

# **Der Hypothalamus und seine assoziierten Kerngebiete bei Strahlenflossern**

## **Dissertation**

zur  
Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)  
der  
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der  
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

von  
  
**Matthias Schmidt**

aus  
  
Bonn

Bonn, Februar 2024

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

Gutachter/Betreuer: Prof. Dr. Thomas Bartolomaeus

Gutachter: Prof. Dr. Gerhard von der Emde

Tag der Promotion: 30.07.2025

Erscheinungsjahr: 2025

# Danksagung

Zu allererst möchte ich Irene Jellen für die Vermittlung in ein Arbeitstraining bei Prof. Dr. Michael Hofmann in der Abteilung „Vergleichende Neuroanatomie“ am Institut für Zoologie der Universität Bonn danken, mit dem Ziel dort auch promovieren zu können. Demzufolge danke ich Herrn Professor Hofmann für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und das Thema meines Dissertationsprojekts. Darüber hinaus danke ich dem wissenschaftlichen Mitarbeiter Dr. Nils Krützfeldt, den technischen Assistentinnen Marion Schlich und Sonja Zens, dem Tierpräparator Klaus Völker und dem Tierpfleger Slava Braun für ihre Hilfsbereitschaft.

Mein weiterer Dank richtet sich an Marion Becker von der Universität Bonn und dem Dekan der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bonn Prof. Dr. Johannes Beck für ihre Unterstützung bei meinem Promotionsvorhaben.

Außerdem möchte ich Prof. Dr. Thomas Bartolomaeus vom Bonner Institut für Organismische Biologie, ehemals Institut für Evolutionsbiologie und Ökologie, der Universität Bonn ganz besonders danken, dass er mich spontan als Doktorand genommen hat, um mein Promotionsvorhaben fortzusetzen. Darüber hinaus danke ich Prof. Dr. Gerhard von der Emde vom ehemaligen Institut für Zoologie der Universität Bonn für seine Bereitschaft ein weiterer Gutachter zu sein.

Abschließend möchte ich meinen Eltern, Geschwistern und all denjenigen danken, die mich in dieser Zeit unterstützt, bestärkt und ermutigt haben.

# **Kumulative Dissertation**

Bei dieser Dissertation handelt es sich um eine kumulative Dissertation basierend auf inhaltlich zusammengehörigen Publikationen, die alle ein wissenschaftliches Begutachtungsverfahren erfolgreich durchlaufen haben und in englischer Sprache verfasst sind. Beim Anfertigen der Dissertationsschrift, die in deutscher Sprache vorliegt, wurden Inhalte aus diesen Publikationen übernommen.

Angaben über die erhaltene Hilfe und die verwendeten Hilfsmittel sind in den „Materialien und Methoden“-Abschnitten sowie den Danksagungen der Publikationen zu finden.

Aus urheberschutzrechtlichen Gründen sind die Publikationen im Anhang nicht in der elektronischen Veröffentlichung der Dissertationsschrift enthalten. Sie sind aus den entsprechenden Fachzeitschriften zu entnehmen.

# Publikationen der Dissertation

Im Folgenden sind die Publikationen der Dissertation chronologisch absteigend aufgelistet. Dabei sind die bibliografischen Angaben inklusive DOIs aufgeführt und zusätzlich ist angegeben, in welchen Kapiteln der Dissertation Inhalte aus diesen Publikationen zu finden sind.

1) Schmidt, M. (2023) Afferent and efferent connections of the nucleus posterior tuberis in the firemouth cichlid, *Thorichthys meeki*. *Neuroscience Research*, 186: 10–20.

DOI: <https://doi.org/10.1016/j.neures.2022.08.007>

Inhalte aus dieser Publikation sind in den Kapiteln 1.4.3, 1.8 und 2.3 der Dissertation zu finden.

2) Schmidt, M. (2021) Calretinin immunoreactivity in the inferior lobe of the hypothalamus and associated nuclei of the firemouth cichlid, *Thorichthys meeki*. *Journal of Chemical Neuroanatomy*, 113: 101887.

DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jchemneu.2020.101887>

Inhalte aus dieser Publikation sind in den Kapiteln 1.6, 1.8 und 2.2 der Dissertation zu finden.

3) Schmidt, M. (2020) Two different areas of the nucleus glomerulosus in the South American pufferfish, *Colomesus asellus*. *Visual Neuroscience*, 37: E003.

DOI: <https://doi.org/10.1017/S0952523820000012>

Inhalte aus dieser Publikation sind in den Kapiteln 1.4.2, 1.5, 1.8 und 2.4 der Dissertation zu finden.

4) Schmidt, M. (2020) Evolution of the hypothalamus and inferior lobe in ray-finned fishes. *Brain, Behavior and Evolution*, 95: 302–316.

DOI: <https://doi.org/10.1159/000505898>

Inhalte aus dieser Publikation sind in den Kapiteln 1.1, 1.5, 1.8 und 2.1 der Dissertation zu finden.

# Inhaltsverzeichnis

|                                                                                                                                                                         |               |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------|
| <b>1. Einleitung .....</b>                                                                                                                                              | <b>1</b>      |
| 1.1 Die innere Systematik der Strahlenflosser .....                                                                                                                     | 1             |
| 1.2 Die Gehirne der Strahlenflosser .....                                                                                                                               | 2             |
| 1.3 Die Histologie des Hypothalamus der Strahlenflosser .....                                                                                                           | 7             |
| 1.4 Assoziierte Kerngebiete des Hypothalamus bei Teleostiern .....                                                                                                      | 11            |
| 1.4.1 Torus lateralis .....                                                                                                                                             | 12            |
| 1.4.2 Nucleus glomerulosus .....                                                                                                                                        | 13            |
| 1.4.3 Nucleus posterior tuberis .....                                                                                                                                   | 14            |
| 1.4.4 Corpus mamillare .....                                                                                                                                            | 16            |
| 1.5 Der inferiore Lobus des Hypothalamus erhält visuellen Input vom<br>Nucleus glomerulosus .....                                                                       | 18            |
| 1.6 Das Calcium-bindende Protein Calretinin .....                                                                                                                       | 19            |
| 1.7 Die Funktionen des Hypothalamus der Teleostier .....                                                                                                                | 20            |
| 1.8 Aufgaben und Ziele der Arbeit .....                                                                                                                                 | 21            |
| <br><b>2. Zusammenfassung der Publikationen .....</b>                                                                                                                   | <br><b>23</b> |
| 2.1 Evolution des Hypothalamus und inferioren Lobus bei Strahlenflossern ....                                                                                           | 23            |
| 2.1.1 Ergebnisse und Diskussion .....                                                                                                                                   | 23            |
| 2.2 Calretinin-Immunreaktivität im inferioren Lobus des Hypothalamus und<br>assoziierten Kerngebieten vom Feuermaulbuntbarsch, <i>Thorichthys</i><br><i>meeki</i> ..... | 37            |
| 2.2.1 Ergebnisse und Diskussion .....                                                                                                                                   | 37            |
| 2.3 Afferente und efferente Verbindungen des Nucleus posterior tuberis<br>beim Feuermaulbuntbarsch, <i>Thorichthys meeki</i> .....                                      | 46            |
| 2.3.1 Ergebnisse und Diskussion .....                                                                                                                                   | 46            |
| 2.4 Zwei verschiedene Areale des Nucleus glomerulosus beim<br>Assel-Kugelfisch, <i>Colomesus asellus</i> .....                                                          | 58            |
| 2.4.1 Ergebnisse und Diskussion .....                                                                                                                                   | 58            |
| <br><b>Zusammenfassung .....</b>                                                                                                                                        | <br><b>64</b> |

**Summary ..... 65**

**Literaturverzeichnis ..... 66**

## Anhang

**Anhang 1.** Schmidt, M. (2020) Evolution of the hypothalamus and inferior lobe in ray-finned fishes. *Brain, Behavior and Evolution*, 95: 302–316.

**Anhang 2.** Schmidt, M. (2021) Calretinin immunoreactivity in the inferior lobe of the hypothalamus and associated nuclei of the firemouth cichlid, *Thorichthys meeki*. *Journal of Chemical Neuroanatomy*, 113: 101887.

**Anhang 3.** Schmidt, M. (2023) Afferent and efferent connections of the nucleus posterior tuberis in the firemouth cichlid, *Thorichthys meeki*. *Neuroscience Research*, 186: 10–20.

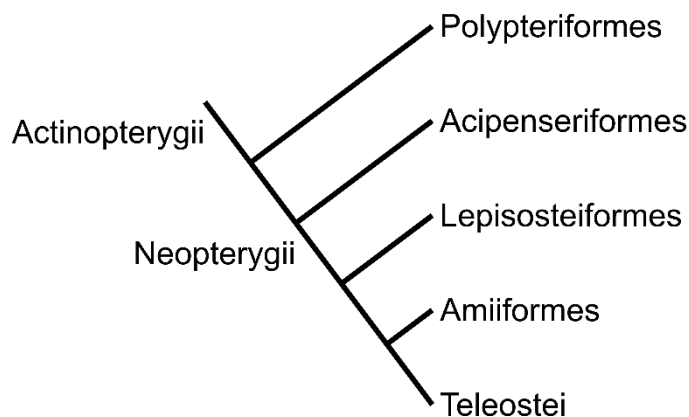
**Anhang 4.** Schmidt, M. (2020) Two different areas of the nucleus glomerulosus in the South American pufferfish, *Colomesus asellus*. *Visual Neuroscience*, 37: E003.



# 1. Einleitung

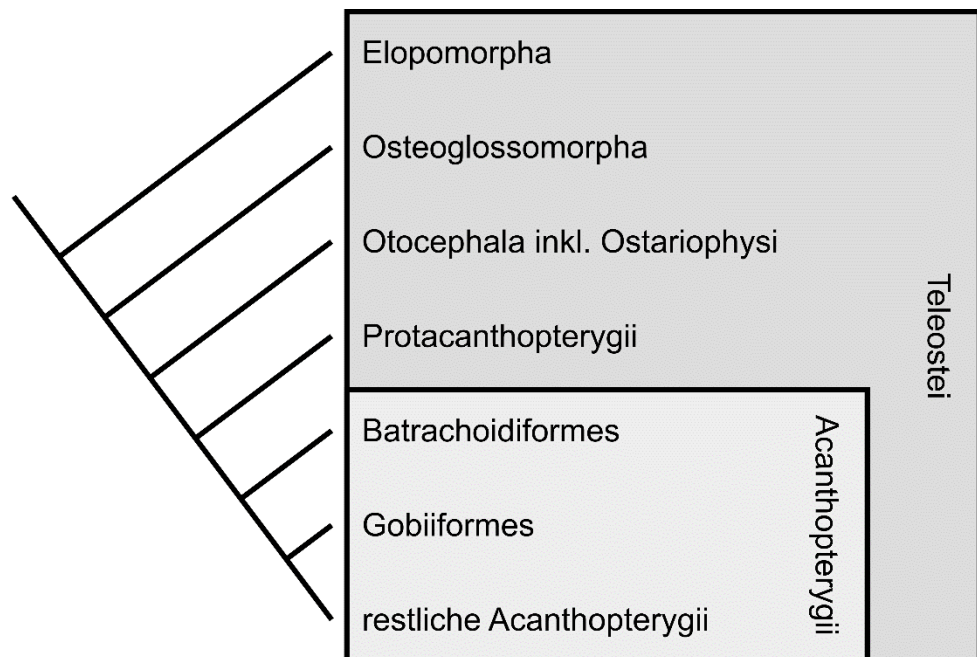
## 1.1 Die innere Systematik der Strahlenflosser

Strahlenflosser (Actinopterygii), einschließlich der Flösselhechte (Polypteriformes), Störe und Löffelstöre (Acipenseriformes), Knochenhechte (Lepisosteiformes), Kahlhechte (Amiiformes) und Teleostier (Teleostei), sind die vielfältigste Gruppe der Wirbeltiere (Abb. 1). Ob die Amiiformes näher mit den Lepisosteiformes verwandt sind und eine separate Gruppe bilden, die Holostei, deren Schwestergruppe die Teleostei sind (Nelson et al., 2016), oder ob die Amiiformes näher mit den Teleostei verwandt sind und zusammen eine Gruppe bilden, die Halecostomi (Nelson, 2006), ist umstritten. Nach einer aktuellen zytogenetischen Analyse sind die Amiiformes näher mit den Teleostei verwandt und bilden daher nicht mit den Lepisosteiformes die Gruppe Holostei (Majtánová et al., 2017), wie im Kladogramm veranschaulicht (Abb. 1).



**Abb. 1.** Kladogramm der Strahlenflosser gemäß der phylogenetisch basierten Klassifikation nach Nelson et al. (2016).

Die Diversität der Strahlenflosser hatte zu einem breiten Spektrum an vergleichenden Studien geführt, um auf phylogenetische Beziehungen zu schließen (Lauder und Liem, 1983). Teleostier mit mehr als 29.000 lebenden Arten stellen bei weitem die größte Gruppe dar, die ungefähr 96 % aller lebenden Fische ausmacht (Nelson et al., 2016). Gruppen der Teleostier, von denen Vertreter in dieser Arbeit behandelt wurden, sind in einem vereinfachten Verwandtschaftsdiagramm gezeigt (Abb. 2).



|                           |                     |                     |
|---------------------------|---------------------|---------------------|
| restliche Acanthopterygii |                     |                     |
| - Mugiliformes            | - Synbranchiformes  | - Trachiniformes    |
| - Cichliformes            | - Carangiformes     | - Labriformes       |
| - Blenniiformes           | - Anabantiformes    | - Perciformes       |
| - Gobiesociformes         | - Pleuronectiformes | - Scorpaeniformes   |
| - Atheriniformes          | - Syngnathiformes   | - Acanthuriformes   |
| - Cyprinodontiformes      | - Callionymiformes  | - Tetraodontiformes |

**Abb. 2.** Vereinfachtes Verwandtschaftsdiagramm der Teleostei nach Nelson et al. (2016) zur phylogenetischen Verwandtschaft derjenigen Gruppen, von denen Vertreter in dieser Arbeit behandelt wurden. Bei den Acanthopterygii sind nur die Gruppen genannt, von denen in dieser Arbeit Vertreter untersucht wurden.

## 1.2 Die Gehirne der Strahlenflosser

Die Gehirne der Strahlenflosser werden wie bei anderen Wirbeltiergehirnen von rostral nach caudal in die fünf Hirnabschnitte Telencephalon (Endhirn), Diencephalon (Zwischenhirn), Mesencephalon (Mittelhirn), Metencephalon (Hinterhirn) und Myelencephalon (Nachhirn) geteilt (Wullimann, 1998). Das Telencephalon und das

Diencephalon können als Prosencephalon (Vorderhirn) zusammengefasst, und das Metencephalon und das Myelencephalon als Rhombencephalon (Rautenhirn) zusammengefasst werden. Da bei Fischen eine Grenze zwischen Metencephalon und Myelencephalon nur willkürlich gesetzt werden kann, ist es sinnvoller beide Hirnabschnitte als eine Einheit, das heißt dem Rhombencephalon, zu betrachten (Wullimann, 1998). Die Gehirne zeigen einige Unterschiede im Aufbau unter den Mitgliedern der Strahlenflosser (Abb. 3).

Zum **Telencephalon** der Strahlenflosser gehören die olfaktorischen Bulbi und die Hemisphären des Telencephalons. Am rostralen Ende des Telencephalons befinden sich die paarigen und divergierenden olfaktorischen Bulbi und weiter caudal erscheinen die Hemisphären des Telencephalons mit der Unterteilung in ein dorsales und ein ventrales Gebiet, auch Area dorsalis Telencephali beziehungsweise Area ventralis Telencephali genannt (Meek und Nieuwenhuys, 1998; Nieuwenhuys, 1998a,b). Die embryonale Entwicklung der Hemisphären des Telencephalons offenbart bei Strahlenflossern im Vergleich zu anderen Wirbeltieren eine Auffälligkeit. Während die Hemisphären bei anderen Wirbeltieren durch Evagination entstehen, erfolgt die Entstehung bei Strahlenflossern durch Eversion (Meek und Nieuwenhuys, 1998), außer bei Polypteriformes, bei deren Mitgliedern zwar das dorsale Gebiet durch Eversion, aber das ventrale Gebiet durch Evagination entsteht (Nieuwenhuys, 1998a). Innerhalb der Strahlenflosser bestehen wesentliche morphologische Unterschiede bezüglich des dorsalen Gebiets des Telencephalons. Das dorsale Gebiet besitzt bei Polypteriformes dünne Wände und wird von medial nach lateral in drei Zonen unterteilt (Nieuwenhuys, 1998a). Bei Acipenseriformes und den anderen Strahlenflossern führen Verdickungen des dorsalen Gebiets zu morphologischen Variationen und es besteht im Allgemeinen aus einer zentralen Zone umgeben von einer medialen, dorsalen, lateralen und posterioren Zone (Meek und Nieuwenhuys, 1998; Nieuwenhuys, 1998b). Des Weiteren können die dorsale und die laterale Zone bei Acipenseriformes als eine Zone zusammengefasst werden (Nieuwenhuys, 1998b).

Im Übergangsbereich zwischen Telencephalon und Diencephalon befindet sich die präoptische Region, die das Gebiet um den optischen Rezess besetzt (Meek und Nieuwenhuys, 1998; Nieuwenhuys, 1998a,b). Sie grenzt rostradorsal an das ventrale Gebiet des Telencephalons und caudal an den Hypothalamus.

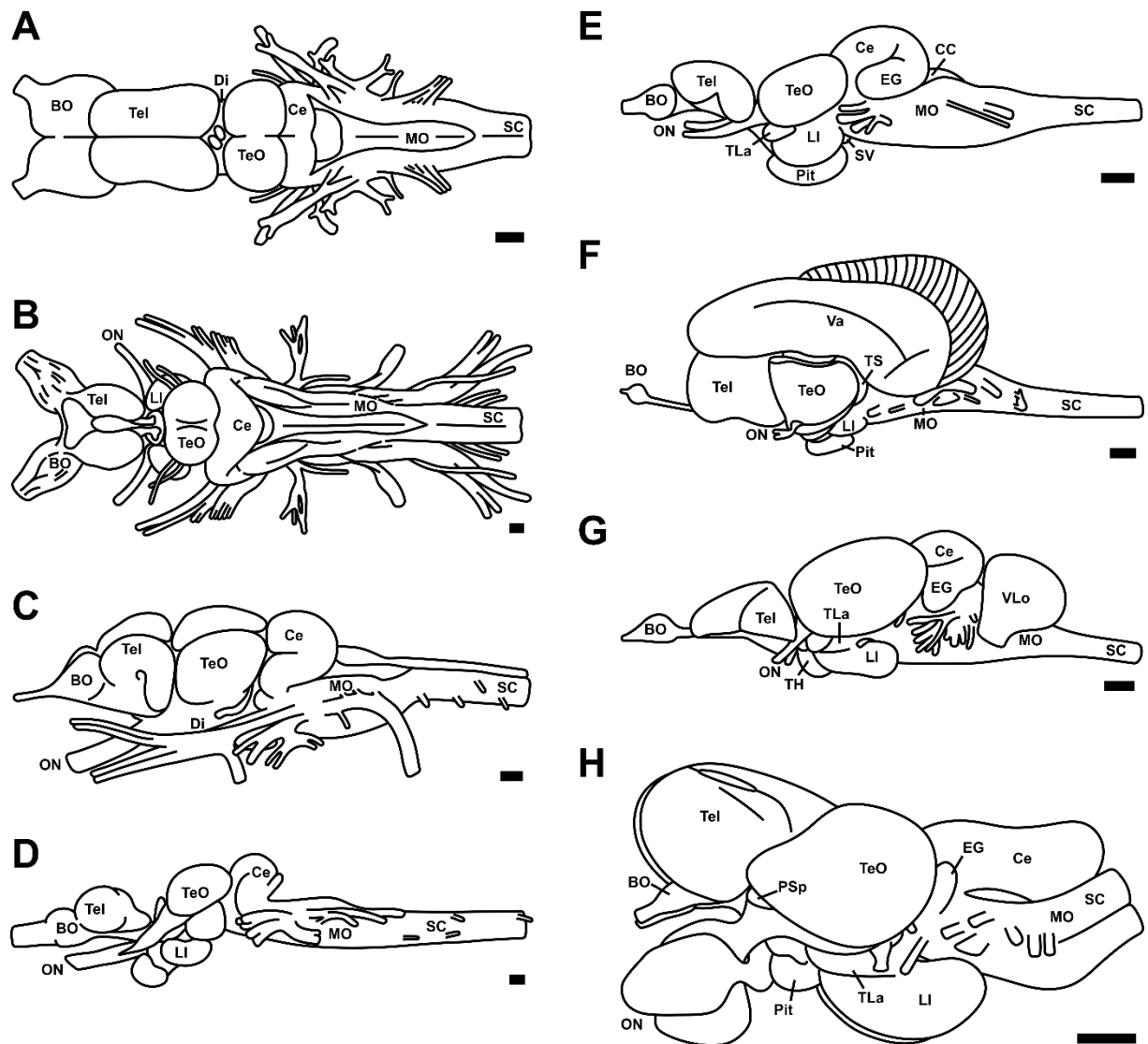
Das **Diencephalon** bei Strahlenflossern besteht von dorsal nach ventral aus dem Epithalamus, dem dorsalen und ventralen Thalamus, dem posterioren Tuberculum und dem Hypothalamus. Bei Strahlenflossern repräsentiert der Epithalamus den rostrordorsalsten Teil des Diencephalons und umfasst die Kerngebiete der Habenula und die Epiphyse (Meek und Nieuwenhuys, 1998; Nieuwenhuys, 1998a,b). Beim dorsalen und ventralen Thalamus liegt im Allgemeinen bei Strahlenflossern der rostrale Bereich des ventralen Thalamus rostral des dorsalen Thalamus, so dass sich nur der caudale Bereich des ventralen Thalamus ventral vom dorsalen Thalamus befindet (Meek und Nieuwenhuys, 1998). Das posteriore Tuberculum der Strahlenflosser besteht aus einem periventrikulären und einem migrierten Bereich von Zellgruppen (Meek und Nieuwenhuys, 1998; Nieuwenhuys, 1998a,b). Anders als der periventrikuläre Bereich hat sich der migrierte Bereich von den Polypteriformes zu den Teleostiern deutlich weiterentwickelt (Meek und Nieuwenhuys, 1998; Nieuwenhuys, 1998a). Einen bedeutsamen Aspekt im migrierten Bereich des posterioren Tuberculums der Strahlenflosser stellt der präglomeruläre Komplex dar, der zwar bei Polypteriformes fehlt (Nieuwenhuys, 1998a), aber bei Teleostiern stark vergrößert vorkommt und einen variablen Aufbau zeigt (Meek und Nieuwenhuys, 1998). Im Gegensatz zu Amnioten werden bei Teleostiern aufsteigende sensorische Projektionen zum dorsalen Gebiet des Telencephalons hauptsächlich über die Kerngebiete des präglomerulären Komplexes vermittelt, und nicht über den dorsalen Thalamus (Wullmann und Vernier, 2007). Während der Hypothalamus bei Polypteriformes nur aus einem periventrikulären Bereich besteht (Nieuwenhuys, 1998a), besitzt er bei Teleostiern zusätzlich einen tuberalen Lobus und zwei inferiore Lobi, die sich als auffällige Strukturen nach caudal erstrecken (Meek und Nieuwenhuys, 1998). Ventral des Hypothalamus befindet sich die Hypophyse. Bei vielen Strahlenflossern ist nahe der Hypophyse noch eine sackartige Ausstülpung zu erkennen, die als Saccus vasculosus bezeichnet wird (Meek und Nieuwenhuys, 1998; Nieuwenhuys, 1998a,b).

Im Übergangsbereich zwischen Diencephalon und Mesencephalon befindet sich das Prätectum, das bei vielen Strahlenflossern in eine periventrikuläre, zentrale und superfizielle Region unterteilt werden kann (Meek und Nieuwenhuys, 1998). Es grenzt an den rostralen Rand des Tectum opticums.

Im **Mesencephalon** der Strahlenflosser sind die Strukturen Tectum opticum, Torus semicircularis und Tegmentum vorzufinden. Eine weitere Struktur ist der Torus longitudinalis, der jedoch bei den Polypteriformes fehlt (Yamamoto, 2017). Das Tectum opticum bildet das Mittelhirndach und kann bei Strahlenflossern in sechs Schichten unterteilt werden. Diese sind von extern nach intern das Stratum marginale, das Stratum opticum, das Stratum fibrosum et griseum superficiale, das Stratum griseum centrale, das Stratum album centrale und das Stratum periventriculare (Meek und Nieuwenhuys, 1998; Nieuwenhuys, 1998a,b). Der Torus longitudinalis, der nur bei Strahlenflossern vorkommt, befindet sich medial im mesencephalen Ventrikel und ist mit dem Tectum opticum verbunden (Meek und Nieuwenhuys, 1998; Yamamoto, 2017). Ventral vom mesencephalen Ventrikel liegt das Tegmentum und dorsal vom lateralen Tegmentum befindet sich der Torus semicircularis, der sich in den mesencephalen Ventrikel erstreckt (Meek und Nieuwenhuys, 1998; Nieuwenhuys, 1998a,b).

Zum **Rhombencephalon** der Strahlenflosser gehören das Cerebellum und die Medulla oblongata. Das Cerebellum besteht aus der Valvula cerebelli, dem Corpus cerebelli und einer caudalen Region. Die Valvula cerebelli wölbt sich rostral in den mesencephalen Ventrikel vor und geht caudal in den Corpus cerebelli über (Meek und Nieuwenhuys, 1998; Nieuwenhuys, 1998b). Sie ist nur bei den Strahlenflossern vorhanden (Yamamoto, 2017). Darüber hinaus gibt es eine große morphologische Variabilität beider Strukturen unter den Teleostiern (Meek und Nieuwenhuys, 1998). Bei den Strahlenflossern, die nicht zu den Teleostiern gehören, umfasst die caudale Region des Cerebellums die cerebellären Aurikel als bilaterale Lobi (Nieuwenhuys, 1998a,b), und bei den Teleostiern die vestibulolaterale Region bestehend aus einem caudalen Lobus und der Eminentia granularis (Meek und Nieuwenhuys, 1998). Im caudalen Teil des Rhombencephalons der Strahlenflosser befindet sich die Medulla oblongata, die das Gehirn über die Obexregion mit dem Rückenmark verbindet (Meek und Nieuwenhuys, 1998; Yamamoto, 2017).

Phylogenetische Diversität und funktionelle Spezialisierungen haben bei den Strahlenflossern, insbesondere den Teleostiern, zu Unterschieden im Aufbau der



**Abb. 3.** Dorsale (A, B) und laterale (C–H) Ansichten von Gehirnen der Strahlenflosser, dargestellt durch schematische Zeichnungen. **A:** *Polypterus palmas* (Polypteriformes); **B:** *Scaphirhynchus platorynchus* (Acipenseriformes); **C:** *Lepisosteus osseus* (Lepisosteiformes); **D:** *Amia calva* (Amiiformes); **E:** *Anguilla anguilla* (Anguilliformes, Elopomorpha, Teleostei); **F:** *Gnathonemus petersii* (Osteoglossiformes, Osteoglossomorpha, Teleostei); **G:** *Carassius auratus* (Cypriniformes, Ostariophysi, Teleostei); **H:** *Rhinecanthus aculeatus* (Tetraodontiformes, Acanthopterygii, Teleostei). Rostral ist links. BO, olfaktorischer Bulbus; CC, Crista cerebellaris; Ce, Cerebellum; Di, Diencephalon; EG, Eminentia granularis; LI, hypothalamischer inferiorer Lobus; MO, Medulla oblongata; ON, optischer Nerv; Pit, Hypophyse; PSp, parvozellulärer superfizieller prätectaler Nukleus; SC, Rückenmark; SV, Saccus vasculosus; Tel, Telencephalon; TeO, optisches Tectum; TH, tuberaler Hypothalamus; TLa, Torus lateralis; TS, Torus semicircularis; Va, Valvula cerebelli; VLo, Vaguslobus. Maßstäbe = 1 mm. Modifiziert von Wullimann und Vernier (2007): siehe Figure 1b,c.

