (2010). Variation of telencephalon morphology of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in relation to inferred ecology. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(6), 1261-1277.
- Park, P. J., Chase, I., & Bell, M. A. (2012). Phenotypic plasticity of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* telencephalon in response to experience in captivity. *Current Zoology*, 58(1), 189-210.



Patterson, C. (1993). Osteichthyes: Teleostei. *The fossil record*, 2, S. 621-656. M. Benton (Edt.)

Patzner, R. A. (1999). Habitat utilization and depth distribution of small cryptobenthic fishes (Blenniidae, Gobiocidae, Gobiidae, Tripterygiidae) in Ibiza (western Mediterranean Sea). *Environmental Biology of Fishes*, 55(3), 207-214.

Patzner, R. A., Van Tassell, J. L., & Kovacic, M., & Kapoor, B. G. (2011). *The biology of gobies*. Preface. R. A. Patzner, & B. G. Kapoor (Eds.). CRC Press.

Peter, R. E., Macey, M. J., & Gill, V. E. (1975). A stereotaxic atlas and technique for forebrain nuclei of the killifish, *Fundulus heteroclitus*. *Journal of Comparative Neurology*, 159(1), 103-127.

Pezold, F. (1993). Evidence for the monophyletic Gobiidae. *Copeia* 1993: 634-643.

Polgar, G., Sacchetti, A., & Galli, P. (2010). Differentiation and adaptive radiation of amphibious gobies (Gobiidae: Oxudercinae) in semi-terrestrial habitats. *Journal of Fish Biology*, 77(7), 1645-1664.

Pollen, A. A., Dobberfuhl, A. P., Scace, J., Igulu, M. M., Renn, S. C., Shumway, C. A., & Hofmann, H. A. (2007). Environmental complexity and social organization sculpt the brain in Lake Tanganyikan cichlid fish. *Brain, Behavior and Evolution*, 70(1), 21-39.

Quimbayo, J. P., & Zapata, F. A. (2018). Cleaning interactions by gobies on a tropical eastern Pacific coral reef. *Journal of fish biology*, 92(4), 1110-1125.

Rahmann, H., Jeserich, G., Zeutzius, I. & (1978). Ontogeny of visual acuity of rainbow trout under normal conditions and light deprivation. *Behaviour*, 68(3-4), 315-322.

Reichenbacher, B., Přikryl, T., Cerwenka, A. F., Keith, P., Gierl, C., & Dohrmann, M. (2020). Freshwater gobies 30 million years ago: New insights into character evolution and phylogenetic relationships of Pirskeniidae (Gobioidei, Teleostei). *PloS one*, 15(8), e0237366.

Rink, E., & Wullimann, M. F. (1998). Some forebrain connections of the gustatory system in the goldfish *Carassius auratus* visualized by separate Dil application to the hypothalamic inferior lobe and the torus lateralis. *Journal of Comparative Neurology*, 394(2), 152-170.

Rocha, L. A., Rosa, I. L., & Feitoza, B. (2000). Sponge-dwelling fishes of northeastern Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 59(4), 453-458.

Romer, A.S. (1959) *The Vertebrate Story*. S. 437-439. The Univ. Chicago Press, London.

Ronco, F., Matschiner, M., Böhne, A., Boila, A., Büscher, H. H., El Taher, A., Indermaur, A., Malinsky, M., Ricci, V., Kahmen, A., Jentoff, S. & Salzburger, W. (2021). Drivers and dynamics of a massive adaptive radiation in cichlid fishes. *Nature*, 589(7840), 76-81.