Gehirne beigetragen (Abb. 3; Meek und Nieuwenhuys, 1998). Ein Beispiel bezogen auf funktionelle Spezialisierung ist die Hypertrophierung des Vaguslobus, der vagus-bezogene Geschmacksinformationen erhält, beim Goldfisch, *Carassius auratus* (Abb. 3G). Er besitzt ein spezielles muskuläres Organ im Rachen, das palatale Organ, das ihm bei der Nahrungsaufnahme ermöglicht Partikel zu sortieren, um nur die Nahrung

aufzunehmen (Meek und Nieuwenhuys, 1998; Yamamoto, 2017). Dies sollte viel Informationsverarbeitung erfordern und mit dem Vorhandensein vieler Neurone verbunden sein, was zu einer Hypertrophierung des Vaguslobus führt (Yamamoto, 2017). Allgemein spiegeln sich die Diversität der ökologischen Bedingungen und die Lebensgewohnheiten in der externen Morphologie sensorischer Hirnregionen wider (Yamamoto, 2017).

Die olfaktorischen Bulbi sind bei Teleostiern entweder direkt (Abb. 3E,H) oder über olfaktorische Trakte (Abb. 3F,G) mit den Hemisphären des Telencephalons verbunden (Meek und Nieuwenhuys, 1998; Yamamoto, 2017). Das Cerebellum, das sich allgemein caudal über den anderen Hirnstrukturen des Rhombencephalons befindet, erstreckt sich bei einigen Teleostiern nach rostral und liegt über dem Mesencephalon (Meek und Nieuwenhuys, 1998). Dies ist in Bezug auf die Valvula cerebelli des Cerebellums beim Elefantenrüsselfisch, *Gnathonemus petersii*, einem Mitglied der Mormyriden, deutlich erkennbar (Abb. 3F). Darüber hinaus haben sich bei elektrosensorischen Teleostiern im Rhombencephalon elektrosensorische Seitenlinienlobi gebildet (Meek und Nieuwenhuys, 1998). Dies ist besonders bei Mitgliedern der Mormyriden und Gymnarchiden der Fall.

### **1.3 Die Histologie des Hypothalamus der Strahlenflosser**

Bei Polypteriformes ist der Hypothalamus, der dorsal an den Thalamus angrenzt, sehr einfach aufgebaut und kann in eine dorsale, ventrale und caudale Zone geteilt werden (Braford und Northcutt, 1983). Er besteht hauptsächlich aus periventrikulären Zellen, die an den hypothalamischen Bereich des dritten Ventrikels angrenzen (Nieuwenhuys und Bodenheimer, 1966; Braford und Northcutt, 1983). Migrierte Zellen lateral des dritten Ventrikels im dorsalen Hypothalamus von Polypteriformes bilden den Nucleus lobi lateralis (Nieuwenhuys und Bodenheimer, 1966; Braford und Northcutt, 1983).

Der Hypothalamus bei Acipenseriformes grenzt dorsal an das präoptische Gebiet und das posteriore Tuberculum (Rupp und Northcutt, 1998; Rustamov, 2006). Periventrikuläre Zellen umgeben den dritten Ventrikel und seine lateralen und

posterioren Rezesse (Rupp und Northcutt, 1998). Der Hypothalamus kann rostral in eine dorsale, laterale und ventrale periventrikuläre Zone, und caudal in eine caudale periventrikuläre Zone geteilt werden (Rupp und Northcutt, 1998; Rustamov, 2006). Das hypothalamische Gebiet bei Acipenseriformes beinhaltet rostrale, dorsale, ventrale und ventrolaterale hypothalamische Kerngebiete (Rustamov, 2006). Ein diffuser und ein zentraler Nukleus des inferioren Lobus können auch vorgefunden werden (Rupp und Northcutt, 1998; Rustamov, 2006).

Der Hypothalamus bei Lepisosteiformes liegt caudal vom präoptischen Gebiet, und grenzt dorsal an den ventralen Thalamus in rostralen Ebenen und an das posteriore Tuberculum in caudalen Ebenen (Braford und Northcutt, 1983). Er umfasst einen periventrikulären Bereich, einen tuberalen Lobus und zwei inferiore Lobi (Braford und Northcutt, 1983; Northcutt und Butler, 1993). Der periventrikuläre Bereich kann in eine dorsale, ventrale und caudale Zone geteilt werden mit periventrikulären Zellen, die sich am dritten Ventrikel und seinen lateralen und posterioren Rezessen befinden (Braford und Northcutt, 1983). Eine Zellgruppe an der ventrolateralen Oberfläche des Hypothalamus in rostralen Ebenen und Zellen, die weiter caudal den Nucleus lateralis tuberis bilden, stellen migrierte Zellgruppen im ventralen Hypothalamus dar (Braford und Northcutt, 1983). Die inferioren Lobi bei Lepisosteiformes schließen einen diffusen und einen zentralen Nukleus mit ein (Braford und Northcutt, 1983; Northcutt und Butler, 1993).

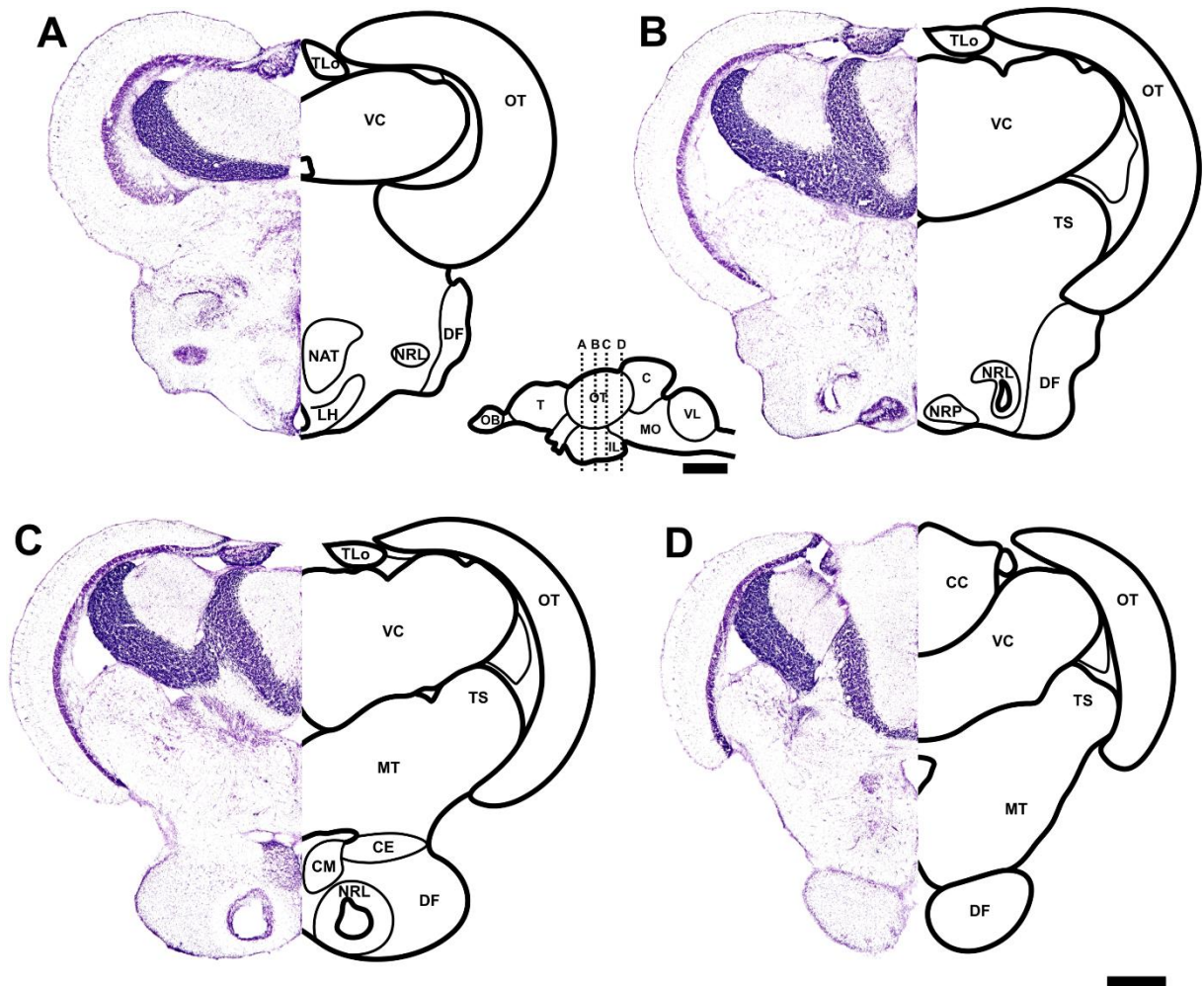
Eine zytoarchitektonische Studie mit einer Beschreibung des Hypothalamus bei Amiiformes fehlt nach meinem Wissen und ist daher nicht in diesem Kapitel der Arbeit enthalten.

Der Hypothalamus der Teleostier, bestehend aus einem periventrikulären Bereich, einem tuberalen Lobus und zwei inferioren Lobi, grenzt rostral an die horizontale Kommissur und das präoptische Gebiet, dorsal an den ventralen Thalamus, ventral an die Hypophyse und caudal an das posteriore Tuberculum (Braford und Northcutt, 1983; Fernald und Shelton, 1985; Gómez-Segade und Anadón, 1988; Striedter, 1990a; Butler und Northcutt, 1993; Cerdá-Reverter et al., 2001; Rincón et al., 2017). Der periventrikuläre Bereich des Hypothalamus, dessen Zellen und Kerngebiete um den dritten Ventrikel und seine lateralen und posterioren Rezesse liegen, kann in einen



ventralen, einen dorsalen und einen caudalen Teil oder Zone geteilt werden (Braford und Northcutt, 1983; Fernald und Shelton, 1985; Striedter, 1990a; Rama Krishna und Subhedar, 1991; Rincón et al., 2017). Ein Nucleus ventricularis oder periventrikulärer hypothalamischer Nukleus grenzt an den dritten Ventrikel, und ein Nucleus ventralis tuberis liegt nahe der Mittellinie im ventralen Hypothalamus (Sheldon, 1912; Braford und Northcutt, 1983; Fernald und Shelton, 1985; Gómez-Segade und Anadón, 1988; Butler und Northcutt, 1993; Ou und Yamamoto, 2016). Der laterale Rezess des dritten Ventrikels ist vom Nucleus recessus lateralis (Abb. 4A–C), und der posteriore Rezess des dritten Ventrikels vom Nucleus recessus posterioris (Abb. 4B) umgeben (Peter und Gill, 1975; Peter et al., 1975; Braford und Northcutt, 1983; Gómez-Segade und Anadón, 1988; Rama Krishna und Subhedar, 1991; Cerdá-Reverter et al., 2001; Ou und Yamamoto, 2016). Es gibt einen Nucleus saccus vasculosus, der auf der Mittellinie nahe dem dritten Ventrikel und caudal im periventrikulären Bereich liegt (Peter und Gill, 1975; Peter et al., 1975; Braford und Northcutt, 1983; Cerdá-Reverter et al., 2001). Ein dorsaler hypothalamischer Nukleus und ein lateraler hypothalamischer Nukleus (Abb. 4A) grenzen als migrierte Kerngebiete an den periventrikulären Bereich (Braford und Northcutt, 1983; Fernald und Shelton, 1985; Striedter, 1990a; Butler und Northcutt, 1993; Ou und Yamamoto, 2016; Rincón et al., 2017). Der tuberale Lobus umfasst im Allgemeinen einen Nucleus lateralis tuberis, der sich im ventralen Teil des Hypothalamus befindet, und einen Nucleus anterior tuberis (Abb. 4A), der dorsolateral vom ventromedialen Hypothalamus liegt (Sheldon, 1912; Peter und Gill, 1975; Peter et al., 1975; Terlou und Ekengren, 1979; Braford und Northcutt, 1983; Fernald und Shelton, 1985; Gómez-Segade und Anadón, 1988; Striedter, 1990a; Rama Krishna und Subhedar, 1991; Butler und Northcutt, 1993; Cerdá-Reverter et al., 2001; Ou und Yamamoto, 2016; Rincón et al., 2017). Die inferioren Lobi liegen im caudolateralen Teil des Hypothalamus und weisen bei Teleostiern bis zu vier Kerngebiete auf (Butler und Northcutt, 1993; Cerdá-Reverter et al., 2001). Diese sind der diffuse Nukleus des inferioren Lobus (Abb. 4), der weiter in einen lateralen, medialen und caudalen Teil unterteilt werden kann; der periventrikuläre Nukleus des inferioren Lobus oder Nucleus recessus lateralis (Abb. 4A–C); der zentrale Nukleus des inferioren Lobus (Abb. 4C), der einst als Nucleus cerebellaris hypothalami oder Nucleus cerebellus hypothalami bekannt war; und der mediale Nukleus des inferioren Lobus (Sheldon, 1912; Peter und Gill, 1975; Peter et al., 1975; Braford und Northcutt, 1983; Fernald und Shelton, 1985; Gómez-Segade und Anadón, 1988; Striedter, 1990a; Butler und Northcutt, 1993;

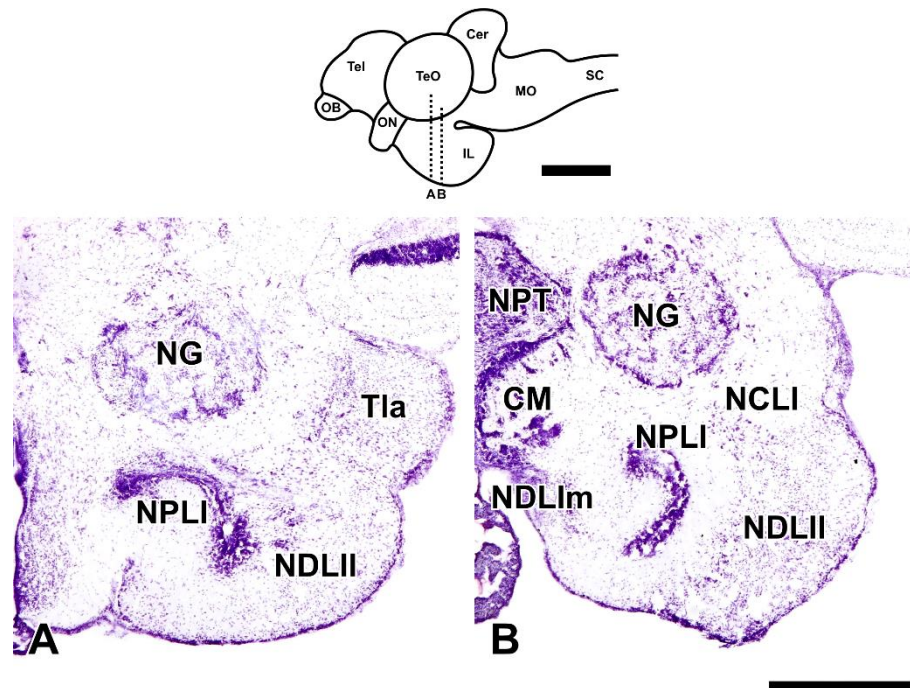
Shimizu et al., 1999; Cerdá-Reverter et al., 2001; Ou und Yamamoto, 2016; Rincón et al., 2017).



**Abb. 4.** Zytoarchitektur des Hypothalamus beim Goldfisch, *Carassius auratus*. Er befindet sich in der ventralen Region des Gehirns. Mikrofotografien von 25 µm transversalen Schnitthälften, gefärbt mit Kresylviolett (links), und entsprechende Linienzeichnungen (rechts) sind rostrocaudal (A–D) angeordnet. Die Schnittebenen sind in der schematischen Darstellung des Gehirns in lateraler Ansicht (Mitte) dargestellt, und die Nomenklatur der hypothalamischen Hirnstrukturen wurde von Peter und Gill (1975) und Braford und Northcutt (1983) übernommen. CE, DF, LH, NAT, NRL und NRP sind Kerngebiete des Hypothalamus. Beachte, dass das Neuropil der zellkargen Zone in caudalen Ebenen in den NRL miteingeschlossen ist (C), wo der Nukleus ein Teil des inferioren Lobus darstellt. C, Cerebellum; CC, Corpus cerebelli; CE, Nucleus centralis des inferioren Lobus; CM, Corpus mamillare; DF, Nucleus diffusus des inferioren Lobus; IL, inferiorer Lobus des Hypothalamus; LH, Nucleus lateralis hypothalami; MO, Medulla oblongata; MT, Tegmentum des Mittelhirns; NAT, Nucleus anterior tuberis; NRL, Nucleus recessus lateralis; NRP, Nucleus recessus posterioris; OB, olfaktorischer Bulbus; OT, optisches Tectum; T, Telencephalon; TLo, Torus longitudinalis; TS, Torus semicircularis; VC, Valvula cerebelli; VL, Vaguslobus. Maßstäbe = 500 µm (Schnitte); 2 mm (laterale Ansicht).

## 1.4 Assoziierte Kerngebiete des Hypothalamus bei Teleostiern

Bei den assoziierten Kerngebieten des Hypothalamus handelt es sich in dieser Arbeit um vier prominente Kerngebiete, die an den Hypothalamus bei Teleostiern, insbesondere den inferioren Lobus des Hypothalamus, angrenzen. Diese sind der Torus lateralis (Striedter, 1990a; Ou und Yamamoto, 2016), der Nucleus glomerulosus (Gómez-Segade und Anadón, 1988; Cerdá-Reverter et al., 2001), der Nucleus posterior tuberis (Braford und Northcutt, 1983; Rincón et al., 2017) und der Corpus mamillare (Peter und Gill, 1975; Cerdá-Reverter et al., 2001; Ou und Yamamoto, 2016). Sie befinden sich alle im Diencephalon und sind bei einem Vertreter der



**Abb. 5.** Mikrofotografien von 25 µm transversalen Schnitten, die die Zytoarchitektur von assoziierten Kerngebieten zeigen, die an den inferioren Lobus des Hypothalamus angrenzen, in rostraler (**A**) und caudaler (**B**) Ebene beim Feuermaulbuntbarsch, *Thorichthys meeki*. Die Schnitte sind mit Kresylviolett gefärbt. Gestrichelte Linien in der lateralen Ansicht des Gehirns (oben) deuten die ungefähren Orte und Schnittebenen der Mikrofotografien an. Der CM, NG, NPT und Tla sind assoziierte Kerngebiete des Hypothalamus; und der NCLI, NDII, NDIIIm und NPLI sind Kerngebiete des inferioren Lobus. Lateral ist rechts in **A** und **B**; und rostral ist links in der lateralen Ansicht (oben). Cer, Cerebellum; CM, Corpus mamillare; IL, inferioren Lobus des Hypothalamus; MO, Medulla oblongata; NCLI, Nucleus centralis des inferioren Lobus; NDII, lateraler Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus; NDIIIm, medialer Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus; NG, Nucleus glomerulosus; NPLI, Nucleus periventricularis des inferioren Lobus; NPT, Nucleus posterior tuberis; OB, olfaktorischer Bulbus; ON, optischer Nerv; SC, Rückenmark; Tel, Telencephalon; TeO, Tectum opticum; Tla, Torus lateralis. Maßstäbe = 500 µm (Schnitte); 1 mm (laterale Ansicht).

Cichliden unter den Teleostiern, dessen Gehirn in dieser Arbeit untersucht wurde (siehe 2.2, 2.3), anhand von Kresylviolett-gefärbten Schnitten gezeigt (Abb. 5). Der Nucleus glomerulosus kommt jedoch nur bei Paracanthopterygiern und Acanthopterygiern vor.

### **1.4.1 Torus lateralis**

Der Torus lateralis, auch als Nukleus des Torus lateralis bezeichnet, kann dem posterioren Tuberculum des Diencephalons zugeordnet werden, das bei Teleostiern in einen periventrikulären und einen migrierten Bereich geteilt werden kann (Braford und Northcutt, 1983; Gómez-Segade und Anadón, 1988; Striedter, 1990a; Cerdá-Reverter et al., 2001; Ou und Yamamoto, 2016). Er ist einer der außen liegenden Kerngebiete des migrierten Bereiches (Braford und Northcutt, 1983; Cerdá-Reverter et al., 2001; Ou und Yamamoto, 2016). In einigen Studien wurde er jedoch nicht eindeutig dem posterioren Tuberculum zugewiesen (Gómez-Segade und Anadón, 1988; Striedter, 1990a). Der Torus lateralis befindet sich ventral vom ventromedialen Rand des Tectum opticums, dorsal vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus, lateral von den posterioren und lateralen Kerngebieten des migrierten Bereiches vom posterioren Tuberculum, und bildet eine Ausbuchtung entlang der lateralen Oberfläche des Gehirns (Striedter, 1990a; Cerdá-Reverter et al., 2001; Ou und Yamamoto, 2016). Außerdem weist er zytoarchitektonische Ähnlichkeiten mit dem ventral liegenden Nucleus diffusus des inferioren Lobus auf (Striedter, 1990a; Ou und Yamamoto, 2016). Seine kleinen und mittelgroßen Zellen sind jedoch dichter gepackt (Gómez-Segade und Anadón, 1988; Cerdá-Reverter et al., 2001; Ou und Yamamoto, 2016).

Bei einigen Percomorphen konnte der Torus lateralis in eine dorsale und eine ventrale Zone unterteilt werden. Die ventrale Zone wurde bei einem Cichliden, dem Mosambik-Buntbarsch, *Oreochromis mossambicus*, von Pepels et al. (2002) als inferiore Untereinheit des Torus lateralis identifiziert. Sie beschränkt sich auf die mittleren Ebenen des Torus lateralis (Ou und Yamamoto, 2016).

Der Torus lateralis ist dafür bekannt, dass er mit dem gustatorischen System verbunden ist und darüber vagus-bezogene, intraorale Informationen erhält (Rink und Wullimann, 1998; Ahrens und Wullimann, 2002). Bei Cypriniden und Cichliden erhält er tertiären gustatorischen Input vom sekundären gustatorischen Nukleus, der sich in der isthmischen Region des Rhombencephalons befindet (Rink und Wullimann, 1998; Ahrens und Wullimann, 2002; Kato et al., 2012; Yáñez et al., 2017). Darüber hinaus werden gustatorische Informationen vom sekundären gustatorischen Nukleus über die Kerngebiete präglomerulärer tertiärer gustatorischer Nukleus und posteriorer thalamischer Nukleus im Diencephalon an den Torus lateralis bei Cypriniden und Cichliden übertragen (Rink und Wullimann, 1998; Yoshimoto et al., 1998; Ahrens und Wullimann, 2002; Northcutt, 2006; Kato et al., 2011, 2012; Yáñez et al., 2017). In diesen Familien wird auch allgemein viszeraler Input vom sekundären allgemeinen viszeralem Nukleus, der ventrolateral an den sekundären gustatorischen Nukleus angrenzt, an den Torus lateralis vermittelt (Rink und Wullimann, 1998; Yoshimoto und Yamamoto, 2010; Yáñez et al., 2017).

#### **1.4.2 Nucleus glomerulosus**

Der Nucleus glomerulosus ist ein prätectales Kerngebiet, das sich caudal in das posteriore Tuberculum des Diencephalons bei Paracanthopterygiern und Acanthopterygiern erstreckt (Braford und Northcutt, 1983; Fernald und Shelton, 1985; Gómez-Segade und Anadón, 1988; Butler et al., 1991; Cerdá-Reverter et al., 2001; Ou und Yamamoto, 2016). Er besitzt eine bilobäre Struktur mit einem anterioren und einem posterioren Teil, und ähnelt in seiner Gestalt einem doppelten Kürbis (Sakamoto und Ito, 1982; Northcutt und Wullimann, 1988; Butler et al., 1991; Cerdá-Reverter et al., 2001; Ou und Yamamoto, 2016). Der anteriore Teil ist klein, hat eine gerundete Form und liegt im prätectalen Gebiet (Cerdá-Reverter et al., 2001; Yang et al., 2007). Er fusioniert caudal mit dem posterioren Teil, der einen sehr großen und nahezu kugelförmigen Nukleus im caudalen Diencephalon darstellt (Sakamoto und Ito, 1982; Butler et al., 1991; Cerdá-Reverter et al., 2001; Ou und Yamamoto, 2016). Der Nucleus glomerulosus wird auch als Nucleus rotundus von Ito und Kishida (1975, 1977) oder

als Corpus glomerulosum: pars anterior und pars rotunda von Sakamoto und Ito (1982), Yang et al. (2007) und Ou und Yamamoto (2016) bezeichnet.

Kleine Zellen, große Zellen, Glomeruli, eine periphere Faserkapsel und ein dickes Faserbündel, das von der horizontalen Kommissur dorsal in den Nucleus glomerulosus eindringt, bilden die allgemeinen Bestandteile des Nucleus glomerulosus (Ito und Kishida, 1975). Es kann abhängig von der Anordnung dieser Bestandteile, hauptsächlich auf den kleinen Zellen beruhend, zwischen einem nicht-laminierten, einem unvollständig-laminierten und einem laminierten Typ des Aufbaus unterschieden werden (Ito und Kishida, 1975).

Von hodologischen Beobachtungen wird vorgeschlagen, dass der Nucleus glomerulosus bei Paracanthopterygiern und Acanthopterygiern, und der caudomediale Bereich des posterioren prätectalen Nukleus anderer Teleostier, homolog sind (Wullimann et al., 1991). Die großen und kleinen Zellen des Nucleus glomerulosus wurden zwar in einer elektrophysiologischen Studie untersucht (Tsutsui et al., 2001), jedoch fehlen noch Verhaltensexperimente bezüglich des Nucleus glomerulosus. Demzufolge ist seine funktionale Bedeutung noch weitgehend unklar. Der Nucleus glomerulosus ist Teil einer prominenten visuellen Bahn vom Tectum opticum zum Hypothalamus (siehe 1.5).

### **1.4.3 Nucleus posterior tuberis**

Der Nucleus posterior tuberis von Sheldon (1912), auch posteriorer tuberaler Nukleus genannt, befindet sich im posterioren Tuberculum des Diencephalons. Ein periventrikulärer Bereich im caudalen Teil des Diencephalons und ein migrierter Bereich im ventrolateralen Teil des Diencephalons umfassen das posteriore Tuberculum der Teleostier (Gómez-Segade und Anadón, 1988; Striedter, 1990a). Der Nucleus posterior tuberis liegt im periventrikulären Bereich des posterioren Tuberculums. Weitere Zellgruppen in dieser tuberculären Region sind der periventrikuläre Nukleus des posterioren Tuberculums, das paraventrikuläre Organ und der Nukleus des paraventrikulären Organs (Braford und Northcutt, 1983; Striedter,

1990a). Der Nucleus posterior tuberis der basalen Teleostier befindet sich ventral vom paraventriculären Organ und dorsal von den lateralen Rezessen des dritten Ventrikels (Striedter, 1990a; Butler und Northcutt, 1993). Er ist über die Mittellinie fusioniert und besteht aus dicht gepackten kleinen Zellen (Sheldon, 1912; Braford und Northcutt, 1983; Striedter, 1990a; Butler und Northcutt, 1993).