- Rosen, D. E., & C. Patterson. 1990. On Muller's and Cuvier's concepts of pharyngognath and labyrinth fishes and the classification of percomorph fishes, with an atlas of percomorph dorsal gill arches. *Amer. Mus. Novitates* 2983:1–57.
- Rowe, J. S., & Beauchamp, R. D. (1982). Visual responses of nucleus corticalis neurons in the perciform teleost, Northern Rock Bass (*Ambloplites rupestris rupestris*). *Brain research*, 236(1), 205-209.
- Rüber, L., Van Tassell, J. L., & Zardoya, R. (2003). Rapid speciation and ecological divergence in the American seven-spined gobies (Gobiidae, Gobiiosomatini) inferred from a molecular phylogeny. *Evolution*, 57(7), 1584-1598.
- Sakamoto, N., & Ito, H. (1982). Fiber connections of the corpus glomerulosum in a teleost, *Navodon modestus*. *Journal of Comparative Neurology*, 205(3), 291-298.
- Samuk, K., Iritani, D., & Schluter, D. (2014). Reversed brain size sexual dimorphism accompanies loss of parental care in white sticklebacks. *Ecology and evolution*, 4(16), 3236-3243.
- Satoh T. P., & Katayami E. (2022). Complete mitochondrial genomes of two sand diver species (Perciformes, Trichonotidae): novel gene orders and phylogenetic position within Gobiiformes. *Mitochondrial DNA Part B*, 7(1), 12-14.
- Sayer, M. D. (2005). Adaptations of amphibious fish for surviving life out of water. *Fish and Fisheries*, 6(3), 186-211.
- Schnitzlein, H. N. (1962). The habenula and the dorsal thalamus of some teleosts. *Journal of Comparative Neurology*, 118(2), 225-267.
- Schoenfuss, H. L., Maie, T., Kawano, S. M., & Blob, R. W. (2011). Performance across extreme environments: comparing waterfall climbing among amphidromous gobioid fishes from Caribbean and Pacific Islands. *Cybium*, 35(4), 361-369.
- Schoenfuss, H. L., Maie, T., Moody, K. N., Lesteberg, K. E., Blob, R. W., & Schoenfuss, T. C. (2013). Stairway to heaven: evaluating levels of biological organization correlated with the successful ascent of natural waterfalls in the Hawaiian stream goby *Sicyopterus stimpsoni*. *PloS one*, 8(12), e84851.
- Seehausen, O. (2006). African cichlid fish: a model system in adaptive radiation research. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1597), 1987-1998.
- Shi, Z., Zhang, Y., Meek, J., Qiao, J., & Han, V. Z. (2008). The neuronal organization of a unique cerebellar specialization: The valvula cerebelli of a mormyrid fish. *Journal of Comparative Neurology*, 509(5), 449-473.
- Shumway, C. A. (2008). Habitat complexity, brain, and behavior. *Brain, Behavior and Evolution*, 72(2), 123-134.



Striedter, G. F. (2018). *Principles of brain evolution*. Kapitel 3, S.51-93. Oxford University Press.

Striedter, G. F., & Northcutt, R. G. (2021). The independent evolution of dorsal pallia in multiple vertebrate lineages. *Brain, Behavior and Evolution*, 96(4-6), 200-211.

Sturmbauer, C. (1998). Explosive speciation in cichlid fishes of the African Great Lakes: a dynamic model of adaptive radiation. *Journal of Fish Biology*, 53, 18-36.

Takahashi, T., & Koblmüller, S. (2011). The adaptive radiation of cichlid fish in Lake Tanganyika: a morphological perspective. *International journal of evolutionary biology*, 2011.

Takeda, H. (2008). Draft genome of the medaka fish: a comprehensive resource for medaka developmental genetics and vertebrate evolutionary biology. *Development, growth & differentiation*, 50, S157-S166.

Taylor, M. S., & Hellberg, M. E. (2005). Marine radiations at small geographic scales: Speciation in neotropical reef gobies (*Elacatinus*). *Evolution*, 59(2), 374-385.

Thacker, C. E. (2003). Molecular phylogeny of the gobioid fishes (Teleostei: Perciformes: Gobioidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 26(3), 354-368.

Thacker, C. E. (2009). Phylogeny of Gobioidae and placement within Acanthomorpha, with a new classification and investigation of diversification and character evolution. *Copeia*, 2009(1), 93-104.

Thacker, C. E. (2011). Systematics of Butidae and Eleotridae. *The biology of gobies*, S. 79-85. R. A. Patzner, & B. G. Kapoor (Eds.). CRC Press.

Thacker, C. E. (2013). Phylogenetic placement of the European sand gobies in Gobionellidae and characterization of gobioid lineages (Gobiiformes: Gobioidae). *Zootaxa*, 3619, 369-382.