Es gibt einen Unterschied in Größe und Lage zwischen dem Nucleus posterior tuberis der basalen Teleostier und Acanthopterygier, der durch das Vergleichen des Nucleus posterior tuberis von Cypriniden und Cichliden offensichtlich wird. Der Nucleus posterior tuberis der Cypriniden sieht klein aus und befindet sich rostral vom Corpus mamillare, der angrenzend an die Kerngebiete des hypothalamischen inferioren Lobus weiter caudal liegt (Sheldon, 1912; Braford und Northcutt, 1983). Im Gegensatz dazu sieht der Nucleus posterior tuberis der Cichliden groß aus und befindet sich direkt dorsal vom Corpus mamillare (siehe 2.3.1; Abb. 18). Der präglomeruläre kommissurale Nukleus von Fernald und Shelton (1985), der kommissurale präglomeruläre Nukleus von Cerdá-Reverter et al. (2001) oder die caudale Komponente des kommissuralen präglomerulären Nukleus von Ou und Yamamoto (2016) ist in Wirklichkeit der Nucleus posterior tuberis der vorliegenden Studie (siehe 2.3), und nicht mit dem in diesen Studien benannten „posterioren tuberalen Nukleus“ zu verwechseln.

Ein rostraler und ein caudaler Teil des Nucleus posterior tuberis sind für einen Acanthopterygier, dem Gefleckten Schützenfisch, *Toxotes chatareus*, beschrieben worden (Karoubi et al., 2016). Der rostrale Teil des Nucleus posterior tuberis entspricht wahrscheinlich dem Nucleus posterior tuberis in einer Studie, die das dopaminerge System bei einem Cichliden, dem Burtons Maulbrüter, *Astatotilapia burtoni*, untersuchte (O’Connell et al., 2011). Beide Kerngebiete enthalten dopaminerge Neurone (O’Connell et al., 2011; Karoubi et al., 2016). Dies gilt auch für den Nucleus posterior tuberis bei Cypriniden als Vertreter der basalen Teleostier (Hornby et al., 1987; Hornby und Piekut, 1990; Rink und Wullimann, 2001; Ma, 2003; Pushchina, 2012). Jedoch wurde nicht berichtet, dass der caudale Teil des Nucleus posterior tuberis beim Gefleckten Schützenfisch, der dem präglomerulären kommissuralen Nukleus beim Burtons Maulbrüter und dem Nucleus posterior tuberis der vorliegenden Studie entspricht, dopaminerge Neurone enthält (O’Connell et al., 2011; Karoubi et al., 2016).

Der Nucleus posterior tuberis kann bei verschiedenen Teleostiern als ein Relaiskern für olfaktorische Informationen vom olfaktorischen Bulbus zum Telencephalon betrachtet werden. Einige Beispiele sind der Elefantenrüsselfisch der Mormyriden (Rooney et al., 1989; Wullimann und Northcutt, 1990), der Goldfisch der Cypriniden (von Bartheld et al., 1984; Levine und Dethier, 1985; Wullimann und Meyer, 1993; Yamamoto und Ito, 2005, 2008; Northcutt, 2006), der Getüpfelte Gabelwels der Ictaluriden (Bass, 1981; Striedter, 1990b), die Regenbogenforelle der Salmoniden (Folgueira et al., 2003, 2004a,b) und der Gemarmorte Klippenbarsch der Sebastiden (Murakami et al., 1983).

Jedoch liegen kaum Informationen über afferente und efferente Verbindungen des Nucleus posterior tuberis vor, die durch direkte Tracer-Applikationen in den Nucleus posterior tuberis gewonnen werden können. Vorhergehende Tracer-Experimente am Nucleus posterior tuberis wurden gemacht, um Verbindungen mit anderen Strukturen zu klären, und deren Befunde wurden nur kurz gefasst publiziert (Ahrens und Wullimann, 2002: siehe Abschnitt Discussion, Teilabschnitt „The inferior lobe receives multisensory input“, Teilabschnitt „Olfactory connections“; Folgueira et al., 2004a,b; Yáñez et al., 2022).

#### **1.4.4 Corpus mamillare**

Der Corpus mamillare befindet sich im posterioren Tuberculum des Diencephalons, das bei Teleostiern aus einem periventrikulären und einem migrierten Bereich von Zellgruppen besteht (Braford und Northcutt, 1983; Fernald und Shelton, 1985; Gómez-Segade und Anadón, 1988; Striedter, 1990a; Butler und Northcutt, 1993; Cerdá-Reverter et al., 2001; Ou und Yamamoto, 2016). Er gehört als caudomedialer Nukleus zum migrierten Bereich (Braford und Northcutt, 1983; Fernald und Shelton, 1985; Gómez-Segade und Anadón, 1988; Cerdá-Reverter et al., 2001). Auch wenn er alternativ als Mamillarkörper bezeichnet wird (Fernald und Shelton, 1985; Striedter, 1990a), scheint es keine Beziehung zu den Mamillarkörpern von anderen Wirbeltieren zu geben (Braford und Northcutt, 1983). Er befindet sich dorsal vom Nucleus diffusus



des inferioren Lobus (Ou und Yamamoto, 2016). Bei vielen basalen Teleostiern liegt er außerdem ventral vom kommissuralen präglomerulären Nukleus (Braford und Northcutt, 1983; Striedter, 1990a) und bei Acanthopterygiern ventral vom Nucleus posterior tuberculi (siehe 1.4.3), der auch als kommissuraler präglomerulärer Nukleus benannt ist (Fernald und Shelton, 1985; Cerdá-Reverter et al., 2001; Ou und Yamamoto, 2016). Als bilaterales Kerngebiet weist er eine paarige Struktur mit runder oder ovaler Form auf (Fernald und Shelton, 1985; Butler und Northcutt, 1993; Cerdá-Reverter et al., 2001; Ou und Yamamoto, 2016). Der Corpus mamillare bei Cypriniden, als Vertreter der basalen Teleostier, besteht aus dicht gepackten kleinen Zellen, die gleichmäßig verteilt liegen (Sheldon, 1912; Braford und Northcutt, 1983). Bei Acanthopterygiern sind die kleinen Zellen hauptsächlich in Reihen und Zellhaufen entlang des ventromedialen und dorsomedialen Randes angeordnet (Cerdá-Reverter et al., 2001).

Der Corpus mamillare kann bei Percomorphen in drei Teilkerne unterteilt werden. Sie unterscheiden sich in der Größe der Zellen, der Zelldichte und dem Ort (Ou und Yamamoto, 2016). Sawai et al. (2000) identifizierten sie bei einem Cichliden, dem Nil-Tilapia, *Oreochromis niloticus*, als Corpus mamillare: pars parvocellularis, pars magnocellularis dorsalis und pars magnocellularis ventralis. Darüber hinaus werden sie auch als parvozellulärer, dorsal magnozellulärer und ventral magnozellulärer Nukleus bei einem Carangiden, der Japanischen Jackmakrele, *Trachurus japonicus*, beschrieben (Ou und Yamamoto, 2016). Der parvozelluläre Teil des Corpus mamillare befindet sich medial und besetzt das periventrikuläre Gebiet nahe der Mittellinie (Sawai et al., 2000; Ou und Yamamoto, 2016). Seine kleinen Zellen sind dicht gepackt (Ou und Yamamoto, 2016). Ventrolateral an den parvozellulären Teil des Corpus mamillare grenzt der ventral magnozelluläre Teil des Corpus mamillare mit diffus verteilt liegenden großen Zellen und dorsolateral vom parvozellulären Teil des Corpus mamillare befindet sich der dorsal magnozelluläre Teil des Corpus mamillare, der die größten Zellen unter den drei Teilkernen besitzt (Sawai et al., 2000; Ou und Yamamoto, 2016).

In den folgenden Beispielen sind sensorische Afferenzen zum Corpus mamillare angegeben, die gut bekannt sind und bei Cypriniden und Cichliden gefunden wurden. Bei Cypriniden erhält der Corpus mamillare visuellen Input vom magnozellulären

superfiziellen prätectalen Nukleus im Prätectum (Northcutt und Braford, 1984; Yoshimoto und Ito, 1993; Ito et al., 1997; Yáñez et al., 2018) und leitet diese visuellen Informationen zum ipsilateralen inferioren Lobus des Hypothalamus weiter (Rink und Wullimann, 1998). Diese Organisation der Hirnstrukturen und deren Verschaltung bezogen auf das Prätectum bei Cypriniden wird als „simples“ Muster bezeichnet (Wullimann und Meyer, 1990; Wullimann et al., 1991). Visuelle Informationen zum magnozellulären superfiziellen prätectalen Nukleus, der früher als „Nucleus rotundus“ bezeichnet wurde (Braford und Northcutt, 1983; Northcutt und Wullimann, 1988), stammen vom Tectum opticum (Grover und Sharma, 1979, 1981; Luiten, 1981; Yoshimoto und Ito, 1993). Bei Cichliden sendet der Torus lateralis gustatorische Informationen an den Corpus mamillare (Sawai et al., 2000; Ahrens und Wullimann, 2002; Yang et al., 2004). Der Torus lateralis erhält Projektionen vom gustatorisch-bezogenen sekundären gustatorischen Nukleus (Ahrens und Wullimann, 2002).

## **1.5 Der inferiore Lobus des Hypothalamus erhält visuellen Input vom Nucleus glomerulosus**

Der folgende Weg spielt in allen Teilen dieser Arbeit eine wesentliche Rolle und ist deshalb gesondert aufgeführt. Da im ersten Teil der Arbeit bei der morphometrischen Analyse mit dem Nucleus glomerulosus und dem Tectum opticum Hirnstrukturen des visuellen Systems neben den inferioren Lobi des Hypothalamus miteinbezogen wurden (siehe 2.1), wird im zweiten Teil der Arbeit die Verteilung des Calcium-bindenden Proteins Calretinin, das im visuellen System vorkommt (siehe 1.6), im inferioren Lobus des Hypothalamus und den assoziierten Kerngebieten bei einem Vertreter der Cichliden untersucht (siehe 2.2). Cichliden sind allgemein für einen gut entwickelten Sehsinn bekannt.

Der Nucleus glomerulosus, auch Corpus glomerulosum genannt, erhält visuellen Input vom Nucleus corticalis und Nucleus intermedius im Prätectum, und leitet diese visuellen Informationen durch massive Projektionen zum ipsilateralen inferioren Lobus des Hypothalamus weiter, der als multisensorisches Integrationszentrum bekannt ist, beobachtet bei Gobiiden, Cichliden und Monacanthiden (Sakamoto und Ito, 1982; Rink

und Wullimann, 1998; Shimizu et al., 1999; Ahrens und Wullimann, 2002; Yang et al., 2004, 2007; Hagio et al., 2018). Die Organisation dieser prätectalen Kerngebiete und deren Verschaltung bei Percomorphen wird als „elaboriertes“ Muster bezeichnet (Wullimann und Meyer, 1990; Wullimann et al., 1991). Neurone im Nucleus corticalis erstrecken ihre Dendriten in die Schichten, Stratum fibrosum et griseum superficiale und Stratum griseum centrale, vom Tectum opticum im Mesencephalon und bekommen von dort ihre visuellen Informationen (Sakamoto und Ito, 1982; Shimizu et al., 1999; Yang et al., 2007). Sie senden ihre Axone über die horizontale Kommissur in den Nucleus glomerulosus aus und die Terminalien ihrer Axone bilden die charakteristischen Glomeruli im Nucleus glomerulosus (Sakamoto und Ito, 1982).

## **1.6 Das Calcium-bindende Protein Calretinin**

Calcium-bindende Proteine halten durch ihre Pufferfunktion die Calcium-Konzentration im Cytosol auf niedrigem Niveau (Miller, 1991; Andressen et al., 1993). Einige von ihnen (z.B.: Parvalbumin, Calbindin und Calretinin) liegen hoch exprimiert in bestimmten Teilpopulationen von Neuronen vor (Heizmann und Hunziker, 1991; Andressen et al., 1993). Spezifische Antikörper als neuronale Marker für Calcium-bindende Proteine können selektiv verwendet werden, um Zellen, Bahnen und Kerngebiete im Nervengewebe erkennbar zu machen (Baimbridge et al., 1992; Andressen et al., 1993).

Calretinin ist ein 29 kDa Protein, das zur EF-Hand-Familie der Calcium-bindenden Proteine gehört (Persechini et al., 1989; Camp und Wijesinghe, 2009). Es besteht aus Gruben, die dazu da sind, Calcium-Ionen einzufangen und zu binden (Andressen et al., 1993). Das Verteilungsspektrum von Calretinin ist schmal, da es nur im Nervengewebe und im Thymus exprimiert wird (Seto-Ohshima, 1994). Calretinin wurde erstmals als cDNA von der Retina des Huhns identifiziert und isoliert (Rogers, 1987). Es liegt eine hohe Konzentration an Calcium-bindenden Proteinen im visuellen System vor, und es wird vermutet, dass Calretinin direkt an der Übertragung visueller Informationen von der Retina zum Tectum opticum bei Teleostiern beteiligt ist (Andressen et al., 1993; Arévalo et al., 1995). Eine Studie über das sich entwickelnde

und regenerative visuelle System beim Zebrafisch, *Danio rerio*, offenbarte, dass Calretinin in den retinalen Ganglienzellen exprimiert vorliegt, wenn ihre Axone das Tectum opticum erreichen (García-Crespo und Vecino, 2004).

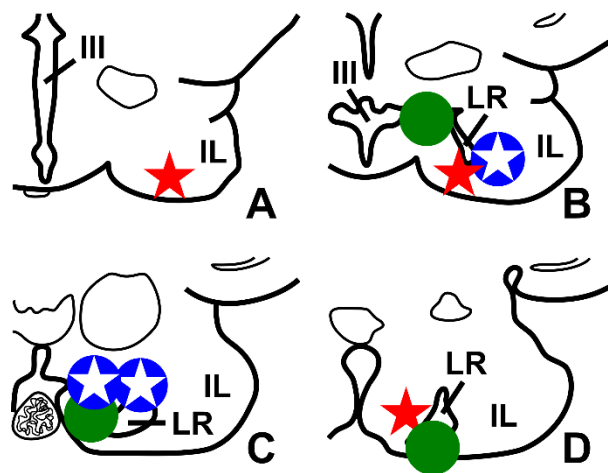
## 1.7 Die Funktionen des Hypothalamus der Teleostier

Informationen zu den Funktionen einer Hirnstruktur bilden eine wichtige Diskussionsgrundlage und werden daher für den Hypothalamus der Teleostier, der hauptsächlich in dieser Arbeit behandelt wurde, genannt. Die Funktionen des Hypothalamus bei Teleostiern wurden durch Läsions- und elektrische Stimulationsexperimente herausgefunden. Der Goldfisch (*Carassius auratus*), der Blaue Sonnenbarsch (*Lepomis macrochirus*) und der Schwarzkinn-Maulbrüter (*Tilapia heudelotii macrocephala*) wurden untersucht. Insgesamt offenbarten die Ergebnisse, dass der Hypothalamus am Fress- und Aggressionsverhalten beteiligt ist.

Läsionsexperimente mit abgetragenen Gebieten der hypothalamischen Region zeigten, dass der Hypothalamus am Fressverhalten von *Carassius* beteiligt ist (Roberts und Savage, 1978). Defizite in der Nahrungsaufnahme wurden durch den Zeitabschnitt in Tagen der Aphagie nach der Läsionierung bestimmt (Roberts und Savage, 1978). Die am meisten signifikanten Ergebnisse für *Carassius* wurden nach Läsionen erhalten, die die inferioren Lobi (oder lateralen Lobi) des Hypothalamus betrafen (Roberts und Savage, 1978).

Elektrische Stimulationsexperimente, die die Neurone der hypothalamischen Region untersuchten, riefen Fressverhalten bei *Carassius* (Savage und Roberts, 1975), sowie Fress- und Aggressionsverhalten bei *Lepomis* (Abb. 6; Demski und Knigge, 1971) und *Tilapia* (Demski, 1973) hervor. Fressverhalten wurde auf der Grundlage bestimmter Verhaltensweisen definiert, bestehend aus dem Absuchen der Oberfläche nach kleinen, schwimmenden Objekten oder des Bodens; und dem Schnappen nach Beute, Kies oder Schutt (Demski und Knigge, 1971; Demski, 1973). Das durch die Stimulation hervorgerufene Aggressionsverhalten wurde als Jagen und Beißen eines anderen Fisches, oder Beißen am Spiegel betrachtet (Demski und Knigge, 1971; Demski,

1973). Fressreaktionen bei *Carassius* (Savage und Roberts, 1975), *Lepomis* (Abb. 6B–D; Demski und Knigge, 1971) und *Tilapia* (Demski, 1973), sowie Aggressionsreaktionen bei *Lepomis* (Abb. 6; Demski und Knigge, 1971) und *Tilapia* (Demski, 1973), wurden während der Stimulation in der Nähe vom lateralen Rezess des dritten Ventrikels in rostralen Ebenen des inferioren Lobus beobachtet. Darüber hinaus wechselten Fress- und Aggressionsreaktionen an spezifischen hypothalamischen Stellen, wo sowohl Schnappen nach Nahrung, Kies oder Schutt als auch Jagen und Beißen eines anderen Fisches beobachtet wurde (Abb. 6B,C; Demski und Knigge, 1971; Demski, 1973).



**Abb. 6.** Stellen elektrischer Stimulation, von denen Fress- und Aggressionsverhalten im inferioren Lobus des Blauen Sonnenbarsches, *Lepomis macrochirus*, hervorgerufen wurden. Diese schematischen Zeichnungen von rostral (A) nach caudal (D) in frontaler Ansicht veranschaulichen Stellen, von denen Fressreaktionen ohne Aggression (Kreise), Aggressionsreaktionen ohne Fressen (Sterne) und sowohl Aggressions- als auch Fressreaktionen (Sterne in Kreisen) hervorgerufen wurden. IL, inferiorer Lobus; LR, lateraler Rezess; III, dritter Ventrikel. Modifiziert von Demski (1983): siehe Fig. 12.

## 1.8 Aufgaben und Ziele der Arbeit

Im ersten Teil der Arbeit wird zunächst der Aufbau des Hypothalamus bei sechs Arten der Strahlenflosser zusammenfassend wiedergegeben. Dann werden die Ergebnisse der morphometrischen Analyse dargelegt und verglichen, wo die Volumina des ganzen Gehirns und ausgewählter Hirnstrukturen von diversen Arten der Strahlenflosser gemessen wurden. Schließlich besteht das Ziel darin, durch Auswertung der Volumendaten die Evolution des inferioren Lobus als Spezialisierung in der

gemeinsamen Stammlinie von basalen Arten der Strahlenflosser zu Acanthopterygiern zu veranschaulichen, auch in Bezug auf das visuelle System.

Im zweiten Teil der Arbeit soll die Verteilung von Calretinin im inferioren Lobus des Hypothalamus und seinen assoziierten Kerngebieten beim Feuermaulbuntbarsch, *Thorichthys meeki*, aus der Familie der Cichliden und Gruppe der Teleostier beschrieben werden. Der periventrikuläre Bereich und der tubercle Lobus des Hypothalamus, die auch zum Hypothalamus gehören, werden dabei ausgeschlossen, zumal dort so gut wie keine gefärbten Calretinin-immunreaktiven Strukturen zu erkennen waren. Es gibt zwar Berichte über die Expression von Calretinin im Hypothalamus und seinen assoziierten Kerngebieten im ventralen Diencephalon der Strahlenflosser, jedoch sind die Ergebnisse wenig detailliert beschrieben. Dieser Teil der Arbeit beschreibt im Detail die Verteilung der Calretinin-Immunreaktivität in Zellkörpern, Fasern und Neuropil vom inferioren Lobus des Hypothalamus und vom Torus lateralis, Nucleus glomerulosus, Nucleus posterior tuberis und Corpus mamillare beim Feuermaulbuntbarsch als Vertreter der Cichliden.

Im dritten Teil der Arbeit lautet die Aufgabe direkte Tracer-Applikationen am Nucleus posterior tuberis des Feuermaulbuntbarsches durchzuführen, um die präzisen Zonen der afferenten Ursprungsgebiete und efferenten Zielgebiete zu bestimmen, da bisher kaum Informationen über afferente und efferente Verbindungen durch direkte Tracer-Applikationen in den Nucleus posterior tuberis vorliegen.

Im vierten Teil der Arbeit besteht die Aufgabe darin, den Nucleus glomerulosus, den Nucleus corticalis und das Tectum opticum beim Assel-Kugelfisch, *Colomesus asellus*, aus der Familie der Tetraodontiden und Gruppe der Teleostier mit einem laminierten Typ des Nucleus glomerulosus zu untersuchen. Ziel ist es herauszufinden, ob Informationen der tectalen Schichten, Stratum fibrosum et griseum superficiale und Stratum griseum centrale, durch die Neurone im Nucleus corticalis zu separaten Zielgebieten im Nucleus glomerulosus übertragen werden. Darüber hinaus wird die neuronale Aktivität im Nucleus glomerulosus mittels Cytochrom-c-Oxidase-Färbung analysiert. Das verwendete biologische Material in diesem Teil der Arbeit wurde von Herrn Dr. Krützfeldt zur Verfügung gestellt (siehe Danksagung).

## 2. Zusammenfassung der Publikationen

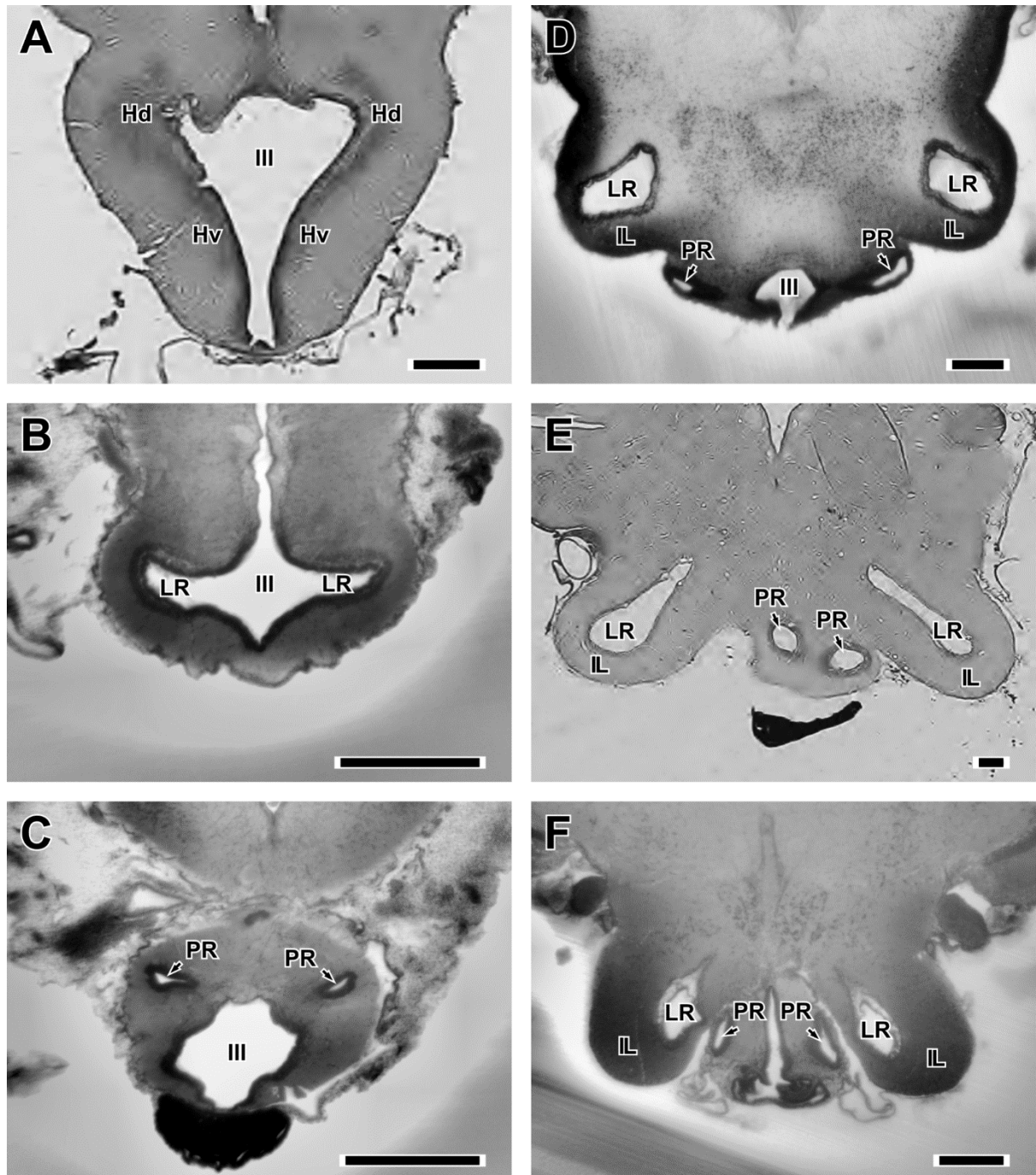
### 2.1 Evolution des Hypothalamus und inferioren Lobus bei Strahlenflossern

Schmidt, M. (2020) Evolution of the hypothalamus and inferior lobe in ray-finned fishes. *Brain, Behavior and Evolution*, 95: 302–316.

#### 2.1.1 Ergebnisse und Diskussion

In diesem Teil der Arbeit wird zuerst die Morphologie des Hypothalamus von einigen Vertretern aus der Gruppe der Strahlenflosser (Actinopterygii) beschrieben und danach werden in einer morphometrischen Analyse ausgewählte Hirnstrukturen von dieser Gruppe untersucht.