Thacker, C. E., & Hardman, M. A. (2005). Molecular phylogeny of basal gobioid fishes: Rhyacichthyidae, Odontobutidae, Xenisthmidae, Eleotridae (Teleostei: Perciformes: Gobioidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 37(3), 858-871.

Thacker, C. E., Satoh, T. P., Katayama, E., Harrington, R. C., Eytan, R. I., & Near, T. J. (2015). Molecular phylogeny of Perciformes resolves *Trichonotus* as the sister lineage to Gobioidae (Teleostei: Gobiiformes) and confirms the polyphyly of Trachinoidei. *Molecular phylogenetics and evolution*, 93, 172-179.

Tomchik, S. M., & Lu, Z. (2005). Octavolateral projections and organization in the medulla of a teleost fish, the sleeper goby (*Dormitator latifrons*). *Journal of Comparative Neurology*, 481(1), 96-117.



- Tomchik, S. M., & Lu, Z. (2006). Auditory physiology and anatomy of octavolateral efferent neurons in a teleost fish. *Journal of Comparative Physiology A*, 192(1), 51-67.
- Tornabene, L., Ahmadi, G. N., Berumen, M. L., Smith, D. J., Jompa, J., & Pezold, F. (2013a). Evolution of microhabitat association and morphology in a diverse group of cryptobenthic coral reef fishes (Teleostei: Gobiidae: *Eviota*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66(1), 391-400.
- Tornabene, L., Chen, Y., & Pezold, F. (2013b). Gobies are deeply divided: phylogenetic evidence from nuclear DNA (Teleostei: Gobioidae: Gobiidae). *Systematics and Biodiversity*, 11(3), 345-361.
- Ullmann, J. F., Cowin, G., & Collin, S. P. (2010). Quantitative assessment of brain volumes in fish: comparison of methodologies. *Brain, behavior and evolution*, 76(3-4), 261-270.
- Vaughan, D. B., Grutter, A. S., Costello, M. J., & Hutson, K. S. (2017). Cleaner fishes and shrimp diversity and a re-evaluation of cleaning symbioses. *Fish and Fisheries*, 18(4), 698-716.
- Volff, J. N. (2005). Genome evolution and biodiversity in teleost fish. *Heredity*, 94(3), 280-294.
- Wagner, H. J. (2001). Sensory brain areas in mesopelagic fishes. *Brain, Behavior and Evolution*, 57(3), 117-133.
- Wagner, H. J. (2002). Sensory brain areas in three families of deep-sea fish (slickheads, eels and grenadiers): comparison of mesopelagic and demersal species. *Marine Biology*, 141(5), 807-817.
- White, G. E., & Brown, C. (2015). Variation in brain morphology of intertidal gobies: a comparison of methodologies used to quantitatively assess brain volumes in fish. *Brain, behavior and evolution*, 85(4), 245-256.
- Whiteman, E. A., & Côté, I. M. (2002). Cleaning activity of two Caribbean cleaning gobies: intra- and interspecific comparisons. *Journal of Fish Biology*, 60(6), 1443-1458.
- Whiteman, E. A., & Cote, I. M. (2004). Dominance hierarchies in group-living cleaning gobies: causes and foraging consequences. *Animal Behaviour*, 67(2), 239-247.
- Whitley, G. P. (1945). New sharks and fishes from western Australia. Pt. 2. *Aust. Zoologist.*, 11, 1-42.
- Winemiller, K. O., Kelso-Winemiller, L. C., & Brenkert, A. L. (1995). Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlid fishes. In *Ecomorphology of fishes*, S. 235-261. Springer, Dordrecht.
- Wittbrodt, J., Shima, A., & Schartl, M. (2002). Medaka—a model organism from the far East. *Nature Reviews Genetics*, 3(1), 53-64.