Die Morphologie des Hypothalamus in der mittel-hypothalamischen Ebene der transversalen Schnitte wird für *Polypterus palmas* der Polypteriformes, *Polyodon spathula* der Acipenseriformes, *Lepisosteus platostomus* der Lepisosteiformes, *Amia calva* der Amiiformes und *Salmo trutta* der Salmoniformes aufgezeigt (Abb. 7). Bei *P. palmas* kann der mediale Teil des Hypothalamus in einen dorsalen und ventralen Bereich geteilt werden (Abb. 7A). Der dorsale Bereich liegt dorsolateral vom dritten Ventrikel und umfasst eine kondensierte Zellmasse. Eine dünne Schicht periventrikulärer Zellen im ventralen Bereich umgibt den dritten Ventrikel ventrolateral. Bei *P. spathula* zeigt der dritte Ventrikel laterale Rezesse in mittleren rostrocaudalen Ebenen (Abb. 7B) und posteriore Rezesse in caudalen Ebenen (Abb. 7C). Die lateralen Rezesse sind groß und die posterioren Rezesse sind klein. Bei *L. platostomus*, *A. calva* und *S. trutta* befinden sich die lateralen und posterioren Rezesse auf derselben Ebene des Hypothalamus (Abb. 7D–F). Die lateralen Rezesse sind bei *S. trutta* (Abb. 7F) kleiner als das, was bei *L. platostomus* (Abb. 7D) und *A. calva* (Abb. 7E) beobachtet wurde, und die posterioren Rezesse sind bei *A. calva* (Abb. 7E) am größten. Eine Schicht dicht gepackter Zellen umgibt Teile des dritten Ventrikels und



**Abb. 7.** Die Morphologie des Hypothalamus von *Polypterus palmas* (A), *Polyodon spathula* (B, C), *Lepisosteus platostomus* (D), *Amia calva* (E) und *Salmo trutta* (F) in den mittelhypothalamischen (A, B, D–F) und caudalen (C) Ebenen. Diese transversalen Schnitte von 5 µm wurden vom „Block-Face Imaging“-Material genommen. Sie sind von Arten der Polypteriformes (A) zu denen der Salmoniformes (F) angeordnet. Hd, dorsaler Hypothalamus; Hv, ventraler Hypothalamus; IL, inferiorer Lobus; LR, lateraler Rezzess; PR, posteriorer Rezzess; III, dritter Ventrikel. Maßstäbe = 250 µm.

seiner lateralen und posterioren Rezesse. Bei *P. palmas* (Abb. 7A) und *P. spathula* (Abb. 7B,C) ist der dritte Ventrikel groß und am prominentesten. Die inferioren Lobi als Anhänge des caudoventralen Hypothalamus erscheinen erstmals bei *L. platostomus*

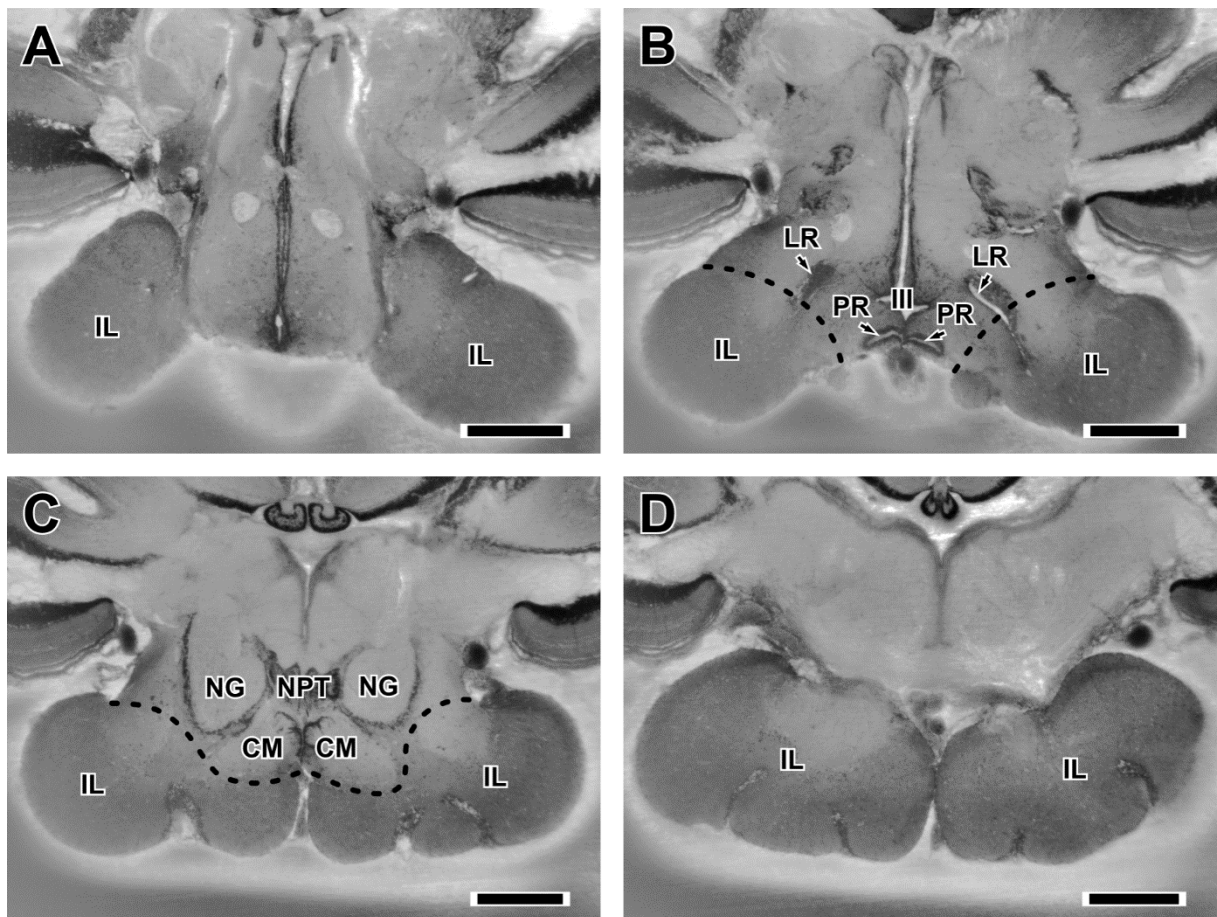


(Abb. 7D). Ihre Form ist rund bei *L. platostomus* (Abb. 7D), und oval bei *A. calva* (Abb. 7E) und *S. trutta* (Abb. 7F). Bei diesen Vertretern der drei Gattungen erstrecken sich die inferioren Lobi nach caudal, lateral vom medialen Bereich des caudalen Hypothalamus. Sie umfassen die lateralen Rezesse des dritten Ventrikels in den caudalen Ebenen komplett. Sie sind bei *S. trutta* am ventralsten und isoliertesten vom medialen Bereich des Hypothalamus ausgerichtet (Abb. 7F).

Das Vorhandensein der inferioren Lobi wurde bei Strahlenflossern zu allererst für die Mitglieder der Acipenseriformes beschrieben. Jedoch waren beim Vergleichen des „Block-Face Imaging“-Materials von *Polyodon* und *Lepisosteus*, in Bezug auf die Struktur der inferioren Lobi, große morphologische Unterschiede offensichtlich (Abb. 7B–D). Der Hypothalamus von *Polyodon* in caudalen Ebenen, die den dritten Ventrikel und die posterioren Rezesse zeigen (Abb. 7C), ähnelt dem medialen Bereich, der im ventralen Hypothalamus von *Lepisosteus* beobachtet wurde (Abb. 7D). Im Gegensatz zu *Polyodon* (Abb. 7B,C) liegen die lateralen Rezesse bei *Lepisosteus* dorsolateral auf derselben Ebene wie die posterioren Rezesse (Abb. 7D). Bei *Lepisosteus* erscheinen beide lateralen Rezesse als separate Strukturen, sind rund und befinden sich im Zentrum der Lobi, wie im transversalen Schnitt zu entnehmen war (Abb. 7D). Da diese Lobi den inferioren Lobi entsprechen, die bei anderen Neopterygiern gefunden wurden, kann der inferiore Lobus zu allererst bei *Lepisosteus* als vollständig entwickelt betrachtet werden, trotz des Vorhandenseins eines diffusen und zentralen Nukleus im inferioren Lobus, über die für *Acipenser* berichtet wurde.

Die Morphologie des hypothalamischen inferioren Lobus mit den assoziierten Kerngebieten des Hypothalamus wird für den Mandarinfisch, *Synchiropus splendidus*, einem Mitglied der Familie Callionymidae, vom rostralen bis zum caudalen Ende beschrieben (Abb. 8). In rostralen Ebenen divergieren die inferioren Lobi ventrolateral vom ventralen Diencephalon und liegen am rostralsten Ende getrennt von den anderen Teilen des Gehirns (Abb. 8A). Sie sind weiter caudal mit dem tuberalen Hypothalamus im medialen Teil verschmolzen. In der Ebene, in der die posterioren Rezesse des dritten Ventrikels im ventromedialen Hypothalamus sichtbar sind, erstrecken sich die lateralen Rezesse des dritten Ventrikels in die inferioren Lobi (Abb. 8B). Sie sind kurvenförmig und weiter caudal komplett in die inferioren Lobi eingeschlossen. In den mittleren Ebenen des inferioren Lobus können alle drei prominenten Kerngebiete, die

an die inferioren Lobi angrenzen, beobachtet werden (Abb. 8C). Diese sind der Nucleus glomerulosus, der Nucleus posterior tuberis und der Corpus mamillare. Die inferioren Lobi sind die caudalsten Gebiete des Hypothalamus. Sie divergieren ventral vom Gehirn und erstrecken sich nach caudal als Anhänge an der rostrocaudalen Achse (Abb. 8D).



**Abb. 8.** Die Morphologie des Hypothalamus von *Synchiropus splendidus*. Ebenen sind von rostral (A) nach caudal (D). Diese transversalen Schnitte von 5  $\mu$ m wurden vom „Block-Face Imaging“-Material genommen. Die gestrichelten Linien in B und C kennzeichnen die Grenze des inferioren Lobus nach meiner Definition. CM, Corpus mamillare; IL, inferiorer Lobus; LR, lateraler Rezess; NG, Nucleus glomerulosus; NPT, Nucleus posterior tuberis; PR, posteriorer Rezess; III, dritter Ventrikel. Maßstäbe = 250  $\mu$ m.

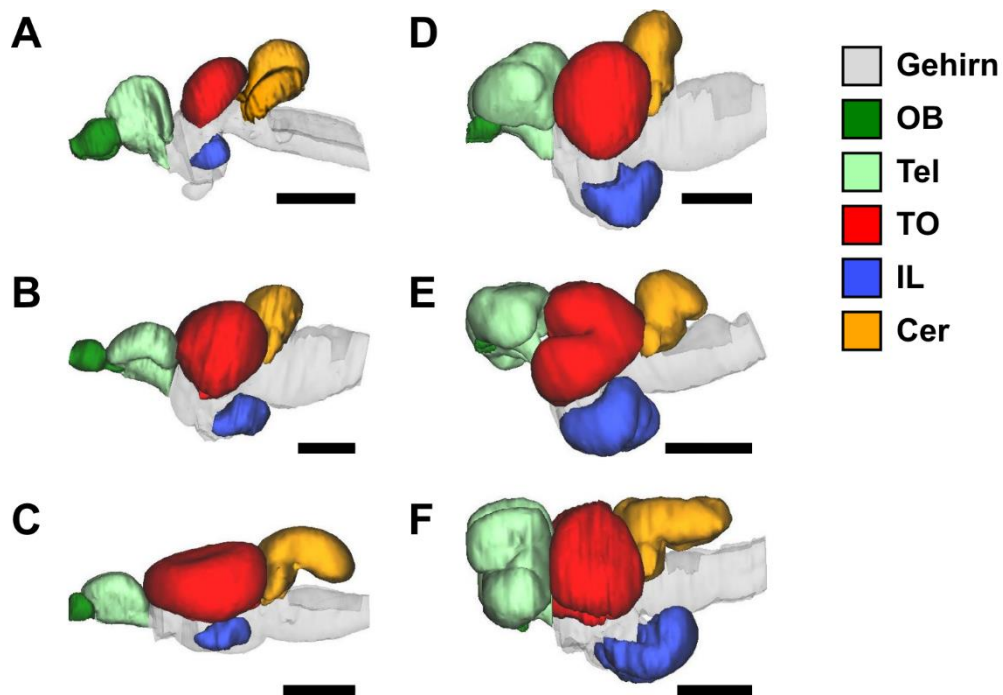
Es bestehen Unterschiede in der ventrikulären Organisation quer durch verschiedene Wirbeltiergruppen bezüglich der Anzahl an hypothalamischen Rezessen (Yamamoto et al., 2017). Während Teleostier zwei besitzen, das heißt einen lateralen und einen posterioren Rezess, besitzen die meisten Wirbeltiere nur einen (Yamamoto et al., 2017; Bloch et al., 2019). Ein lateraler Rezess kann beim Frosch vorgefunden werden, als ein Vertreter der Amphibien (Neary und Northcutt, 1983). Der dritte Ventrikel, der

mit dem lateralen Rezess bei Teleostiern vergleichbar ist, liegt beim Huhn und bei der Maus vor, das heißt Amnioten (Yamamoto et al., 2017). Ein posteriorer Rezess bei Strahlenflossern ist nur bei Teleostiern und den nicht zu den Teleostiern gehörenden Strahlenflossern der Acipenseriformes und Lepisosteiformes beschrieben worden, aber fehlt bei Polypteriformes (Yamamoto et al., 2017). Der posteriore Rezess konnte auch bei *A. calva* der Amiiformes vom „Block-Face Imaging“-Material in dieser Studie identifiziert werden.

Die Volumenmessungen ergaben einen signifikanten Größenanstieg der inferioren Lobi von den Lepisosteiformes zu den Tetraodontiformes (Abb. 9). Diese Korrelation konnte in der morphometrischen Analyse bestätigt werden, bei der das relative Volumen der inferioren Lobi mit der phylogenetisch basierten Klassifikation der Strahlenflosser verglichen wurde (Abb. 10). Niedrige relative Volumenwerte der inferioren Lobi konnten für basale Arten der Strahlenflosser, und höhere Werte für Acanthopterygier festgestellt werden (Abb. 10; Tab. 1).

*S. splendidus* (Callionymiformes) wies von all den ausgewerteten Fischen mit einem Wert von 15,00 %, relativ zum gesamten Gehirnvolumen, das höchste Volumen der inferioren Lobi auf (Abb. 10; Tab. 1). Dies überschreitet das relative Volumen des Telencephalons, das heißt 13,27 %, und macht die zwei inferioren Lobi zusammen, das heißt als ein Gebiet betrachtet, zum zweitgrößten Teil des Gehirns nach dem Tectum opticum (relatives Volumen 26,59 %) (Tab. 1). Das Verhältnis zwischen der Größe der zwei inferioren Lobi zusammen und der Größe des Telencephalons wurde ebenfalls analysiert (Abb. 11). Es konnte eine Zunahme der Verhältniswerte von den Lepisosteiformes zu den Tetraodontiformes beobachtet werden. Das höhere relative Volumen der inferioren Lobi, verglichen mit dem Telencephalon, wurde als Ausnahme angesehen, weil dies nur für Mitglieder der Pleuronectiformes, Syngnathiformes und Callionymiformes erkannt werden konnte.

Ein hohes relatives Volumen der inferioren Lobi wurde auch bei Tetraodontiformes, Labriformes und Syngnathiformes bemerkt (Abb. 10; Tab. 1). Die höchsten Werte für diese Ordnungen wurden bei *Acreichthys tomentosus* der Tetraodontiformes mit 13,49 %, *Labroides dimidiatus* der Labriformes mit 11,84 % und *Eurypegasmus draconis* der Syngnathiformes mit 11,11 % festgestellt.



**Abb. 9.** Laterale Ansicht der dreidimensionalen Gehirn-Rekonstruktionen von *Lepisosteus platostomus* (A), *Rhodeus amarus* (B), *Oncorhynchus mykiss* (C), *Thorichthys meeki* (D), *Synchiropus splendidus* (E) und *Odonus niger* (F). Diese Modellstrukturen stammten von den Volumenmessungen. Die Gehirne sind von Arten der Lepisosteiformes (A) zu denen der Tetraodontiformes (F) angeordnet. Beachte die Zunahme der Größe der inferioren Lobi und die Abnahme der Größe der olfaktorischen Bulbi von A nach F. Rostral ist links. Cer, Cerebellum; Gehirn, Gehirn; IL, inferiorer Lobus; OB, olfaktorischer Bulbus; Tel, Telencephalon; TO, Tectum opticum. Maßstäbe = 3 mm in A; 1 mm in B, D, E; 2 mm in C, F.

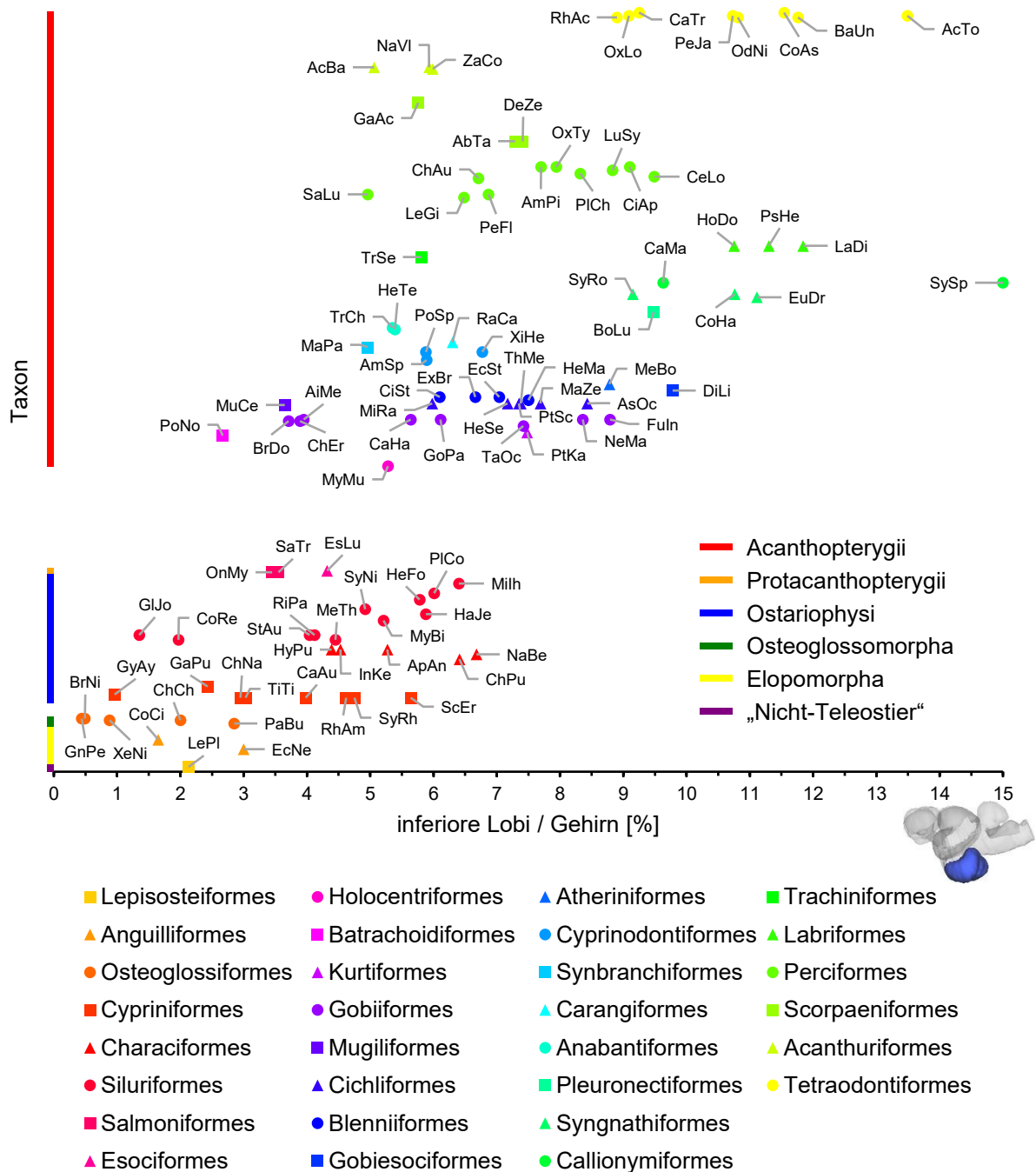
Umweltkomplexität und soziale Organisation beeinflussen die Größen von Hirnregionen. In einer Studie, die die Größen von sieben wesentlichen Hirnstrukturen bei Tanganjikasee-Cichliden maß (Pollen et al., 2007), waren der Hypothalamus und das Telencephalon die einzigen Hirnregionen, die mit sozialen Faktoren einhergingen. Während monogame Arten ein vergrößertes Telencephalon haben, weisen polygame Arten einen größeren Hypothalamus auf (Pollen et al., 2007). Monogamie wird bei Cichliden als der ancestrale Zustand angesehen, jedoch gibt es eine Anzahl von evolutionären Übergängen zwischen Monogamie (mit Aufzucht beider Elterntiere) und Polygamie (mit Aufzucht eines Elterntiers) (Goodwin et al., 1998). Eine Ausdehnung des neuronalen Netzwerks und ein Erwerb an höheren kognitiven Funktionen könnten einen Einfluss auf die Größe der inferioren Lobi bei Acanthopterygiern haben. Bei Mitgliedern der Pleuronectiformes, Syngnathiformes und Callionymiformes war das relative Volumen beider inferioren Lobi sogar größer als das relative Volumen des Telencephalons.

Ein neuroanatomisches Merkmal einiger Strahlenflosser mit inferioren Lobi ist das Vorhandensein eines „hypothalamischen, ventrikulären Kanalsystems“ (Wullimann et al., 1984; Wullimann, 1987). Dieses System ist durch eine Reihe von Kanälen gekennzeichnet, die am lateralen Rezess des dritten Ventrikels herrühren, und Poren haben, die am medioventralen inferioren Lobus aus dem Gehirn austreten (Wullimann et al., 1984; Wullimann, 1987). Sowohl die ventrikulären Kanäle als auch die lateralen Rezesse führen zur Peripherie des inferioren Lobus im voll ausgebildeten Zustand dieses Systems, der besonders bei Pomacentriden, Cichliden, Labriden und Balistiden vorkommt (Wullimann, 1987). Interessanterweise wurde in der morphometrischen Analyse ein hohes relatives Volumen der inferioren Lobi bei Labriden und Balistiden festgestellt. Das Vorkommen dieses regulatorischen Systems könnte in der Evolution des Hypothalamus der Strahlenflosser zu einer Ausdehnung der inferioren Lobi beigetragen haben.

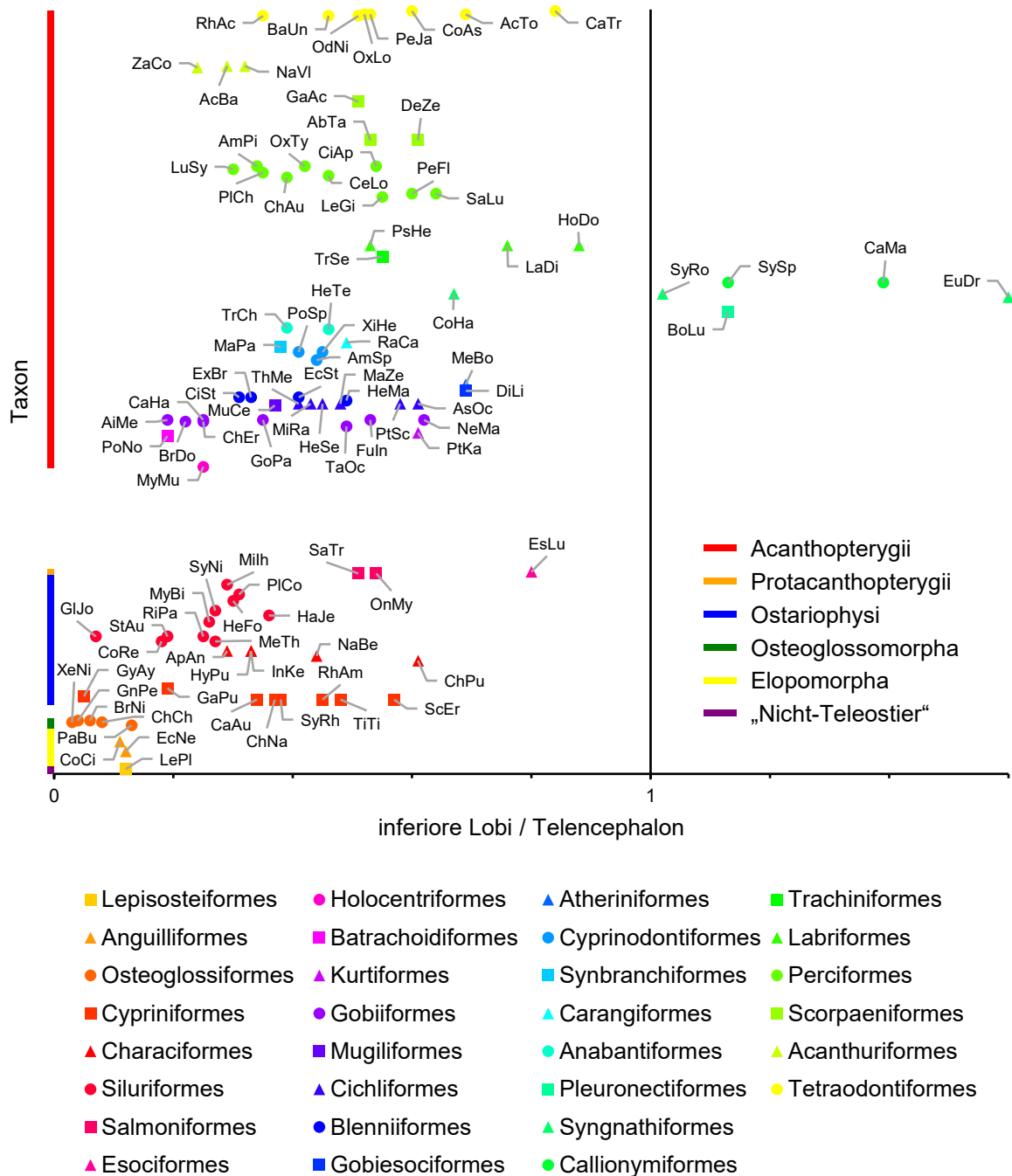
Des Weiteren konnte zwischen zwei separaten Gruppen unterschieden werden: eine von den Lepisosteiformes bis zu den Esociformes, der ein Nucleus glomerulosus fehlt, und die andere, die Arten der Acanthopterygii beinhaltet, die einen Nucleus glomerulosus im Diencephalon besitzen (Tab. 1). Das relative Volumen der inferioren Lobi in der Acanthopterygii-Gruppe ( $7,72 \pm 2,48 \%$ ) ist ungefähr zweimal höher als das der Lepisosteiformes-bis-Esociformes-Gruppe ( $3,73 \pm 1,80 \%$ ) (Abb. 10; Tab. 1). Dies galt auch für das Verhältnis der absoluten Volumina beider inferioren Lobi und des Telencephalons in der Acanthopterygii-Gruppe ( $0,53 \pm 0,26$ ) und der Lepisosteiformes-bis-Esociformes-Gruppe ( $0,29 \pm 0,18$ ) (Abb. 11; Tab. 1).

Die morphometrische Analyse der inferioren Lobi ergab, dass ihr relatives Volumen von den Lepisosteiformes bis zu den Tetraodontiformes zunimmt. Dies könnte auf die Bedeutung der inferioren Lobi als multisensorische Integrationszentren bei Teleostiern (Rink und Wullimann, 1998; Shimizu et al., 1999; Ahrens und Wullimann, 2002; Yang et al., 2007) und einer damit einhergehenden möglichen Beteiligung an höheren kognitiven Funktionen zurückzuführen sein. Das relative Volumen der inferioren Lobi für die Gruppe der Acanthopterygii betrug ungefähr das Doppelte als das von der Lepisosteiformes-bis-Esociformes-Gruppe. Ein Unterschied zwischen diesen zwei Gruppen ist das Vorhandensein des Nucleus glomerulosus in der Acanthopterygii-

Gruppe und seines Nichtvorhandenseins in der anderen Gruppe. Der Nucleus glomerulosus ist ein prominentes Kerngebiet bei Paracanthopterygiern und Acanthopterygiern, der jedoch in den basalen Taxa der Strahlenflosser fehlt (Northcutt und Wullimann, 1988; Butler et al., 1991).



**Abb. 10.** Das Diagramm veranschaulicht das relative Volumen der unteren Loben gegen die Taxa der Strahlenflosser. Orte der unteren Loben sind durch eine laterale Ansicht einer dreidimensionalen Gehirn-Rekonstruktion von *Synchiropus splendidus* dargestellt. Für Werte und Abkürzungen der Artnamen, siehe Tab. 1.



**Abb. 11.** Das Diagramm veranschaulicht das Verhältnis zwischen dem absoluten Volumen der zwei inferioren Lobi als ein Gebiet und dem absoluten Volumen des Telencephalons gegen die Taxa der Strahlenflosser. Das absolute Volumen beider inferioren Lobi überschreitet das des Telencephalons bei *Bothus lunatus* (BoLu) von den Pleuronectiformes, *Eurypegusus draconis* (EuDr) und *Syngnathus rostellatus* (SyRo) von den Syngnathiformes, und *Callionymus maculatus* (CaMa) und *Synchiropus splendidus* (SySp) von den Callionymiformes, angezeigt durch ein Verhältniswert größer als 1. Für Werte und Abkürzungen der Artnamen, siehe Tab. 1.

Ein Vergleich zwischen dem relativen Volumen der inferioren Lobi und dem relativen Volumen des Nucleus glomerulosus der Acanthopterygii-Gruppe zeigt eine starke positive Korrelation ( $r = 0,63$ ,  $p < 0,05$ ; Abb. 12). Ein Anstieg des relativen Volumens

der inferioren Lobi brachte einen Anstieg des relativen Volumens des Nucleus glomerulosus mit sich. Die höchsten relativen Volumenwerte des Nucleus glomerulosus wurden bei Mitgliedern der Syngnathiformes festgestellt (Abb. 12; Tab. 1). *E. draconis* und *Syngnathus rostellatus* (beide Syngnathiformes) zeigten mit einem relativen Volumen des Nucleus glomerulosus von jeweils 1,62 % und 1,39 % die größte Abweichung von der Korrelation.

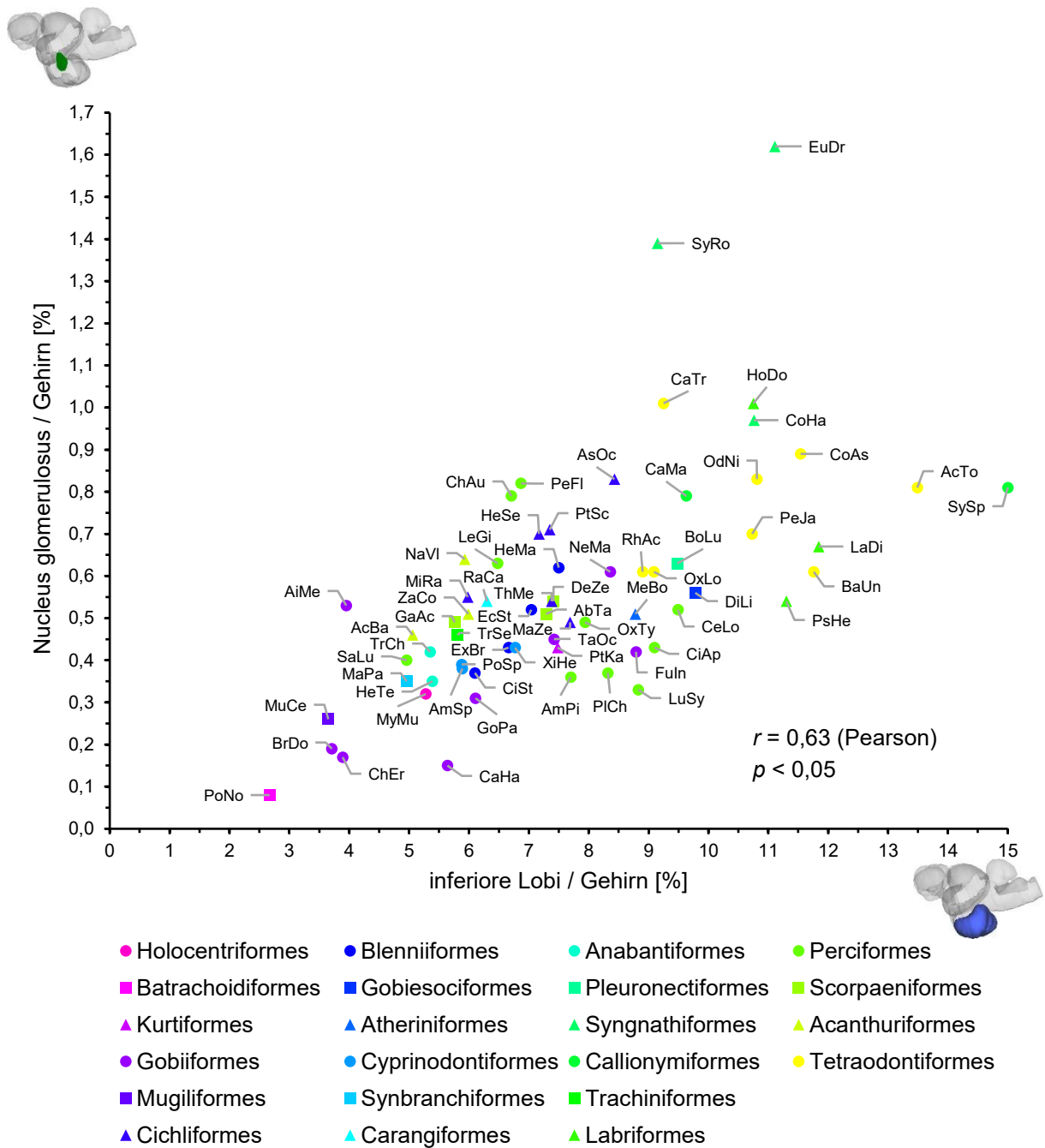
Eine moderate positive Korrelation wird durch das Vergleichen des relativen Volumens der inferioren Lobi mit dem relativen Volumen des Tectum opticums ersichtlich ( $r = 0,45$ ,  $p < 0,05$ ; Abb. 13). Die höchsten Werte sowohl für das relative Volumen der inferioren Lobi als auch für das des Tectum opticums wurden bei *E. draconis* und *Corythoichthys haematopterus* von den Syngnathiformes, *Callionymus maculatus* und *S. splendidus* von den Callionymiformes, und *A. tomentosus* von den Tetraodontiformes beobachtet; das relative Volumen des Tectum opticums betrug jeweils 32,99 %, 31,48 %, 32,96 %, 26,59 % und 23,32 % (Abb. 13; Tab. 1).

Alle Arten, deren relatives Volumen der inferioren Lobi das relative Volumen des Telencephalons überstieg, wiesen sowohl für das relative Volumen der inferioren Lobi als auch für das des Tectum opticums hohe Werte auf. Diese sind *Bothus lunatus* von den Pleuronectiformes, *E. draconis* und *S. rostellatus* von den Syngnathiformes, und *C. maculatus* und *S. splendidus* von den Callionymiformes (Abb. 11, 13).

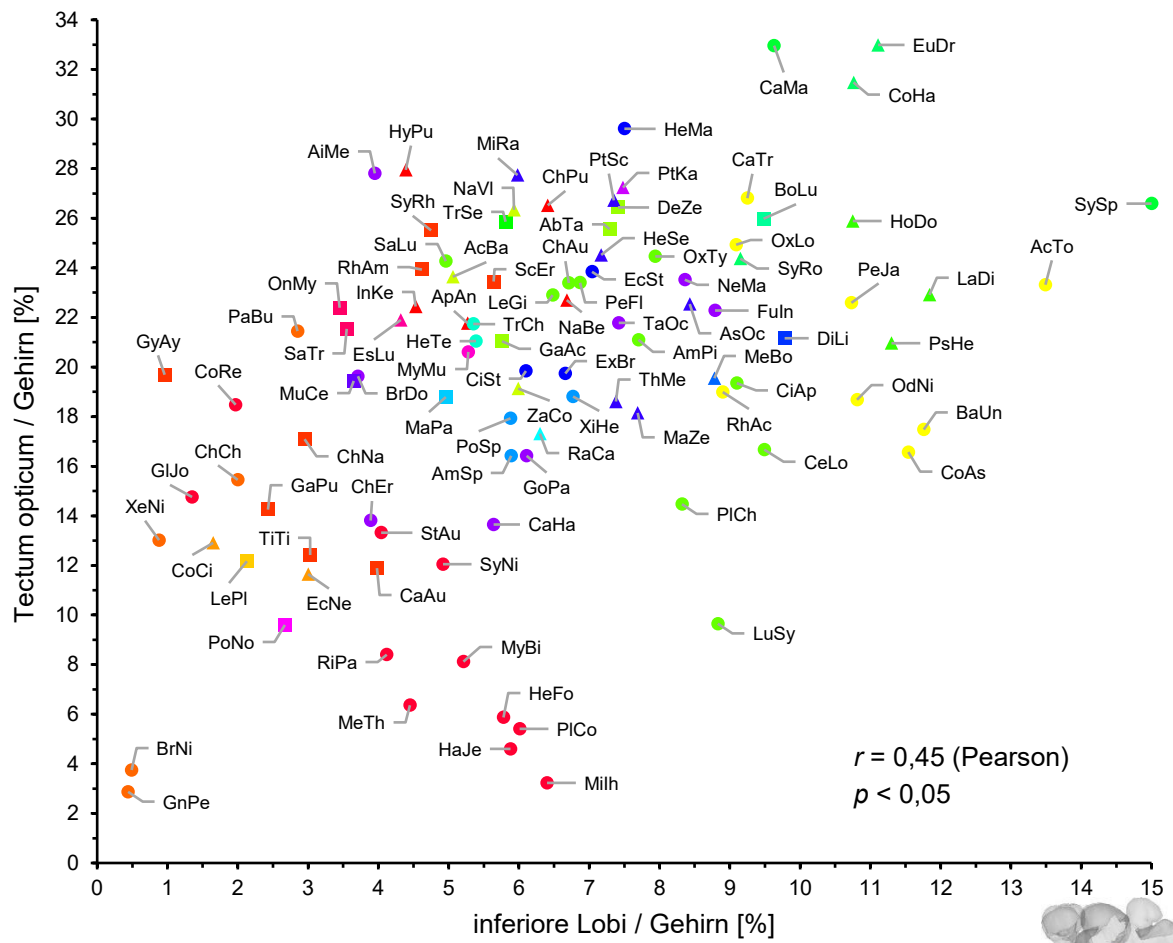
Die Volumenmessungen deuteten darauf hin, dass der inferiore Lobus und der Nucleus glomerulosus bei Acanthopterygiern entscheidend miteinander verbunden sein könnten. Dies konnte durch die starke positive Korrelation einer Zunahme des relativen Volumens beider Hirnstrukturen gezeigt werden. Bei *Oreochromis* der Cichliformes (Yang et al., 2007) und *Navodon* der Tetraodontiformes (Sakamoto und Ito, 1982; Shimizu et al., 1999) wurde herausgefunden, dass visuelle Informationen vom Tectum opticum über den Nucleus corticalis und Nucleus glomerulosus zum inferioren Lobus übertragen werden. Die positiv korrelierende Zunahme des relativen Volumens der inferioren Lobi und des Tectum opticums legt nahe, dass das visuelle System in der Evolution des Gehirns bei Strahlenflossern eine wichtige Rolle spielte. Eine embryologische Untersuchung ergab, dass sowohl die externe Zone des inferioren Lobus als auch das Tectum opticum mesencephalen Ursprungs sind (Bloch



et al., 2019). Die externe Zone des inferioren Lobus umfasst die diffusen und zentralen Nuklei des inferioren Lobus.



**Abb. 12.** Das Diagramm veranschaulicht das relative Volumen der inferioren Lobi gegen das relative Volumen des Nucleus glomerulosus der Strahlenflosser. Orte der inferioren Lobi und des Nucleus glomerulosus sind durch eine laterale Ansicht einer dreidimensionalen Gehirn-Rekonstruktion von *Synchiropus splendidus* dargestellt. Für Werte und Abkürzungen der Artnamen, siehe Tab. 1.



- |                      |                      |                       |                      |
|----------------------|----------------------|-----------------------|----------------------|
| ■ Lepisosteiformes   | ● Holocentriiformes  | ▲ Atheriniiformes     | ■ Trachiniiformes    |
| ▲ Anguilliformes     | ■ Batrachoidiiformes | ● Cyprinodontiiformes | ▲ Labriiformes       |
| ● Osteoglossiiformes | ▲ Kurtiiformes       | ■ Synbranchiiformes   | ● Perciiformes       |
| ■ Cyprininiiformes   | ● Gobiiformes        | ▲ Carangiiformes      | ■ Scorpaeniiformes   |
| ▲ Characiformes      | ■ Mugiliiformes      | ● Anabantiiformes     | ▲ Acanthuriformes    |
| ● Siluriformes       | ▲ Cichliiformes      | ■ Pleuronectiiformes  | ● Tetraodontiiformes |
| ■ Salmoniiformes     | ● Blenniiformes      | ▲ Syngnathiiformes    |                      |
| ▲ Esociformes        | ■ Gobiesociiformes   | ● Callionymiiformes   |                      |

**Abb. 13.** Das Diagramm veranschaulicht das relative Volumen der inferioren Lobi gegen das relative Volumen des Tectum opticums der Strahlenflosser. Orte der inferioren Lobi und des Tectum opticums sind durch eine laterale Ansicht einer dreidimensionalen Gehirn-Rekonstruktion von *Synchiropus splendidus* dargestellt. Für Werte und Abkürzungen der Artnamen, siehe Tab. 1.

**Tab. 1.** Ergebnisse der Volumenmessungen.

| Taxon                          | Ordnung                 | Familie                             | Art                                | Abk.                                  | Tel   | ILs   | NG    | TO    | ILs/Tel |      |
|--------------------------------|-------------------------|-------------------------------------|------------------------------------|---------------------------------------|-------|-------|-------|-------|---------|------|
| „Nicht-Teleostier“             | Lepisosteiformes        | Lepisosteidae                       | <i>Lepisosteus platostomus</i>     | LePl                                  | 17,41 | 2,13  | –     | 12,17 | 0,12    |      |
| Elopomorpha                    | Anguilliformes          | Muraenidae                          | <i>Echidna nebulosa</i>            | EcNe                                  | 24,03 | 3,00  | –     | 11,65 | 0,12    |      |
|                                |                         | Congridae                           | <i>Conger cinereus</i>             | CoCi                                  | 15,67 | 1,65  | –     | 12,91 | 0,11    |      |
| Osteoglossomorpha              | Osteoglossiformes       | Pantodontidae                       | <i>Pantodon buchholzi</i>          | PaBu                                  | 21,20 | 2,85  | –     | 21,45 | 0,13    |      |
|                                |                         | Notopteridae                        | <i>Chitala chitala</i>             | ChCh                                  | 25,53 | 2,00  | –     | 15,45 | 0,08    |      |
|                                |                         |                                     | <i>Xenomystus nigri</i>            | XeNi                                  | 30,77 | 0,88  | –     | 13,02 | 0,03    |      |
|                                |                         |                                     | <i>Brienomyrus niger</i>           | BrNi                                  | 8,61  | 0,49  | –     | 3,75  | 0,06    |      |
|                                |                         | <i>Gnathonemus petersii</i>         | GnPe                               | 10,38                                 | 0,44  | –     | 2,87  | 0,04  |         |      |
| Ostariophysi                   | Cypriniformes           | Cyprinidae                          | <i>Carassius auratus</i>           | CaAu                                  | 11,54 | 3,98  | –     | 11,89 | 0,34    |      |
|                                |                         |                                     | <i>Chondrostoma nasus</i>          | ChNa                                  | 8,06  | 2,95  | –     | 17,09 | 0,37    |      |
|                                |                         |                                     | <i>Rhodeus amarus</i>              | RhAm                                  | 10,36 | 4,62  | –     | 23,93 | 0,45    |      |
|                                |                         |                                     | <i>Scardinius erythrophthalmus</i> | ScEr                                  | 9,95  | 5,64  | –     | 23,45 | 0,57    |      |
|                                |                         |                                     | <i>Systemus rhomboocellatus</i>    | SyRh                                  | 12,58 | 4,75  | –     | 25,51 | 0,38    |      |
|                                |                         |                                     | <i>Tinca tinca</i>                 | TiTi                                  | 6,33  | 3,03  | –     | 12,42 | 0,48    |      |
|                                | Characiformes           | Gyrinocheilidae                     | <i>Gyrinocheilus aymonieri</i>     | GyAy                                  | 17,72 | 0,96  | –     | 19,69 | 0,05    |      |
|                                |                         |                                     | <i>Gastromyzon punctulatus</i>     | GaPu                                  | 13,06 | 2,43  | –     | 14,25 | 0,19    |      |
|                                |                         | Chilodontidae                       | <i>Chilodus punctatus</i>          | ChPu                                  | 10,53 | 6,41  | –     | 26,52 | 0,61    |      |
|                                |                         |                                     | Lebiasinidae                       | <i>Nannostomus beckfordi</i>          | NaBe  | 15,24 | 6,68  | –     | 22,70   | 0,44 |
|                                |                         |                                     | Characidae                         | <i>Aphyocharax anisitsi</i>           | ApAn  | 18,15 | 5,27  | –     | 21,77   | 0,29 |
|                                |                         | <i>Hyphessobrycon pulchripinnis</i> |                                    | HyPu                                  | 13,44 | 4,39  | –     | 27,95 | 0,33    |      |
|                                |                         | <i>Inpaichthys kerri</i>            |                                    | InKe                                  | 13,86 | 4,53  | –     | 22,44 | 0,33    |      |
|                                |                         | Siluriformes                        | Callichthyidae                     | <i>Corydoras reticulatus</i>          | CoRe  | 11,20 | 1,97  | –     | 18,48   | 0,18 |
|                                |                         |                                     |                                    | <i>Megalechis thoracata</i>           | MeTh  | 16,77 | 4,45  | –     | 6,36    | 0,27 |
|                                |                         |                                     | Loricariidae                       | <i>Glyptoperichthys joselimaianus</i> | GlJo  | 18,24 | 1,35  | –     | 14,76   | 0,07 |
|                                |                         |                                     |                                    | <i>Rineloricaria parva</i>            | RiPa  | 16,33 | 4,12  | –     | 8,40    | 0,25 |
|                                | <i>Sturisoma aureum</i> |                                     |                                    | StAu                                  | 21,56 | 4,04  | –     | 13,32 | 0,19    |      |
|                                | Bagridae                |                                     | <i>Mystus bimaculatus</i>          | MyBi                                  | 20,30 | 5,21  | –     | 8,12  | 0,26    |      |
|                                | Erethistidae            |                                     | <i>Hara jerdoni</i>                | HaJe                                  | 16,40 | 5,88  | –     | 4,60  | 0,36    |      |
|                                | Mochokidae              |                                     | <i>Synodontis nigriventris</i>     | SyNi                                  | 18,29 | 4,92  | –     | 12,05 | 0,27    |      |
|                                | Heteropneustidae        |                                     | <i>Heteropneustes fossilis</i>     | HeFo                                  | 19,15 | 5,78  | –     | 5,87  | 0,30    |      |
|                                | Doradidae               |                                     | <i>Platydoras costatus</i>         | PlCo                                  | 19,56 | 6,01  | –     | 5,41  | 0,31    |      |
|                                | Pseudopimelodidae       | <i>Microglanis iheringi</i>         | MilH                               | 22,45                                 | 6,40  | –     | 3,23  | 0,29  |         |      |
|                                | Protacanthopterygii     | Salmoniformes                       | Salmonidae                         | <i>Oncorhynchus mykiss</i>            | OnMy  | 6,37  | 3,45  | –     | 22,39   | 0,54 |
|                                |                         |                                     | <i>Salmo trutta</i>                | SaTr                                  | 6,93  | 3,55  | –     | 21,54 | 0,51    |      |
|                                | Acanthopterygii         | Esociformes                         | Esocidae                           | <i>Esox lucius</i>                    | EsLu  | 5,37  | 4,32  | –     | 21,90   | 0,80 |
| Holocentriformes               |                         | Holocentridae                       | <i>Myripristis murdjan</i>         | MyMu                                  | 21,12 | 5,28  | 0,32  | 20,61 | 0,25    |      |
| Batrachoidiformes              |                         | Batrachoididae                      | <i>Porichthys notatus</i>          | PoNo                                  | 14,31 | 2,67  | 0,08  | 9,60  | 0,19    |      |
| Kurtiformes                    |                         | Apogonidae                          | <i>Pterapogon kauderni</i>         | PtKa                                  | 12,17 | 7,48  | 0,43  | 27,24 | 0,61    |      |
| Gobiiformes                    |                         | Eleotridae                          | <i>Tateurndina ocellicauda</i>     | TaOc                                  | 15,04 | 7,42  | 0,45  | 21,78 | 0,49    |      |
|                                |                         |                                     | <i>Brachygobius doriae</i>         | BrDo                                  | 16,80 | 3,71  | 0,19  | 19,63 | 0,22    |      |
|                                |                         | Oxudercidae                         | <i>Chlamydogobius eremius</i>      | ChEr                                  | 15,27 | 3,89  | 0,17  | 13,81 | 0,25    |      |
|                                |                         |                                     | Gobiidae                           | <i>Aiollops megastigma</i>            | AiMe  | 20,74 | 3,95  | 0,53  | 27,81   | 0,19 |
|                                |                         | <i>Callogobius hasseltii</i>        |                                    | CaHa                                  | 22,86 | 5,64  | 0,15  | 13,65 | 0,25    |      |
|                                |                         | <i>Fusigobius inframaculatus</i>    |                                    | Fuln                                  | 16,48 | 8,79  | 0,42  | 22,28 | 0,53    |      |
|                                |                         | <i>Gobius paganellus</i>            |                                    | GoPa                                  | 17,59 | 6,11  | 0,31  | 16,42 | 0,35    |      |
|                                |                         | <i>Nemateleotris magnifica</i>      |                                    | NeMa                                  | 13,38 | 8,36  | 0,61  | 23,52 | 0,62    |      |
|                                |                         | <i>Mugil cephalus</i>               |                                    | MuCe                                  | 9,74  | 3,65  | 0,26  | 19,44 | 0,37    |      |
|                                |                         | Cichliformes                        | Cichlidae                          | <i>Astronotus ocellatus</i>           | AsOc  | 13,90 | 8,43  | 0,83  | 22,54   | 0,61 |
| <i>Heros severus</i>           |                         |                                     |                                    | HeSe                                  | 16,06 | 7,17  | 0,70  | 24,52 | 0,45    |      |
| <i>Maylandia zebra</i>         |                         |                                     | MaZe                               | 15,99                                 | 7,69  | 0,49  | 18,15 | 0,48  |         |      |
| <i>Mikrogeophagus ramirezi</i> |                         |                                     | MiRa                               | 14,06                                 | 5,98  | 0,55  | 27,74 | 0,43  |         |      |
| <i>Pterophyllum scalare</i>    |                         |                                     | PtSc                               | 12,66                                 | 7,35  | 0,71  | 26,72 | 0,58  |         |      |
| <i>Thorichthys meeki</i>       |                         |                                     | ThMe                               | 18,19                                 | 7,38  | 0,54  | 18,61 | 0,41  |         |      |
| Blenniiformes                  |                         |                                     | Tripterygiidae                     | <i>Helcogramma maldivensis</i>        | HeMa  | 15,36 | 7,50  | 0,62  | 29,61   | 0,49 |
|                                | Blenniidae              |                                     | <i>Cirripectes stigmaticus</i>     | CiSt                                  | 19,91 | 6,10  | 0,37  | 19,84 | 0,31    |      |

|                    |                 |                                      |      |       |       |      |       |      |
|--------------------|-----------------|--------------------------------------|------|-------|-------|------|-------|------|
|                    |                 | <i>Ecseus stigmatura</i>             | EcSt | 17,12 | 7,04  | 0,52 | 23,84 | 0,41 |
|                    |                 | <i>Exallias brevis</i>               | ExBr | 19,94 | 6,66  | 0,43 | 19,74 | 0,33 |
| Gobiesociformes    | Gobiesocidae    | <i>Diademichthys lineatus</i>        | DiLi | 14,24 | 9,78  | 0,56 | 21,16 | 0,69 |
| Atheriniformes     | Melanotaeniidae | <i>Melanotaenia boesemani</i>        | MeBo | 12,67 | 8,78  | 0,51 | 19,55 | 0,69 |
| Cyprinodontiformes | Goodeidae       | <i>Ameca splendens</i>               | AmSp | 13,43 | 5,89  | 0,38 | 16,42 | 0,44 |
|                    | Poeciliidae     | <i>Poecilia sphenops</i>             | PoSp | 14,21 | 5,88  | 0,39 | 17,93 | 0,41 |
|                    |                 | <i>Xiphophorus hellerii</i>          | XiHe | 14,97 | 6,77  | 0,43 | 18,81 | 0,45 |
| Synbranchiformes   | Mastacembelidae | <i>Macrogathus pancalus</i>          | MaPa | 13,02 | 4,96  | 0,35 | 18,79 | 0,38 |
| Carangiformes      | Rachycentridae  | <i>Rachycentron canadum</i>          | RaCa | 12,73 | 6,30  | 0,54 | 17,31 | 0,49 |
| Anabantiformes     | Helostomatidae  | <i>Helostoma temminckii</i>          | HeTe | 11,83 | 5,39  | 0,35 | 21,05 | 0,46 |
|                    | Osphronemidae   | <i>Trichogaster chuna</i>            | TrCh | 13,72 | 5,35  | 0,42 | 21,74 | 0,39 |
| Pleuronectiformes  | Bothidae        | <i>Bothus lunatus</i>                | BoLu | 8,37  | 9,48  | 0,63 | 25,98 | 1,13 |
| Syngnathiformes    | Pegasidae       | <i>Eurypegasis draconis</i>          | EuDr | 6,95  | 11,11 | 1,62 | 32,99 | 1,60 |
|                    | Syngnathidae    | <i>Corythoichthys haematopterus</i>  | CoHa | 15,99 | 10,76 | 0,97 | 31,48 | 0,67 |
|                    |                 | <i>Syngnathus rostellatus</i>        | SyRo | 8,96  | 9,15  | 1,39 | 24,37 | 1,02 |
| Callionymiformes   | Callionymidae   | <i>Callionymus maculatus</i>         | CaMa | 6,92  | 9,63  | 0,79 | 32,96 | 1,39 |
|                    |                 | <i>Synchiropus splendidus</i>        | SySp | 13,27 | 15,00 | 0,81 | 26,59 | 1,13 |
| Trachiniformes     | Trichonotidae   | <i>Trichonotus setiger</i>           | TrSe | 10,64 | 5,81  | 0,46 | 25,86 | 0,55 |
| Labriformes        | Labridae        | <i>Hologymnosus doliatus</i>         | HoDo | 12,18 | 10,75 | 1,01 | 25,89 | 0,88 |
|                    |                 | <i>Labroides dimidiatus</i>          | LaDi | 15,67 | 11,84 | 0,67 | 22,91 | 0,76 |
|                    |                 | <i>Pseudocheilinus hexataenia</i>    | PsHe | 21,45 | 11,30 | 0,54 | 20,96 | 0,53 |
| Perciformes        | Centrarchidae   | <i>Lepomis gibbosus</i>              | LeGi | 11,74 | 6,48  | 0,63 | 22,90 | 0,55 |
|                    | Percidae        | <i>Perca fluviatilis</i>             | PeFl | 11,37 | 6,87  | 0,82 | 23,40 | 0,60 |
|                    |                 | <i>Sander lucioperca</i>             | SaLu | 7,73  | 4,96  | 0,40 | 24,27 | 0,64 |
|                    | Chaetodontidae  | <i>Chaetodon auriga</i>              | ChAu | 17,01 | 6,71  | 0,79 | 23,39 | 0,39 |
|                    | Pomacanthidae   | <i>Centropyge loriculus</i>          | CeLo | 20,79 | 9,49  | 0,52 | 16,67 | 0,46 |
|                    | Haemulidae      | <i>Plectorhinchus chaetodonoides</i> | PICh | 23,93 | 8,32  | 0,37 | 14,47 | 0,35 |
|                    | Lutjanidae      | <i>Lutjanus synagris</i>             | LuSy | 29,13 | 8,83  | 0,33 | 9,65  | 0,30 |
|                    | Cirrhitidae     | <i>Amblycirrhitus pinos</i>          | AmPi | 22,35 | 7,70  | 0,36 | 21,10 | 0,34 |
|                    |                 | <i>Cirrhitichthys aprinus</i>        | CiAp | 16,94 | 9,10  | 0,43 | 19,35 | 0,54 |
|                    |                 | <i>Oxycirrhites typus</i>            | OxTy | 18,98 | 7,94  | 0,49 | 24,46 | 0,42 |
| Scorpaeniformes    | Scorpaenidae    | <i>Ablabys taenianotus</i>           | AbTa | 13,72 | 7,29  | 0,51 | 25,56 | 0,53 |
|                    |                 | <i>Dendrochirus zebra</i>            | DeZe | 12,08 | 7,41  | 0,54 | 26,44 | 0,61 |
|                    | Gasterosteidae  | <i>Gasterosteus aculeatus</i>        | GaAc | 11,38 | 5,76  | 0,49 | 21,04 | 0,51 |
| Acanthuriformes    | Zanclidae       | <i>Zanclus cornutus</i>              | ZaCo | 25,30 | 5,99  | 0,51 | 19,13 | 0,24 |
|                    | Acanthuridae    | <i>Acanthurus bahianus</i>           | AcBa | 17,17 | 5,06  | 0,46 | 23,64 | 0,29 |
|                    |                 | <i>Naso vlamingii</i>                | NaVi | 18,36 | 5,93  | 0,64 | 26,34 | 0,32 |
| Tetraodontiformes  | Balistidae      | <i>Balistapus undulatus</i>          | BaUn | 25,82 | 11,76 | 0,61 | 17,48 | 0,46 |
|                    |                 | <i>Odonus niger</i>                  | OdNi | 20,99 | 10,81 | 0,83 | 18,68 | 0,51 |
|                    |                 | <i>Rhinecanthus aculeatus</i>        | RhAc | 25,61 | 8,90  | 0,61 | 18,99 | 0,35 |
|                    | Monacanthidae   | <i>Acreichthys tomentosus</i>        | AcTo | 19,56 | 13,49 | 0,81 | 23,32 | 0,69 |
|                    |                 | <i>Oxymonacanthus longirostris</i>   | OxLo | 17,50 | 9,09  | 0,61 | 24,93 | 0,52 |
|                    |                 | <i>Pervagor janthinosoma</i>         | PeJa | 20,20 | 10,73 | 0,70 | 22,59 | 0,53 |
|                    | Tetraodontidae  | <i>Carinotetraodon travancoricus</i> | CaTr | 10,98 | 9,25  | 1,01 | 26,81 | 0,84 |
|                    |                 | <i>Colomesus asellus</i>             | CoAs | 19,16 | 11,54 | 0,89 | 16,57 | 0,60 |