- Wongrat, P., & Miller, P. J. (1991). The innervation of head neuromast rows in eleotridine gobies (Teleostei: Gobioidi). *Journal of Zoology*, 225(1), 27-42.
- Wullimann, M. F. (1988). The tertiary gustatory center in sunfishes is not nucleus glomerulosus. *Neuroscience letters*, 86(1), 6-10.
- Wullimann, M. F. (1994). The teleostean torus longitudinalis. *European journal of morphology*, (1), 235-242.
- Wullimann, M. F. (1998). The Central Nervous System. In: *The Physiology of Fishes*, S. 245-282. 2. Edition, CRC Press
- Wullimann, M. F., & Meyer, D. L. (1990). Phylogeny of putative cholinergic visual pathways through the pretectum to the hypothalamus in teleost fish. *Brain, Behavior and Evolution*, 36(1), 14-29.
- Wullimann, M. F., & Roth, G. (1992). Is the nucleus corticalis of teleosts a new cholinergic central nervous system for vertebrates?. *Neuroreport*, (1), 33-35.
- Wullimann, M. F., & Roth, G. (1994). Descending telencephalic information reaches longitudinal torus and cerebellum via the dorsal preglomerular nucleus in the teleost fish, *Pantodon buchholzi*: a case of neural preaptation?. *Brain, Behavior and Evolution*, 44(6), 338-352.
- Wullimann, M. F., Rupp, B., & Reichert, H. (1996). *Neuroanatomy of the Zebrafish Brain: A Topological Atlas*, 19-87. Birkhäuser Verlag Basel.
- Xue, H. G., Yamamoto, N., Yang, C. Y., Kerem, G., Yoshimoto, M., Imura, K., & Ito, H. (2003). Fiber connections of the torus longitudinalis and optic tectum in holocentrid teleosts. *Journal of Comparative Neurology*, 462(2), 194-212.
- Yamada, T., Sugiyama, T., Tamaki, N., Kawakita, A., & Kato, M. (2009). Adaptive radiation of gobies in the interstitial habitats of gravel beaches accompanied by body elongation and excessive vertebral segmentation. *BMC Evolutionary Biology*, 9(1), 1-14.
- Yamamoto, N. (2017). Adaptive radiation and vertebrate brain diversity: cases of teleosts. In *Brain Evolution by Design*, 253-271. Springer, Tokyo.
- Yamamoto, K., & Bloch, S. (2017). Overview of brain evolution: lobe-finned fish vs. ray-finned fish. In *Evolution of the brain, cognition, and emotion in vertebrates*, S. 3-33. Springer, Tokyo.
- Yamamoto, N., & Hagio, H. (2021). Cerebellum-Like Systems in Actinopterygian Fishes with a Special Focus on the Diversity of Cerebellum-Like System in the Mesencephalon. In *Cerebellum as a CNS Hub*, S. 25-59. Springer, Cham.



- Yamamoto, N., & Ito, H. (2005). Fiber connections of the anterior preglomerular nucleus in cyprinids with notes on telencephalic connections of the preglomerular complex. *Journal of Comparative Neurology*, 491(3), 212-233.
- Yopak, K. E., Lisney, T. J., Collin, S. P., & Montgomery, J. C. (2007). Variation in brain organization and cerebellar foliation in chondrichthyans: sharks and holocephalans. *Brain, behavior and evolution*, 69(4), 280-300.
- Yoshida, M., Tsuji, T., & Mukuda, T. (2020). Relationship between brain morphology and life history in four bottom-dwelling gobiids. *Zoological science*, 37(2), 168-176.
- Yoshimoto, M., Albert, J. S., Sawai, N., Shimizu, M., Yamamoto, N., & Ito, H. (1998). Telencephalic ascending gustatory system in a cichlid fish, *Oreochromis (Tilapia) niloticus*. *Journal of Comparative Neurology*, 392(2), 209-226.
- Zander, C. D. (2011). Morphological adaptations to special environments of gobies. *The biology of gobies*, S. 345-366. R. A. Patzner, & B. G. Kapoor (Eds.). CRC Press.
- Zupanc, G. K. H. (2006). Neurogenesis and neuronal regeneration in the adult fish brain. *Journal of Comparative Physiology A*, 192(6), 649-670.
- Zupanc, G. K., Hinsch, K., & Gage, F. H. (2005). Proliferation, migration, neuronal differentiation, and long-term survival of new cells in the adult zebrafish brain. *Journal of Comparative Neurology*, 488(3), 290-319.