Werte für die relativen Volumina des Telencephalons (Tel), der inferioren Lobi (ILs), des Nucleus glomerulosus (NG) und des Tectum opticums (TO) sind als Prozentsätze angegeben. Die phylogenetisch basierte Klassifikation der Fische wurde von Nelson et al. (2016) übernommen. Abk., Abkürzung der Artnamen; ILs/Tel, Verhältnis der absoluten Volumina der zwei inferioren Lobi und des Telencephalons; „Nicht-Teleostier“, Strahlenflosser die nicht zu den Teleostiern gehören; (–), nicht vorhanden.

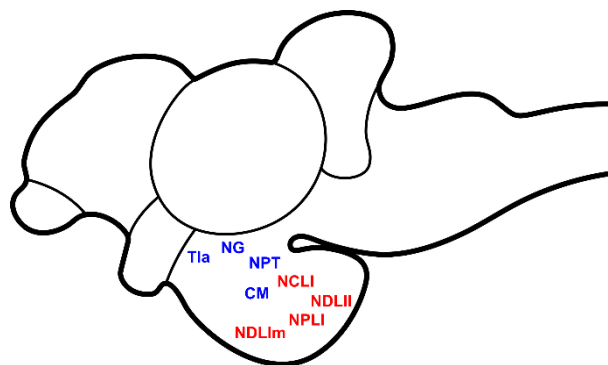
## 2.2 Calretinin-Immunreaktivität im inferioren Lobus des Hypothalamus und assoziierten Kerngebieten vom Feuermaulbuntbarsch, *Thorichthys meeki*

Schmidt, M. (2021) Calretinin immunoreactivity in the inferior lobe of the hypothalamus and associated nuclei of the firemouth cichlid, *Thorichthys meeki*. *Journal of Chemical Neuroanatomy*, 113: 101887.

### 2.2.1 Ergebnisse und Diskussion

In diesem Teil der Arbeit wird die Verteilung des Calcium-bindenden Proteins Calretinin zuerst für die Kerngebiete im inferioren Lobus des Hypothalamus von der Art *Thorichthys meeki* beschrieben und danach für die assoziierten Kerngebiete des Hypothalamus von dieser Art.

Die untersuchten Kerngebiete im Gehirn von *T. meeki* sind in einer Linienzeichnung angegeben (Abb. 14) und an gefärbten Schnitten gezeigt (Abb. 15). Die Nomenklatur für Hirnstrukturen bei Cichliden basiert auf der von Ahrens und Wullimann (2002). Zusätzliche Begriffe sind dort eingeführt, wo es nötig ist.



**Abb. 14.** Gehirn von *Thorichthys meeki* in lateraler Ansicht. Die in dieser Studie untersuchten Kerngebiete sind in der Linienzeichnung angegeben. Der NCLI, NDLII, NDLIIm und NPLI sind Kerngebiete des inferioren Lobus; und der CM, NG, NPT und Tla sind assoziierte Kerngebiete des Hypothalamus. Rostral ist links. CM, Corpus mamillare; NCLI, Nucleus centralis des inferioren Lobus; NDLII, lateraler Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus; NDLIIm, medialer Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus; NG, Nucleus glomerulosus; NPLI, Nucleus periventricularis des inferioren Lobus; NPT, Nucleus posterior tuberis; Tla, Torus lateralis.

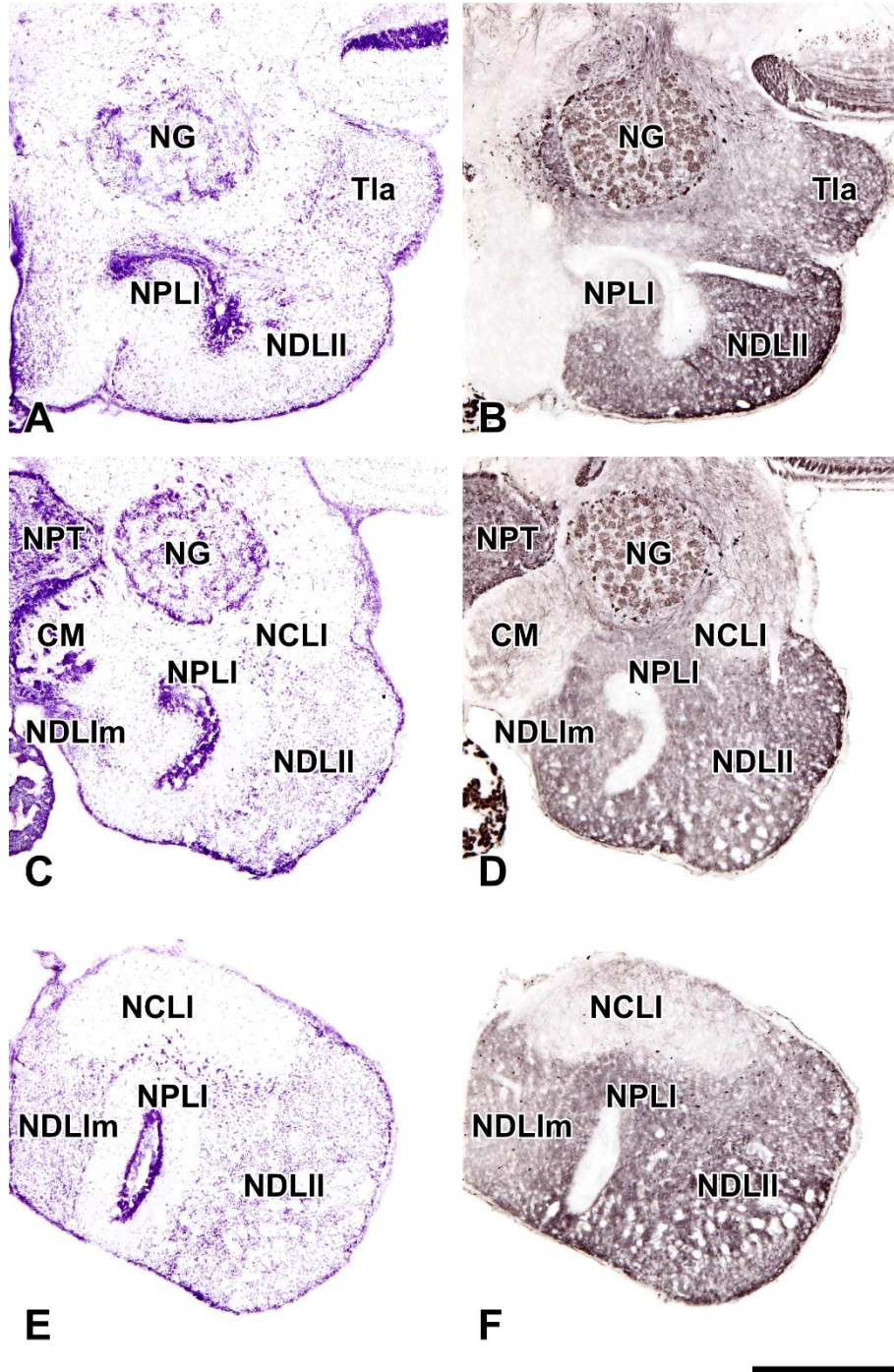
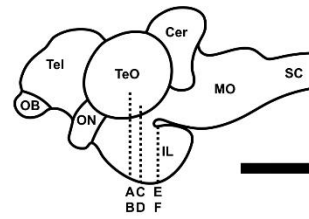


Abb. 15. Legende (siehe nächste Seite)

**Abb. 15.** (siehe vorherige Seite) Mikrofotografien transversaler Schnitte, die die Zytoarchitektur (**A, C, E**) vom inferioren Lobus des Hypothalamus und seinen assoziierten Kerngebieten zeigen, und entsprechende Calretinin-Expression (**B, D, F**) von jedem zweiten Schnitt, in rostralen (**A, B**), mittleren (**C, D**) und caudalen (**E, F**) Ebenen bei *Thorichthys meeki*. Die Schnitte in **A, C** und **E** sind mit Kresylviolett gefärbt, und die in **B, D** und **F** immungefärbt für Calretinin. Gestrichelte Linien in der lateralen Ansicht des Gehirns (oben) deuten die ungefähren Orte und Schnittebenen der Mikrofotografien an. Lateral ist rechts in **A–F**; und rostral ist links in der lateralen Ansicht (oben). Cer, Cerebellum; CM, Corpus mamillare; IL, inferiorer Lobus des Hypothalamus; MO, Medulla oblongata; NCLI, Nucleus centralis des inferioren Lobus; NDII, lateraler Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus; NDLI, medialer Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus; NG, Nucleus glomerulosus; NPLI, Nucleus periventricularis des inferioren Lobus; NPT, Nucleus posterior tuberis; OB, olfaktorischer Bulbus; ON, optischer Nerv; SC, Rückenmark; Tel, Telencephalon; TeO, Tectum opticum; Tla, Torus lateralis. Maßstäbe = 500 µm (Schnitte); 1 mm (laterale Ansicht).

**Lateraler Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus.** Das Neuropil des lateralen Teils vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus war moderat bis stark Calretinin-immunreaktiv markiert (Abb. 15B,D,F). Die Calretinin-Immunreaktivität des Neuropils nahm in der Intensität vom rostralen zum caudalen Bereich des lateralen Teils vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus ab (Abb. 16A–D). Die Mehrzahl an Calretinin-immunreaktiven Zellkörpern im inferioren Lobus konnte im lateralen Teil vom Nucleus diffusus beobachtet werden, gefolgt vom medialen Teil vom Nucleus diffusus. Im rostralen und mittleren Bereich des lateralen Teils vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus nahm die Zahl der Calretinin-immunreaktiven Zellkörper von ventral nach dorsal zu (Abb. 16A,B). Die höchste Dichte an Calretinin-immunreaktiven Zellkörpern befand sich dorsolateral (Abb. 16B). Im caudalen Bereich des lateralen Teils vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus, in den Ebenen caudal vom Nucleus centralis des inferioren Lobus, waren die Calretinin-immunreaktiven Zellkörper homogen angeordnet und konnten größtenteils als monopolare Neurone wahrgenommen werden (Abb. 16C,D). Ihre Fortsätze waren in den meisten Fällen radial zum Zentrum des Nukleus ausgerichtet (Abb. 16D). Alle Calretinin-immunreaktiven Zellkörper, die im lateralen Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus beobachtet werden konnten, waren klein bis mittelgroß (6–12 µm Durchmesser).

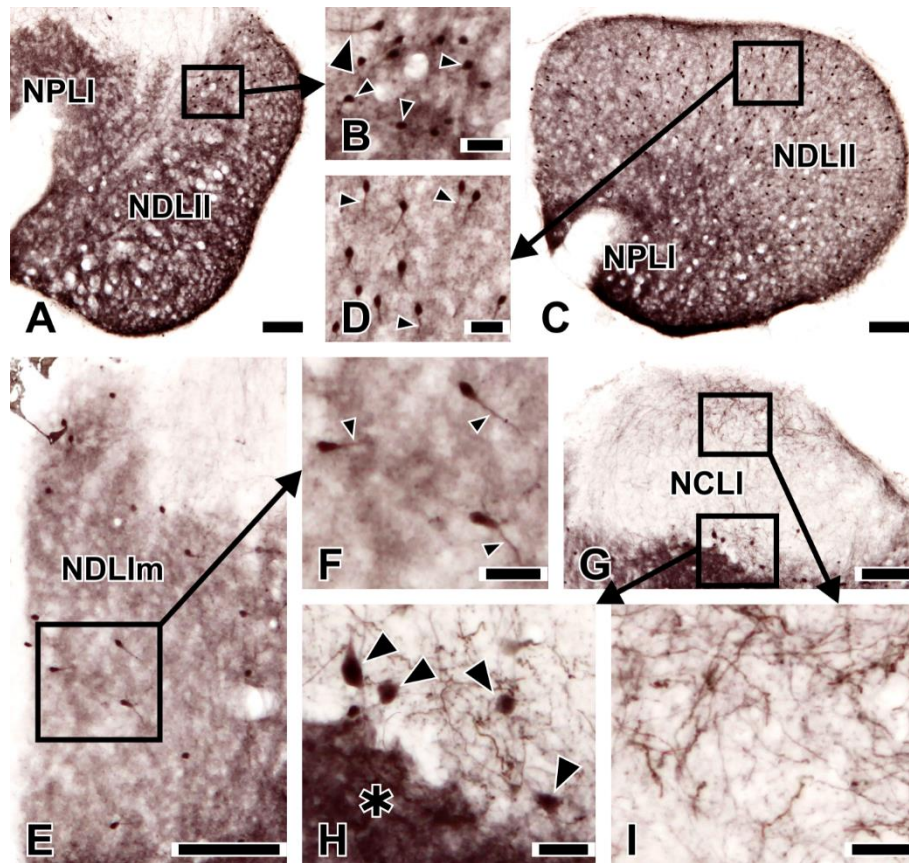
**Medialer Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus.** Das Neuropil des medialen Teils vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus war moderat Calretinin-immunreaktiv markiert (Abb. 15D,F, 16E,F). Der mediale Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus zeigte ein paar Calretinin-immunreaktive Zellkörper (Abb. 16E,F). Diese Calretinin-immunreaktiven Zellkörper waren klein bis mittelgroß (3–9 µm

Durchmesser), lagen ungleich verstreut und ihre Fortsätze sind in die ventrolaterale Richtung ausgerichtet (Abb. 16F).

***Nucleus periventricularis des inferioren Lobus.*** Das Immunfärben für Calretinin zeigte eine moderate bis starke Markierung des Neuropils in der äußeren Zone des Nucleus periventricularis des inferioren Lobus (Abb. 15B,D,F, 16A,C). Es konnte kein Calretinin-immunreaktives Neuropil in der inneren Zone festgestellt werden. Weder Calretinin-immunreaktive Zellkörper noch Calretinin-immunreaktive Fasern konnten im Nucleus periventricularis des inferioren Lobus identifiziert werden.

***Nucleus centralis des inferioren Lobus.*** Das Neuropil vom Nucleus centralis des inferioren Lobus konnte aufgrund der Intensität der Markierung als schwach Calretinin-immunreaktiv wahrgenommen werden (Abb. 15D,F, 16G–I). Ein paar mittelgroße bis große Calretinin-immunreaktive Zellkörper (8–16 µm Durchmesser) konnten in mittleren rostrocaudalen Ebenen des Nucleus centralis des inferioren Lobus beobachtet werden. Sie lagen im ventralen Bereich des Nucleus centralis des inferioren Lobus und waren stark markiert (Abb. 16G,H). Viele von ihnen waren multipolar und einige von ihnen bipolar (Abb. 16H). Obwohl der rostrale Bereich des Nucleus centralis des inferioren Lobus frei von Calretinin-immunreaktiven Fasern war, konnte ein prominentes Calretinin-immunreaktives Fasernetzwerk im dorsalen Bereich vom Nucleus centralis des inferioren Lobus in mittleren und caudalen Ebenen beobachtet werden (Abb. 16G,I). Es setzte sich aus verzweigten Fasern und terminierenden Axonen zusammen (Abb. 16I). Zahlreiche dicke Calretinin-immunreaktive Fasern breiteten sich in horizontaler Richtung aus und viele dünne Calretinin-immunreaktive Fasern verliefen vertikal. Die Dichte der Calretinin-immunreaktiven Fasern nahm von dorsal nach ventral ab.





**Abb. 16.** Mikrofotografien transversaler Schnitte, die Calretinin-immunreaktiv markierte Strukturen im inferioren Lobus des Hypothalamus bei *Thorichthys meeki* zeigen. **A:** Markierte Calretinin-immunreaktive Zellkörper im lateralen Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus (NDLII), und markiertes Calretinin-immunreaktives Neuropil im NDLII und äußerer Zone des Nucleus periventricularis des inferioren Lobus (NPLI), rostral. **B:** Höhere Vergrößerung des Kästchens in **A**, die markierte Calretinin-immunreaktive Zellkörper im dorsalen Bereich vom NDLII (kleine Pfeilspitzen) zeigt. Ein einziger medial ausgerichteter Fortsatz (große Pfeilspitze) war in einigen Fällen sichtbar. **C:** Markierte Calretinin-immunreaktive Zellkörper gleichmäßig verteilt im NDLII, und markiertes Calretinin-immunreaktives Neuropil im NDLII und äußerer Zone des NPLI, caudal. **D:** Höhere Vergrößerung des Kästchens in **C**, die markierte Calretinin-immunreaktive Zellkörper mit einem einzigen Fortsatz zeigt, der ins Zentrum des inferioren Lobus ausgerichtet ist (kleine Pfeilspitzen). **E:** Markierte Calretinin-immunreaktive Zellkörper und Calretinin-immunreaktives Neuropil im medialen Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus (NDLIIm). **F:** Höhere Vergrößerung des Kästchens in **E**, die einige verstreute Calretinin-immunreaktive Zellkörper mit einem einzigen Fortsatz zeigt, der ventrolateral ausgerichtet ist (kleine Pfeilspitzen). **G:** Markierte Calretinin-immunreaktive Zellkörper im ventralen Bereich und markierte Calretinin-immunreaktive Fasern im dorsalen Bereich vom Nucleus centralis des inferioren Lobus (NCLI). Das Neuropil im NCLI zeigte eine schwache Calretinin-immunreaktive Markierung. **H:** Höhere Vergrößerung des Kästchens in **G**, die mittelgroße bis große Calretinin-immunreaktive Zellkörper im ventralen Bereich vom NCLI (große Pfeilspitzen) zeigt. Beachte das stark gefärbte Calretinin-immunreaktive Neuropil im dorsalen Bereich vom NPLI (Sternchen). **I:** Höhere Vergrößerung des Kästchens in **G**, die Calretinin-immunreaktive Fasern im dorsalen Bereich vom NCLI zeigt. Lateral ist rechts in **A–I**. Maßstäbe = 100 µm in **A, C, E, G**; 25 µm in **B, D, F, H, I**.

**Torus lateralis.** Das Neuropil vom Torus lateralis zeigte rostral eine moderate bis starke Calretinin-immunreaktive Markierung, deren Intensität sich von medial nach lateral erhöhte (Abb. 15B, 17A,B). Caudal war die Calretinin-immunreaktive

Markierung des Neuropils im dorsolateralen und ventrolateralen Bereich des Torus lateralis moderat, und im restlichen Bereich schwach. Einige verstreute Calretinin-immunreaktive Zellkörper konnten im Torus lateralis wahrgenommen werden (Abb. 17A,B). Sie waren rund und klein (4–6 µm Durchmesser) (Abb. 17B). Die Intensität der Calretinin-immunreaktiven Markierung in diesen Zellkörpern war schwach bis moderat. Ein paar Zellkörper waren stark gefärbt (Abb. 17B). Die höchste Dichte an Calretinin-immunreaktiven Zellkörpern in den rostralen und mittleren Ebenen des Torus lateralis konnte medial beobachtet werden. Weiter caudal nahm die Dichte der Calretinin-immunreaktiven Zellkörper ab und war im dorsolateralen und ventrolateralen Bereich des Torus lateralis am höchsten.

Der Torus lateralis ist Teil des gustatorischen Systems bei Teleostiern und erhält nahezu ausschließlich gustatorischen Input bei *Carassius* (Rink und Wullimann, 1998), *Danio* (Yáñez et al., 2017) und *Hemichromis* (Ahrens und Wullimann, 2002). Reziproke Verbindungen zwischen dem Torus lateralis und dem Nucleus diffusus des inferioren Lobus wurden bei *Carassius* (Rink und Wullimann, 1998), *Hemichromis* (Ahrens und Wullimann, 2002) und *Oreochromis* (Yang et al., 2007) beobachtet. Das Vorhandensein und Muster der Calretinin-Immunreaktivität bezüglich Zellkörper, Fasern und Neuropil im Torus lateralis ähnelt dem vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus bei *Chelon* (Díaz-Regueira und Anadón, 2000), *Danio* (Castro et al., 2006), *Lepisosteus* (Northcutt, 2009) und *T. meeki*. Dies unterstreicht die Verbundenheit beider Kerngebiete und dass sie ähnliche neuronale physiologische Eigenschaften aufweisen könnten.

**Nucleus glomerulosus.** Die Calretinin-Immunreaktivität im Nucleus glomerulosus zeigte eine starke Markierung des Neuropils bezogen auf seine Glomeruli (Abb. 15B,D, 17C–E). Es waren einige Calretinin-immunreaktive Zellkörper in der inneren Zone des Nucleus glomerulosus markiert (Abb. 17C,D). Sie konnten zwischen den Glomeruli vorgefunden werden und waren klein bis mittelgroß (4–12 µm Durchmesser) (Abb. 17D). Die kleineren Zellkörper waren größtenteils rund und die größeren wiesen eine irreguläre Form auf. Es konnten nur ein paar Zellkörper mittlerer Größe und irregulärer Form in der äußeren Zone ausfindig gemacht werden. Die periphere Faserkapsel, die den Rand des Nucleus glomerulosus darstellt, besaß viele Calretinin-immunreaktive Zellkörper (Abb. 17E). Sie waren klein bis groß. Die größeren von ihnen (10–15 µm

Durchmesser) waren multipolar. Alle Calretinin-immunreaktiven Zellkörper, die im Nucleus glomerulosus beobachtet werden konnten, waren stark markiert. Die horizontale Kommissur dringt von der dorsalen Seite des Nucleus glomerulosus in diesen ein (Abb. 17C). Ihre Fasern waren Calretinin-immunreaktiv markiert und divergierten im Zentrum des Nucleus glomerulosus (Abb. 17D). Der anteriore Teil des Nucleus glomerulosus, der im prätectalen Gebiet liegt, ist mit dem posterioren Teil durch ein dickes Calretinin-immunreaktiv markiertes Faserbündel verbunden. Dieser Teil zeigte Calretinin-immunreaktive Glomeruli, und einige kleine und verstreute Calretinin-immunreaktive Zellkörper. Beide Strukturen waren stark markiert.

Der Nucleus glomerulosus ist Teil des visuellen Systems bei Teleostiern und erhält visuellen Input bei *Acanthogobius* (Hagio et al., 2018), *Navodon* (Sakamoto und Ito, 1982; Shimizu et al., 1999) und *Oreochromis* (Yang et al., 2007). Die kleinen Zellen des Nucleus glomerulosus projizieren zum Nucleus diffusus und Nucleus periventricularis des inferioren Lobus bei *Oreochromis* (Yang et al., 2007). Sie zeigten Calretinin-Immunreaktivität bei *Chelon* (Díaz-Regueira und Anadón, 2000) und *T. meeki*. Obwohl Calretinin-immunreaktive Fasern nicht im Nucleus diffusus und Nucleus periventricularis des inferioren Lobus von *T. meeki* identifiziert werden konnten, könnten terminierende Axone, die von den kleinen Zellen des Nucleus glomerulosus stammen, im stark markierten Calretinin-immunreaktiven Neuropil enthalten sein. Neurone im Nucleus diffusus des inferioren Lobus der Teleostier sind multipolar, liegen verstreut und besitzen viele Dendriten mit Dornfortsätzen (Demski et al., 1975; Fasolo et al., 1978; Shimizu et al., 1999; Sawai et al., 2000). Calretinin-Immunreaktivität bei *T. meeki* wurde in kleinen Neuronen, offenbar Interneuronen, vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus beobachtet. Dies würde bedeuten, dass im Gegensatz zu den Projektionsneuronen hauptsächlich diese Neurone Calretinin-immunreaktiv sind. Daher könnte Calretinin in den intrinsischen Verbindungen vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus involviert sein. Größere Zellen als diejenigen, die nach Calretinin-Immunhistochemie gesehen wurden, konnten auch im Nucleus diffusus des inferioren Lobus vom Kresylviolett-Material festgestellt werden. Die großen Zellen in der peripheren Faserkapsel des Nucleus glomerulosus senden Fasern zum Nucleus centralis des inferioren Lobus bei *Oreochromis* (Yang et al., 2007). Sie zeigten eine starke Calretinin-immunreaktive Markierung bei *T. meeki*.

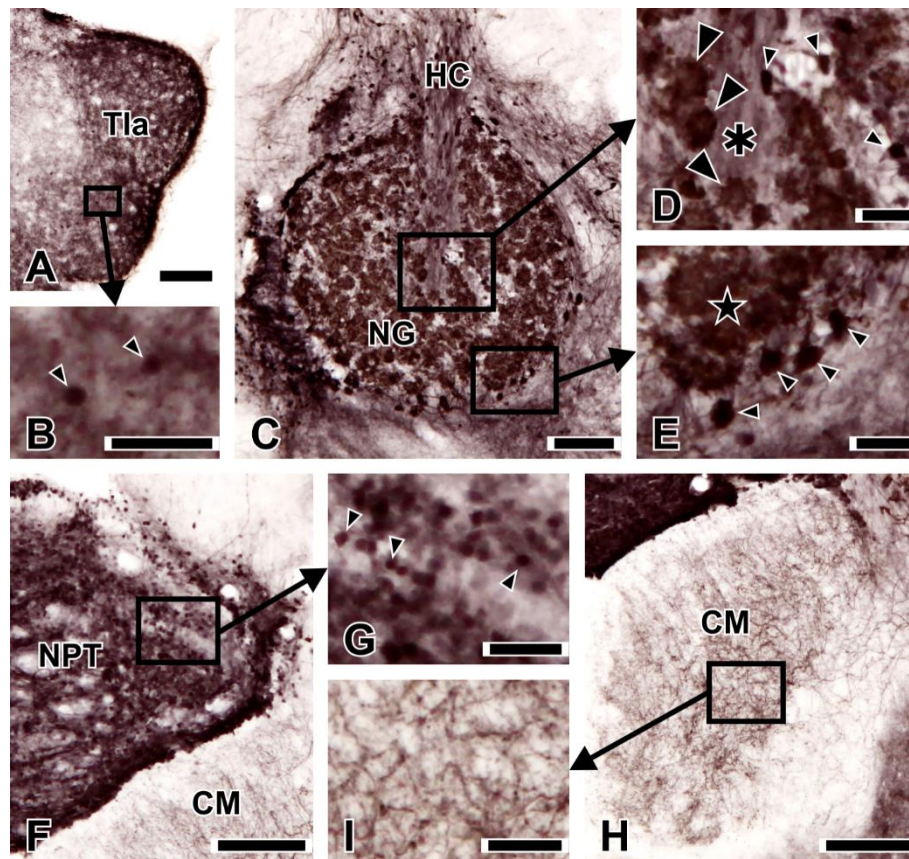
Terminale Fasern im Nucleus centralis des inferioren Lobus von *T. meeki* waren auch Calretinin-immunreaktiv markiert und im dorsalen Bereich sichtbar.

**Nucleus posterior tuberis.** Das Neuropil vom Nucleus posterior tuberis war stark Calretinin-immunreaktiv (Abb. 15D, 17F,G). Der Nucleus posterior tuberis war eng gepackt von Calretinin-immunreaktiven Zellkörpern (Abb. 17F,G). Sie waren im Nucleus von rostral nach caudal gleichmäßig verteilt. Die Calretinin-immunreaktiven Zellkörper im Nucleus posterior tuberis waren klein (um die 3 µm Durchmesser) und rund bis ovoid (Abb. 17G). Sie zeigten entweder eine schwache, moderate oder starke Markierung.

**Corpus mamillare.** Das Neuropil vom Corpus mamillare war nach der Calretinin-immunreaktiven Markierung schwach gefärbt (Abb. 15D, 17H,I). Ein Bündel Calretinin-immunreaktiver Fasern durchkreuzte beide Hemisphären des Corpus mamillare und verlief in vertikaler Richtung von ventral nach dorsal im rostralen Bereich. Weiter caudal konnten Calretinin-immunreaktive Fasern verfolgt werden, die lateral in den Corpus mamillare eintraten (Abb. 17H,I). Sie endeten in terminalen Calretinin-immunreaktiven Fasern in den mittleren und caudalen Ebenen des Corpus mamillare. Das Calretinin-immunreaktive Terminationsgebiet konnte im dorsomedialen Bereich des Corpus mamillare ausfindig gemacht werden.

Der Nucleus diffusus des inferioren Lobus sendet efferente Fasern zum Corpus mamillare bei den Cichliden *Hemichromis* (Ahrens und Wullimann, 2002) und *Oreochromis* (Sawai et al., 2000; Yang et al., 2004, 2007), und beim Monacanthiden *Navodon* (Shimizu et al., 1999). Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass Projektionsneurone im Nucleus diffusus des inferioren Lobus von *T. meeki* wegen dem extensiven Feld von Calretinin-immunreaktiven Fasern im Corpus mamillare auch Calretinin-immunreaktiv sind, aber aufgrund der Färbeeigenschaften der Schnitte nicht sichtbar gemacht werden konnten. Es konnten nur Calretinin-immunreaktive Fasern im Corpus mamillare von *T. meeki* beobachtet werden, im Gegensatz zu Calretinin-immunreaktiven Zellen im Corpus mamillare von den beiden Cypriniden *Carassius* (Northcutt, 2009) und *Danio* (Castro et al., 2006). Ein Grund für diese Heterogenität könnte auf den hodologischen Unterschieden zwischen dem Corpus mamillare bei Cypriniden und dem Corpus mamillare bei Cichliden beruhen. Der Corpus mamillare

bei Cypriniden erhält visuellen Input vom magnozellularen superfi ziellen prä tectalen Nukleus im Prä tectum (Northcutt und Braford, 1984; Yoshimoto und Ito, 1993; Ito et al., 1997; Yáñez et al., 2018). Er projiziert zum inferioren Lobus des Hypothalamus (Rink und Wullimann, 1998), im Gegensatz zu Cichliden.



**Abb. 17.** Mikrofotografien transversaler Schnitte, die Calretinin-immunreaktiv markierte Strukturen in den assoziierten Kerngebieten des Hypothalamus bei *Thorichthys meeki* zeigen. **A:** Markierte Calretinin-immunreaktive Zellkörper und Calretinin-immunreaktives Neuropil im Torus lateralis (Tla). **B:** Höhere Vergrößerung des Kästchens in **A**, die ein paar Calretinin-immunreaktiv markierte Zellkörper im Tla (kleine Pfeilspitzen) zeigt. **C:** Markierte Calretinin-immunreaktive Zellkörper im Nucleus glomerulosus (NG) und Calretinin-immunreaktiv markierte Fasern, die über die horizontale Kommissur (HC) in den NG eintreten und die Glomeruli bilden. **D:** Höhere Vergrößerung des Kästchens in **C**, die Calretinin-immunreaktiv markierte Zellkörper (kleine Pfeilspitzen) im Zentrum des NG zusammen mit Calretinin-immunreaktiv markierten Glomeruli (große Pfeilspitzen) zeigt, die die Calretinin-immunreaktiv markierten Fasern von der HC (Sternchen) umgeben. **E:** Höhere Vergrößerung des Kästchens in **C**, die Calretinin-immunreaktiv markierte Zellkörper (kleine Pfeilspitzen) am Rand des NG zeigt. Beachte die dicht gepackten Calretinin-immunreaktiv markierten Glomeruli (Stern). **F:** Markierte Calretinin-immunreaktive Zellkörper und Calretinin-immunreaktives Neuropil im Nucleus posterior tuberis (NPT). **G:** Höhere Vergrößerung des Kästchens in **F**, die viele Calretinin-immunreaktive Zellkörper (kleine Pfeilspitzen) im NPT zeigt. **H:** Markierte Calretinin-immunreaktive Fasern und Calretinin-immunreaktives Neuropil im Corpus mamillare (CM). **I:** Höhere Vergrößerung des Kästchens in **H**, die markierte Calretinin-immunreaktive Fasern im CM zeigt. Lateral ist rechts in **A–I**. Maßstäbe = 100 µm in **A, C, F, H**; 25 µm in **B, D, E, G, I**.



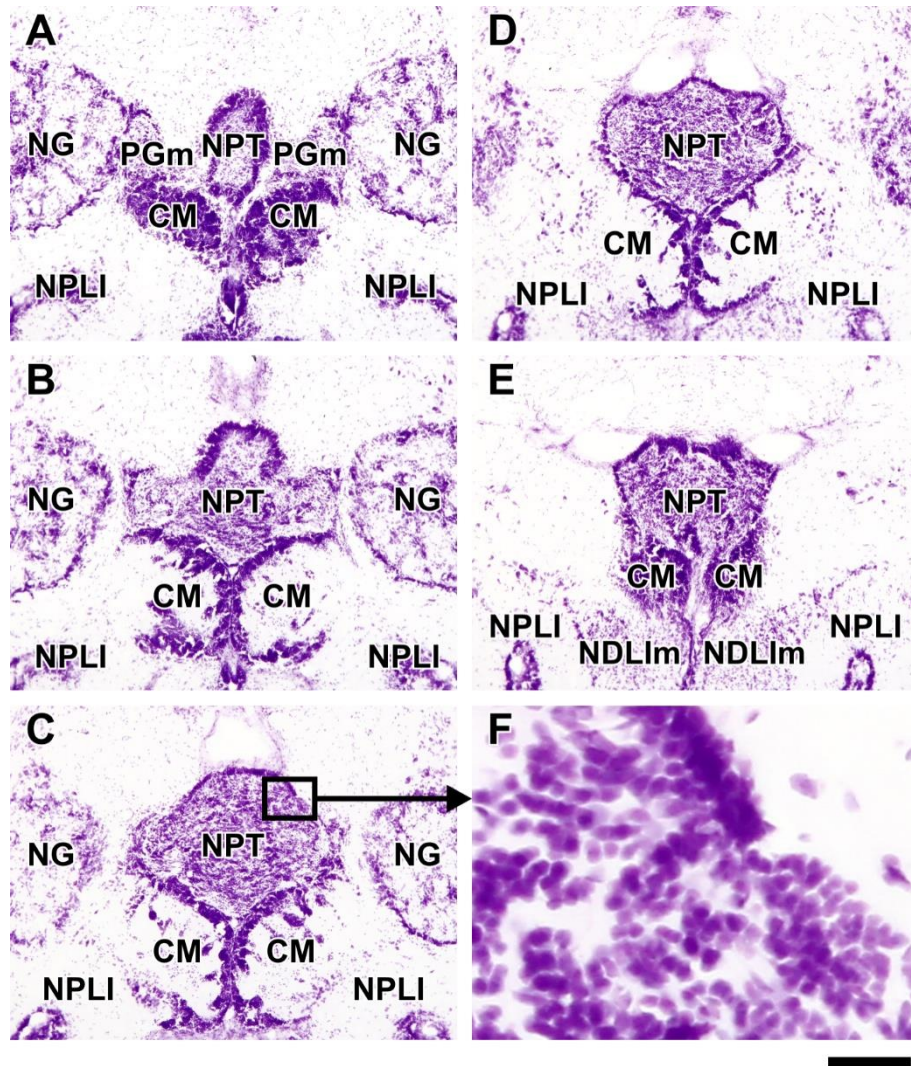
## **2.3 Afferente und efferente Verbindungen des Nucleus posterior tuberis beim Feuermaulbuntbarsch, *Thorichthys meeki***

Schmidt, M. (2023) Afferent and efferent connections of the nucleus posterior tuberis in the firemouth cichlid, *Thorichthys meeki*. *Neuroscience Research*, 186: 10–20.

### **2.3.1 Ergebnisse und Diskussion**

In diesem Teil der Arbeit wird zuerst die Zytoarchitektur des Nucleus posterior tuberis von der Art *Thorichthys meeki* anhand von Kresylviolett-gefärbten Gehirnschnitten beschrieben und danach werden seine afferenten und efferenten Verbindungen mittels Applikationen des fluoreszenten Carbocyanin-Farbstoffs 1,1'-Diocadecyl-3,3,3',3'-tetramethylindocarbocyaninperchlorat (DiI) ermittelt.

Rostral tritt der Nucleus posterior tuberis bei *T. meeki* als eine ovoide Struktur in Erscheinung, die über die Mittellinie fusioniert ist. Er befindet sich dorsal vom Corpus mamillare und dem Nucleus periventricularis des inferioren Lobus des Hypothalamus, und medial vom medialen präglomerulären Nukleus des präglomerulären Komplexes und dem Nucleus glomerulosus (Abb. 18A). Weiter caudal nimmt seine Größe zu und sein lateraler Teil fusioniert mit dem medialen Teil des medialen präglomerulären Nukleus (Abb. 18B). Der Nucleus posterior tuberis in seinem voll ausgebildeten Zustand in mittleren rostrocaudalen Ebenen bringt eine rautenförmige Struktur mit einer dreieckigen Form an beiden Seiten hervor, die nach wie vor über die Mittellinie fusioniert ist (Abb. 18C). In den caudalen Ebenen flacht der dorsale Rand des Nucleus posterior tuberis an beiden Seiten ab (Abb. 18D). Am weitesten caudal erscheint der Nucleus posterior tuberis als eine mediane Struktur mit einer irregulären Gestalt und ragt caudal zwischen den hypothalamischen inferioren Lobi heraus (Abb. 18E). Er besitzt Neurone, deren Zellkörper klein sind und eine runde oder ovoide Form aufweisen (Abb. 18F). Sie sind dicht gepackt und liegen gleichmäßig verteilt in der gesamten mittleren bis caudalen Ausdehnung. Der dorsale Rand des Nucleus posterior tuberis ist eng mit Neuronen gepackt.



**Abb. 18.** Morphologie und Ort des Nucleus posterior tuberis (NPT) bei *Thorichthys meeki* von transversalen Gehirnschnitten, gefärbt mit Kresylviolett. Ebenen sind von rostral (A) nach caudal (E). Die Neurone, die sich dorsolateral im NPT in der mittleren rostrocaudalen Ebene (C) befinden, sind in einer Vergrößerung (F) gezeigt. CM, Corpus mamillare; NDLIm, medialer Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus; NG, Nucleus glomerulosus; NPLI, Nucleus periventricularis des inferioren Lobus; NPT, Nucleus posterior tuberis; PGm, medialer präglomerulärer Nucleus. Maßstab = 200 µm in A–E; 20 µm in F.

Dil-Applikation in den Nucleus posterior tuberis markierte neuronale Strukturen im Telencephalon, Diencephalon und Mesencephalon. Kürzere Inkubationszeiten waren für die Visualisierung von Fluoreszenz-markierten Strukturen nahe der Dil-Applikationsstelle geeignet und längere Inkubationszeiten waren erforderlich, um Zellkörper und terminale Fasern mit Dil in weiteren Entfernungen zu erreichen und intensiv zu markieren. Die Befunde sind für eine Einbringung eines Dil-Kristalls in den lateralen Bereich im mittleren bis caudalen Abschnitt des Nucleus veranschaulicht (Abb. 19, 20). Alle Verbindungen weisen eine ipsilaterale Tendenz auf. Die

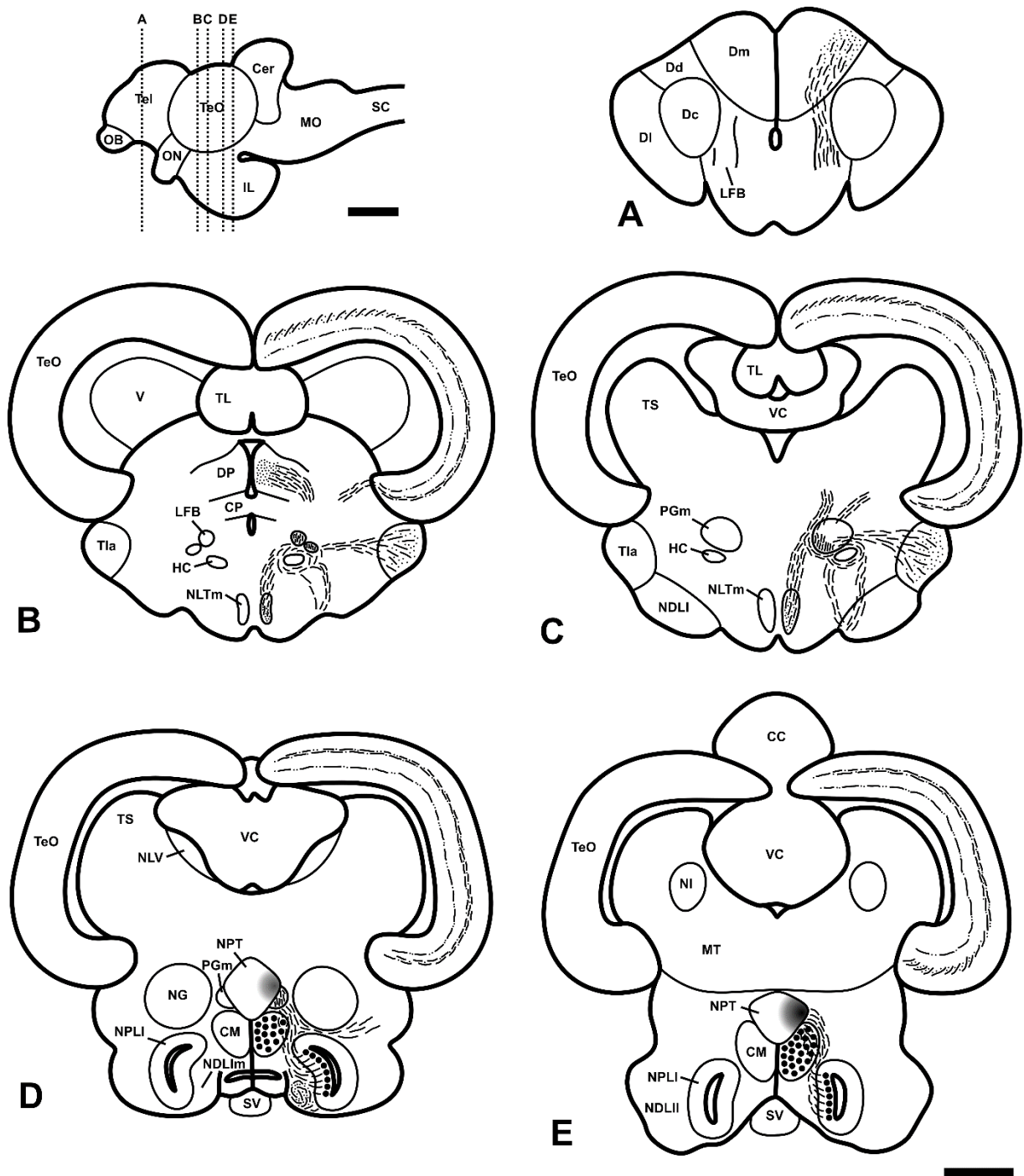
Nomenklatur für Hirnstrukturen bei Cichliden basiert auf der von Ahrens und Wullimann (2002). Zusätzliche Begriffe sind dort eingeführt, wo es nötig ist.



**Abb. 19.** Mikrofotografie des transversalen Schnitts, die eine Dil-Applikationsstelle im Nucleus posterior tuberis (NPT) von *Thorichthys meeki* zeigt. Sie befindet sich im lateralen Bereich des NPT im mittleren bis caudalen Abschnitt des Nukleus (Pfeil). Inkubationszeit = 2 Wochen. Maßstab = 500  $\mu$ m.

**Abb. 20.** (siehe nächste Seite) Schematische Zeichnungen transversaler Gehirnschnitte, die Zellkörper (große Punkte), Fasern (Striche) und Terminalien (kleine Punkte) nach Dil-Applikation in den Nucleus posterior tuberis (NPT) bei *Thorichthys meeki* von rostral (**A**) nach caudal (**E**) auf der ipsilateralen Seite zeigen. Schnittebenen sind in der lateralen Ansicht des Gehirns (oben links) dargestellt. Die schattierte Fläche in **D** und **E** repräsentiert die Applikationsstelle des Tracers im lateralen Bereich des NPT im mittleren bis caudalen Abschnitt des Nukleus. CC, Corpus cerebelli; Cer, Cerebellum; CM, Corpus mamillare; CP, zentraler posteriorer thalamischer Nukleus; Dc, zentrale Zone vom dorsalen Telencephalon; Dd, dorsale Zone vom dorsalen Telencephalon; Dl, laterale Zone vom dorsalen Telencephalon; Dm, mediale Zone vom dorsalen Telencephalon; DP, dorsaler posteriorer thalamischer Nukleus; HC, horizontale Kommissur; IL, inferiorer Lobus; LFB, laterales Vorderhirnbündel; MO, Medulla oblongata; MT, Tegmentum des Mittelhirns; NDLI, Nucleus diffusus des inferioren Lobus; NDLIi, lateraler Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus; NDLIi, medialer Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus; NG, Nucleus glomerulosus; NI, Nucleus isthmi; NLTm, medialer Teil vom Nucleus lateralis tuberis; NLV, Nucleus lateralis valvulae; NPLI, Nucleus periventricularis des inferioren Lobus; NPT, Nucleus posterior tuberis; OB, olfaktorischer Bulbus; ON, optischer Nerv; PGM, medialer präglomerulärer Nukleus; SC, Rückenmark; SV, Saccus vasculosus; Tel, Telencephalon; TeO, Tectum opticum; TL, Torus longitudinalis; Tla, Torus lateralis; TS, Torus semicircularis; V, mesencephaler Ventrikel; VC, Valvula cerebelli. Maßstäbe = 500  $\mu$ m (Schnitte); 1 mm (laterale Ansicht).



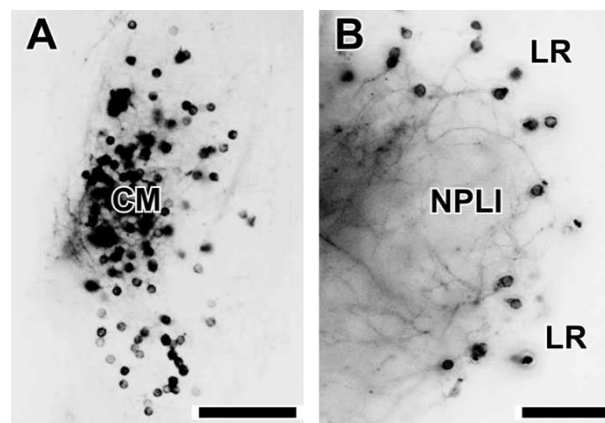


**Abb. 20.** Legende (siehe vorherige Seite)

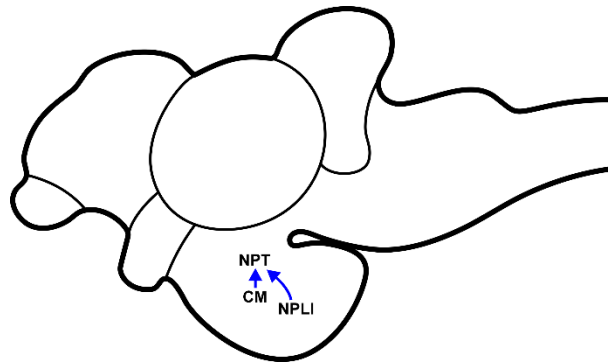
Im Folgenden werden die Afferenzen zum Nucleus posterior tuberis beschrieben. Sie sind in schematischen Zeichnungen von Gehirnschnitten gezeigt (Abb. 20), in Mikrofotografien von Schnitten gezeigt (Abb. 21) und anschließend in einer schematischen Zeichnung des Gehirns zusammengefasst (Abb. 22).

**Corpus mamillare.** Nach Dil-Applikation in den Nucleus posterior tuberis innervierten markierte Fasern den Corpus mamillare von der dorsalen Seite (Abb. 20D,E). Die meisten der Fasern im caudalen Bereich zogen von dorsal nach ventral durch den Corpus mamillare. Einige Fasern wendeten sich in horizontale Richtung ab. Reziproke Dil-Experimente erbrachten den Nachweis, dass diese Fasern im Corpus mamillare von Zellkörpern der Neurone des Corpus mamillare stammen. Es waren viele markierte Zellkörper in der rostrocaudalen Ausdehnung des Corpus mamillare sichtbar (Abb. 20D,E, 21A).

**Nucleus periventricularis des inferioren Lobus.** Einige retrograd markierte Zellkörper konnten im inferioren Lobus des Hypothalamus vorgefunden werden. Sie beschränkten sich auf die innere Zone des medialen Teils vom Nucleus periventricularis des inferioren Lobus und grenzten an den lateralen Rezess des dritten Ventrikels (Abb. 20D,E, 21B).



**Abb. 21.** Retrograd markierte Zellkörper nach Dil-Applikation in den Nucleus posterior tuberis (NPT) bei *Thorichthys meeki*. Sie sind in Mikrofotografien transversaler Schnitte gezeigt (**A**, **B**). **A:** Retrograd markierte Zellkörper im rostralen Bereich des Corpus mamillare (CM). Die Dichte der Fluoreszenz-markierten Zellkörper nahm von lateral nach medial zu. **B:** Einige retrograd markierte Zellkörper im medialen Teil vom Nucleus periventricularis des inferioren Lobus (NPLI). Die Zellkörper befanden sich in der inneren Zone vom NPLI und grenzten an den lateralen Rezess (LR) des dritten Ventrikels. Medial ist links in **A** und **B**. Inkubationszeiten = 2 Wochen in **A**; 22 Wochen in **B**. Maßstäbe = 50  $\mu$ m.



**Abb. 22.** Zusammenfassung der afferenten Verbindungen des Nucleus posterior tuberis (NPT) bei *Thorichthys meeki*, dargestellt durch eine schematische Zeichnung des Gehirns in lateraler Ansicht. Rostral ist links. CM, Corpus mamillare; NPLI, Nucleus periventricularis des inferioren Lobus; NPT, Nucleus posterior tuberis.

Im Folgenden werden die Efferenzen vom Nucleus posterior tuberis beschrieben. Sie sind in schematischen Zeichnungen von Gehirnschnitten gezeigt (Abb. 20), in Mikrofotografien von Schnitten gezeigt (Abb. 23) und anschließend in einer schematischen Zeichnung des Gehirns zusammengefasst (Abb. 24).

**Mediale Zone vom dorsalen Telencephalon.** Aufsteigende markierte Fasern liefen zum dorsalen Telencephalon in einem Trakt innerhalb des medialen präglomerulären Nukleus, der sich rostral mit dem lateralen Vorderhirnbündel vereinigt (Abb. 20A–D). Sie terminierten im ventrolateralen Teil der medialen Zone vom dorsalen Telencephalon als ein prominentes Band efferenter terminaler Fasern (Abb. 20A, 23A). Das reziproke Tracer-Experiment offenbarte einige verstreute Zellkörper im Nucleus posterior tuberis.

**Medialer Teil vom Nucleus lateralis tuberis.** Rostral vom Nucleus posterior tuberis verlief ein Bündel markierter Fasern ventral und drang in den tuberalen Hypothalamus ein. Zahlreiche markierte Fasern konnten im gesamten Bereich des medialen Teils vom Nucleus lateralis tuberis gesehen werden (Abb. 20B,C, 23B). Sie bildeten ein dichtes Terminationsgebiet in Richtung ventraler Oberfläche des Gehirns.

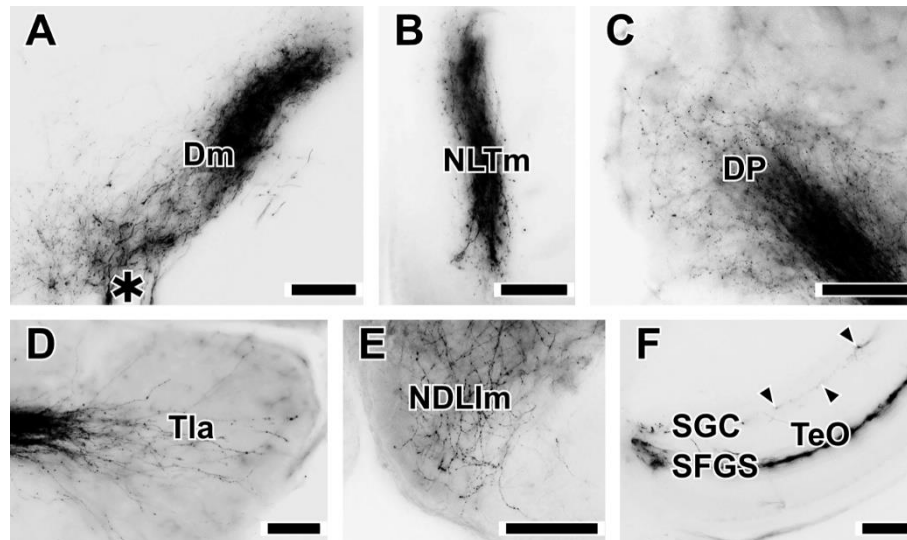
**Dorsaler posteriorer thalamischer Nukleus.** Ein dickes Faserbündel konnte bis zum dorsalen posterioren thalamischen Nukleus verfolgt werden und drang von der ventrolateralen Seite in das Kerngebiet ein. Der dorsale posteriore thalamische

Nukleus war massiv von Fasern markiert, die im zentralen Teil terminierten (Abb. 20B, 23C).

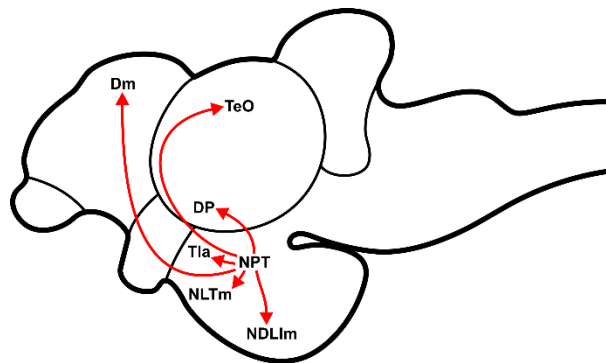
***Torus lateralis.*** Ein Faserbündel wendete sich lateral vom medialen präglomerulären Nukleus auf der Ebene des Torus lateralis ab und divergierte. Fluoreszenz-markierte Fasern drangen medial in den Torus lateralis ein und terminierten hauptsächlich im lateralen Bereich (Abb. 20B,C, 23D). Weiter caudal verliefen ein paar Fasern lateral entlang des ventralen Randes des Nucleus glomerulosus, um den caudalen Bereich des Torus lateralis zu erreichen (Abb. 20D). Das reziproke Tracer-Experiment offenbarte ein paar verstreute Zellkörper im Nucleus posterior tuberis.

***Medialer Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus.*** Einige anterograd markierte Fasern waren medial in den rostralen Ebenen des inferioren Lobus des Hypothalamus sichtbar. Sie liefen um den Trakt der horizontalen Kommissur und dann ventral in Richtung des Hypothalamus (Abb. 20B,C). Ein paar Fasern terminierten im rostralen Bereich des medialen Teils vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus (Abb. 20D, 23E). Sie vermischten sich dorsomedial mit Fortsätzen der markierten Neuronen im Nucleus periventricularis des inferioren Lobus. Das reziproke Tracer-Experiment offenbarte ein paar verstreute Zellkörper im Nucleus posterior tuberis.

***Tectum opticum.*** Nach Dil-Applikation in den Nucleus posterior tuberis drangen anterograd markierte Fasern ventral in mittleren rostrocaudalen Ebenen in das Tectum opticum ein (Abb. 20B). Es konnte zwischen zwei Bändern markierter Fasern in verschiedenen Schichten des Tectum opticums unterschieden werden (Abb. 20B–E, 23F). Ein ausgedehntes Band konnte im Stratum fibrosum et griseum superficiale festgestellt werden und ein schmales Band von sehr wenigen Fasern im Stratum griseum centrale. Das reziproke Tracer-Experiment offenbarte ein paar verstreute Zellkörper im Nucleus posterior tuberis.



**Abb. 23.** Anterograd markierte Fasern nach Dil-Applikation in den Nucleus posterior tuberis (NPT) bei *Thorichthys meeki*. Sie sind in Mikrofotografien transversaler Schnitte gezeigt (A–F). **A:** Anterograd markierte Fasern im ventrolateralen Teil der medialen Zone vom dorsalen Telencephalon (Dm). Sie drangen über das laterale Vorderhirnbündel (Sternchen) in die Dm ein. **B:** Ein Bündel Fluoreszenz-markierter Fasern terminierte im medialen Teil vom Nucleus lateralis tuberis (NLTm). **C:** Viele markierte Fasern liefen zum dorsalen posterioren thalamischen Nukleus (DP) und terminierten dort. **D:** Ein divergierendes Bündel Fluoreszenz-markierter Fasern drang medial in den Torus lateralis (Tla) ein und terminierte in der gesamten mediolateralen Ausdehnung. **E:** Einige markierte Fasern konnten im medialen Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus (NDLIIm) in rostralen Ebenen festgestellt werden. **F:** Ein ausgedehntes und ein schmales (Pfeilspitzen) Band markierter Fasern war im Tectum opticum (TeO) sichtbar, und bildete im Stratum fibrosum et griseum superficiale (SFGS) und beziehungsweise im Stratum griseum centrale (SGC) Terminalien aus. Medial ist links in A–F. Inkubationszeiten = 2 Wochen in D, E; 4 Wochen in B; 16 Wochen in A, F; 20 Wochen in C. Maßstäbe = 100 µm.

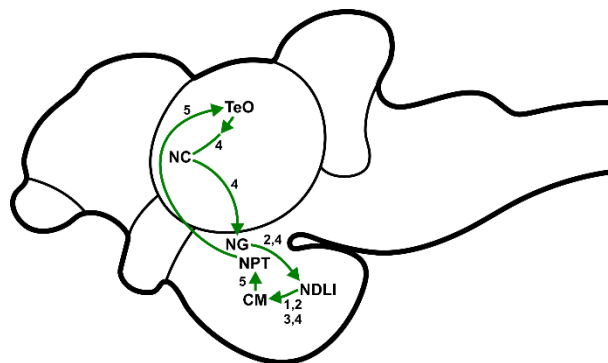


**Abb. 24.** Zusammenfassung der efferenten Verbindungen des Nucleus posterior tuberis (NPT) bei *Thorichthys meeki*, dargestellt durch eine schematische Zeichnung des Gehirns in lateraler Ansicht. Rostral ist links. Dm, mediale Zone vom dorsalen Telencephalon; DP, dorsaler posteriorer thalamischer Nukleus; NDLIIm, medialer Teil vom Nucleus diffusus des inferioren Lobus; NLTm, medialer Teil vom Nucleus lateralis tuberis; NPT, Nucleus posterior tuberis; TeO, Tectum opticum; Tla, Torus lateralis.

Die Lage des Nucleus posterior tuberis und seine afferenten und efferenten Verbindungen deuten darauf hin, dass er ein wichtiger Relaiskern im Diencephalon darstellen könnte. Daher ist der Nucleus posterior tuberis vermutlich Teil einer Vielzahl

von Rückkopplungskreisen, zum Beispiel sensorische Rückkopplungsschleifen, die das visuelle und gustatorische System betreffen (Abb. 25, 26). Es konnten schwache Projektionen vom Nucleus posterior tuberis zum visuell-bezogenen Tectum opticum und gustatorisch-bezogenen Torus lateralis bei *T. meeki* beobachtet werden. Schließlich werden in beiden Schaltkreisen Informationen vom Tectum opticum und Torus lateralis, durch die afferente Verbindung vom Nucleus posterior tuberis mit dem Corpus mamillare, zum Nucleus posterior tuberis zurückgesendet.

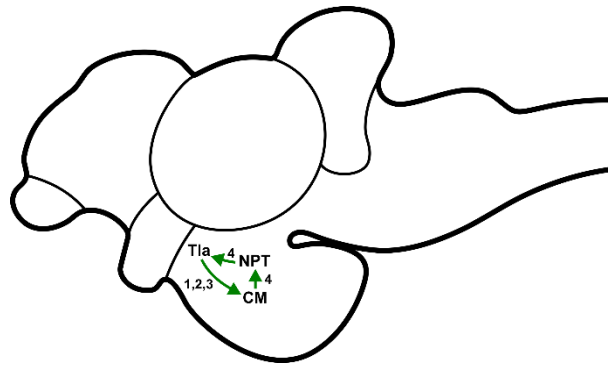
Das Tectum opticum erhält primären visuellen Input von der Retina (Vanegas und Ito, 1983; von Bartheld und Meyer, 1987). Informationen werden vom Tectum opticum zum Nucleus posterior tuberis über den Nucleus corticalis, Nucleus glomerulosus, Nucleus diffusus des inferioren Lobus und Corpus mamillare übertragen. Diese Rückkopplungsschleife lautet „Nucleus posterior tuberis – Tectum opticum – Nucleus corticalis – Nucleus glomerulosus – Nucleus diffusus des inferioren Lobus – Corpus mamillare – Nucleus posterior tuberis“ (Abb. 25).



**Abb. 25.** Sensorische Rückkopplungsschleife, die das visuelle System bei Cichliden betrifft, dargestellt durch eine schematische Zeichnung des Gehirns von *Thorichthys meeki* in lateraler Ansicht. Rostral ist links. Beachte, dass der Nucleus corticalis (NC) über die Dendriten seiner Neurone visuellen Input vom Tectum opticum (TeO) erhält. Nummern entsprechen den folgenden Referenzen für Studien bei Cichliden: 1 = Sawai et al. (2000); 2 = Ahrens und Wullimann (2002); 3 = Yang et al. (2004); 4 = Yang et al. (2007); 5 = diese Studie. CM, Corpus mamillare; NC, Nucleus corticalis; NDLI, Nucleus diffusus des inferioren Lobus; NG, Nucleus glomerulosus; NPT, Nucleus posterior tuberis; TeO, Tectum opticum.

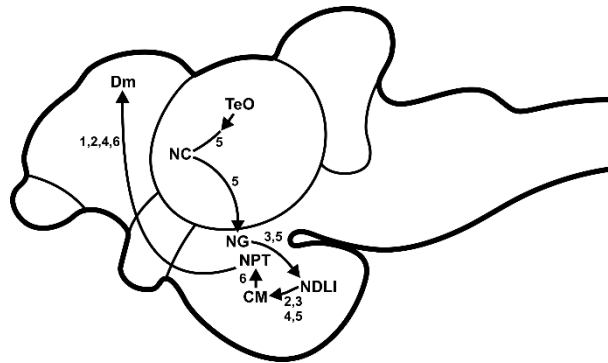
Der Torus lateralis erhält tertiären gustatorischen Input vom sekundären gustatorischen Nukleus, und quaternären gustatorischen Input vom präglomerulären tertiären gustatorischen Nukleus und posterioren thalamischen Nukleus bei Cichliden (Ahrens und Wullimann, 2002). Gustatorischer Input zum präglomerulären tertiären gustatorischen Nukleus und posterioren thalamischen Nukleus stammt vom

sekundären gustatorischen Nukleus (Yoshimoto et al., 1998). Efferenzen vom Torus lateralis terminieren im Corpus mamillare (Sawai et al., 2000; Ahrens und Wullimann, 2002; Yang et al., 2004), was auch bei *T. meeki* bestätigt werden konnte. Diese Rückkopplungsschleife lautet „Nucleus posterior tuberis – Torus lateralis – Corpus mamillare – Nucleus posterior tuberis“ (Abb. 26).



**Abb. 26.** Sensorische Rückkopplungsschleife, die das gustatorische System bei Cichliden betrifft, dargestellt durch eine schematische Zeichnung des Gehirns von *Thorichthys meeki* in lateraler Ansicht. Rostral ist links. Nummern entsprechen den folgenden Referenzen für Studien bei Cichliden: 1 = Sawai et al. (2000); 2 = Ahrens und Wullimann (2002); 3 = Yang et al. (2004); 4 = diese Studie. CM, Corpus mamillare; NPT, Nucleus posterior tuberis; Tla, Torus lateralis.

Die Projektion vom Corpus mamillare zum Nucleus posterior tuberis bei *T. meeki*, zusammen mit aufgeführten Verbindungen bei Cichliden aus anderen hodologischen Studien, lässt auf einen Weg vom Tectum opticum zur medialen Zone vom dorsalen Telencephalon schließen, der durch den Hypothalamus führt. Er kann demzufolge als Tecto-hypothalamo-telencephale Bahn bezeichnet werden (Abb. 27). Die Schichten, Stratum fibrosum et griseum superficiale und Stratum griseum centrale, des Tectum opticums erhalten Dendriten von den Neuronen des Nucleus corticalis, die ihre Axone zum Nucleus glomerulosus aussenden (Yang et al., 2007). Der Nucleus glomerulosus projiziert massiv zum inferioren Lobus des Hypothalamus (Ahrens und Wullimann, 2002; Yang et al., 2007). Ein Haupt-Output efferenter Fasern vom Nucleus diffusos des inferioren Lobus terminiert im Corpus mamillare (Sawai et al., 2000; Ahrens und Wullimann, 2002; Yang et al., 2004, 2007), der wiederum zum Nucleus posterior tuberis projiziert (diese Studie). Schließlich erreichen Projektionen vom Nucleus posterior tuberis die mediale Zone vom dorsalen Telencephalon (Yoshimoto et al., 1998; Sawai et al., 2000; Yang et al., 2004; diese Studie).



**Abb. 27.** Eine Tecto-hypothalamo-telencephale Bahn bei Cichliden, dargestellt durch eine schematische Zeichnung des Gehirns von *Thorichthys meeki* in lateraler Ansicht. Rostral ist links. Beachte, dass der Nucleus corticalis (NC) über die Dendriten seiner Neurone visuellen Input vom Tectum opticum (TeO) erhält. Nummern entsprechen den folgenden Referenzen für Studien bei Cichliden: 1 = Yoshimoto et al. (1998); 2 = Sawai et al. (2000); 3 = Ahrens und Wullimann (2002); 4 = Yang et al. (2004); 5 = Yang et al. (2007); 6 = diese Studie. CM, Corpus mamillare; Dm, mediale Zone vom dorsalen Telencephalon; NC, Nucleus corticalis; NDLI, Nucleus diffusus des inferioren Lobus; NG, Nucleus glomerulosus; NPT, Nucleus posterior tuberis; TeO, Tectum opticum.

Es wird vermutet, dass die mediale Zone vom dorsalen Telencephalon bei Teleostiern homolog zur pallialen Amygdala bei Landwirbeltieren ist (Portavella et al., 2002; Broglio et al., 2005; Demski, 2013; Porter und Mueller, 2020). Läsionsexperimente, die beim Goldfisch durchgeführt wurden, offenbarten, dass die mediale Zone vom dorsalen Telencephalon in emotionalem Lernen und Gedächtnis verwickelt ist (Portavella et al., 2002; Portavella und Vargas, 2005). Verhaltensexperimente zeigten die Beteiligung dieser Region an Stress- und Angstreaktionen beim Nil-Tilapia der Cichliden (Silva et al., 2015). Demzufolge könnte diese Region an komplexen sozialen Interaktionen beteiligt sein.

Das olfaktorische System beim Goldfisch kann an komplexen sozialen Interaktionen beteiligt sein, da der olfaktorische Bulbus efferente terminale Fasern an den Nucleus posterior tuberis sendet (von Bartheld et al., 1984; Levine und Dethier, 1985; Northcutt, 2006), der wiederum zur medialen Zone vom dorsalen Telencephalon projiziert (Yamamoto und Ito, 2005, 2008; Northcutt, 2006). Beim Goldfisch gibt es nicht solch eine Tecto-hypothalamo-telencephale Bahn wie in dieser Studie für Cichliden vorgeschlagen wird, da im Gegensatz zu Cichliden der Nucleus corticalis und der Nucleus glomerulosus nicht vorhanden sind und der Corpus mamillare zum inferioren Lobus projiziert (Northcutt und Wullimann, 1988; Rink und Wullimann, 1998). Cichliden könnten eine Verbindung vom olfaktorischen Bulbus zum Nucleus posterior tuberis verloren haben aber könnten die vorgeschlagene Tecto-hypothalamo-telencephale



Bahn besitzen. Der Nucleus posterior tuberis würde visuelle und andere sensorische Informationen vom inferioren Lobus erhalten, weitergeleitet vom Corpus mamillare, und projiziert zur medialen Zone vom dorsalen Telencephalon. Daher könnte das visuelle System eine dominante Rolle in komplexen sozialen Interaktionen bei Cichliden spielen.

Eine Verhaltensstudie untersuchte die Rolle vom olfaktorischen und visuellen System in sozialen Entscheidungen vom Zebrafisch und dem Guppy, *Poecilia reticulata* (Santacà et al., 2021). Der Zebrafisch und der Goldfisch gehören zu den Ostariophysiern und der Guppy gehört zu den Acanthopterygiern, wie Cichliden. Es konnte gezeigt werden, dass der Zebrafisch das olfaktorische System in sozialen Interaktionen bevorzugt, während der Guppy sich primär auf das visuelle System verlässt (Santacà et al., 2021).

## **2.4 Zwei verschiedene Areale des Nucleus glomerulosus beim Assel-Kugelfisch, *Colomesus asellus***

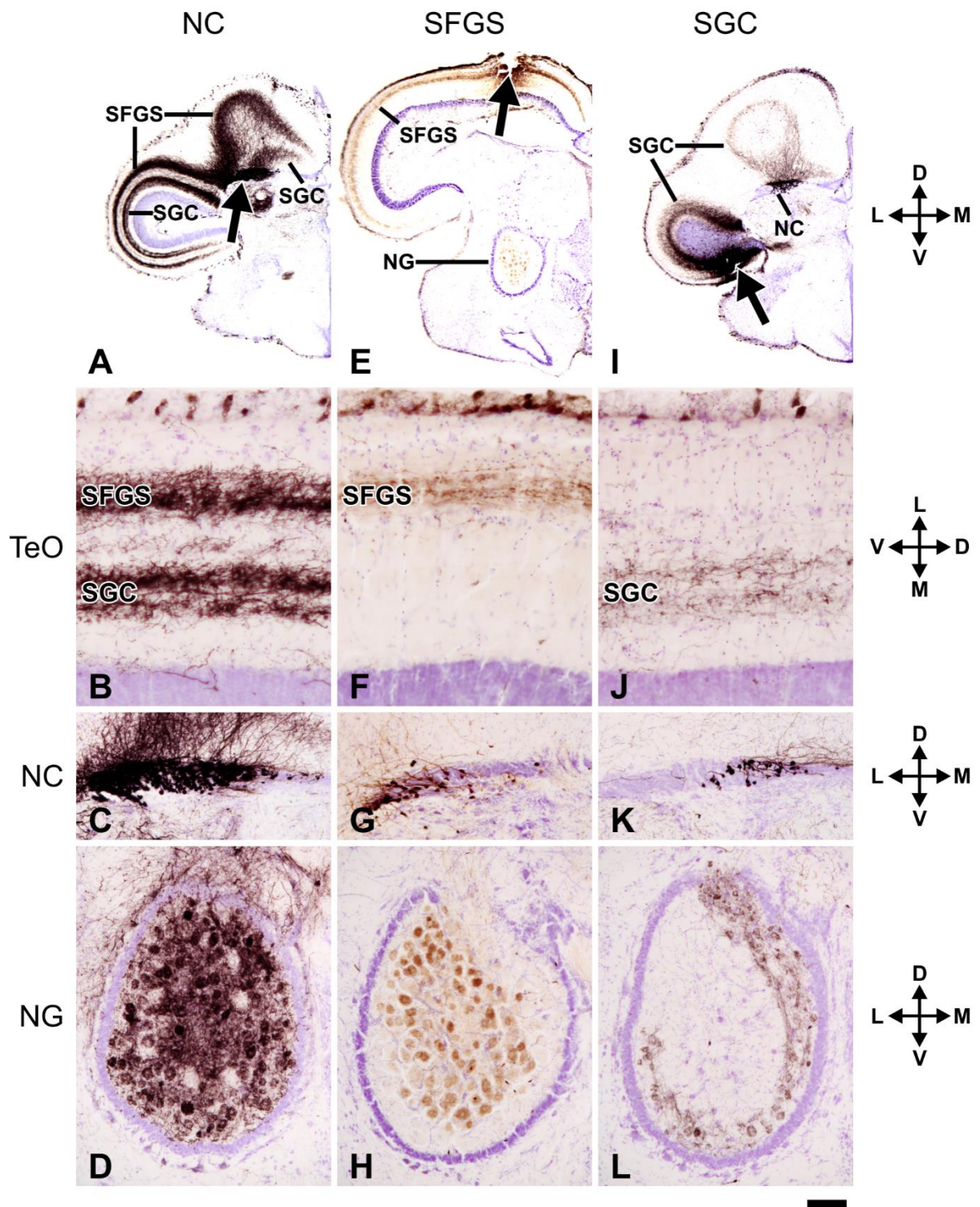
Schmidt, M. (2020) Two different areas of the nucleus glomerulosus in the South American pufferfish, *Colomesus asellus*. *Visual Neuroscience*, 37: E003.

### **2.4.1 Ergebnisse und Diskussion**

In diesem Teil der Arbeit wird zuerst von Injektionen mit biotinyliertem Dextranamin (BDA) in den Nucleus corticalis, das Stratum fibrosum et griseum superficiale des Tectum opticums und das Stratum griseum centrale des Tectum opticums von der Art *Colomesus asellus* berichtet und danach die Cytochrom-c-Oxidase-Aktivität im Nucleus glomerulosus von dieser Art beschrieben.

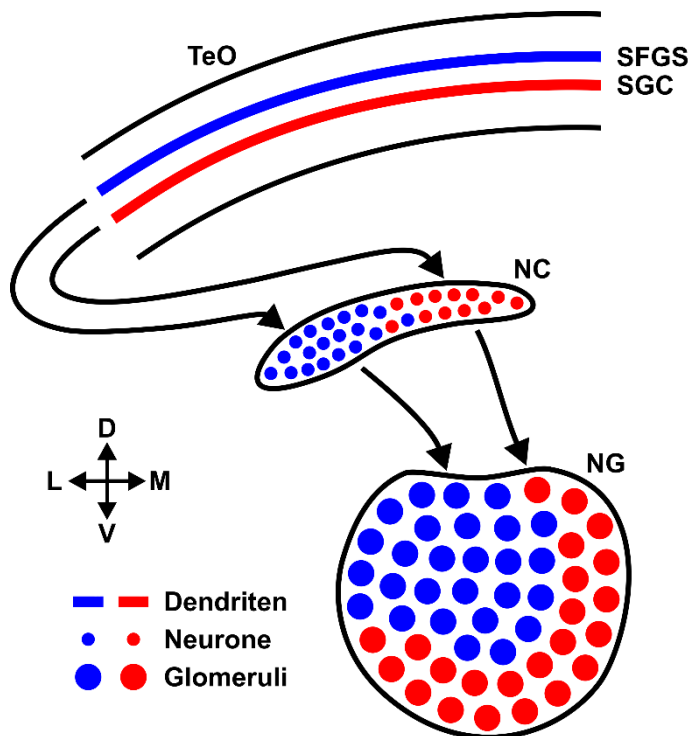
Injektion mit BDA in den gesamten caudalen Bereich vom Nucleus corticalis (Abb. 28A) markierte Dendriten in zwei Schichten des Tectum opticums (Abb. 28B). Sie wurden im Stratum fibrosum et griseum superficiale und Stratum griseum centrale beobachtet (Abb. 28B), und stammten von Neuronen im Nucleus corticalis (Abb. 28C). Anterograd markierte Axone von Neuronen im Nucleus corticalis verliefen über die horizontale Kommissur zum Nucleus glomerulosus und terminierten dort (Abb. 28D). Die Glomeruli waren in allen Teilen des Kerngebiets markiert.

Nach BDA-Injektion in das Stratum fibrosum et griseum superficiale des Tectum opticums dorsal in der mittleren Ebene (Abb. 28E) konnte ein Band markierter Dendriten entlang des Stratum fibrosum et griseum superficiale verfolgt werden (Abb. 28F). Neurone im Nucleus corticalis waren überwiegend in der lateralen Hälfte markiert (Abb. 28G). Die Glomeruli in der mittleren Ebene des Nucleus glomerulosus waren im dorsolateralen und zentralen Teil markiert (Abb. 28H). Dieses markierte Areal erschien in transversalen Schnitten in ovaler bis irregulärer Gestalt.



**Abb. 28.** Mikrofotografien transversaler Schnitte vom TeO (**B, F, J**), NC (**C, G, K**) und NG (**D, H, L**) nach BDA-Injektionen in den NC (**A–D**), das SFGS (**E–H**) und das SGC (**I–L**) bei *Colomesus asellus*, gegengefärbt mit Kresylviolett. Injektionsstellen (**A, E, I**) sind auf den Schnitthälften mit Pfeilen angezeigt. D, dorsal; L, lateral; M, medial; NC, Nucleus corticalis; NG, Nucleus glomerulosus; SFGS, Stratum fibrosum et griseum superficiale; SGC, Stratum griseum centrale; TeO, Tectum opticum; V, ventral. Maßstab = 350 µm in **A, E, I**; 40 µm in **B, F, J**; 100 µm in **C, D, G, H, K, L**.

Die BDA-Injektion in das Stratum griseum centrale ventral in der rostralen Ebene des Tectum opticums (Abb. 28I) markierte Dendriten entlang des Stratum griseum centrale (Abb. 28J). Das Band der Dendriten in dieser Schicht ist entweder breit oder besteht aus bestimmten Unterschichten, die miteinander verbunden sein könnten. Neurone im Nucleus corticalis wurden medial markiert (Abb. 28K). Die Axone der Neurone im Nucleus corticalis drangen über die horizontale Kommissur in den Nucleus glomerulosus ein und terminierten in Glomeruli in einem Areal von dorsomedial bis ventrolateral in der Nähe vom Rand des Nucleus glomerulosus, das in transversalen Schnitten sichelförmig erschien (Abb. 28L). Dieses Muster der Markierung ist zum anderen komplementär, das nach BDA-Injektion in das Stratum fibrosum et griseum superficiale beobachtet wurde (Abb. 29).



**Abb. 29.** Diese schematische Zeichnung veranschaulicht das verbindende Muster zwischen den Glomeruli des NG, Neuronen des NC und Dendriten in den Schichten, SFGS und SGC, des TeO bei *Colomesus asellus*. D, dorsal; L, lateral; M, medial; NC, Nucleus corticalis; NG, Nucleus glomerulosus; SFGS, Stratum fibrosum et griseum superficiale; SGC, Stratum griseum centrale; TeO, Tectum opticum; V, ventral.

Was den histologischen Aufbau des Nucleus glomerulosus betrifft, so gibt es einen nicht-laminierten Typ bestehend aus kleinen Zellen, großen Zellen und Glomeruli, die im ganzen Kerngebiet verteilt liegen; einen unvollständig-laminierten Typ, bei dem viele kleine Zellen eine periphere Zellschicht bilden, und große Zellen und Glomeruli

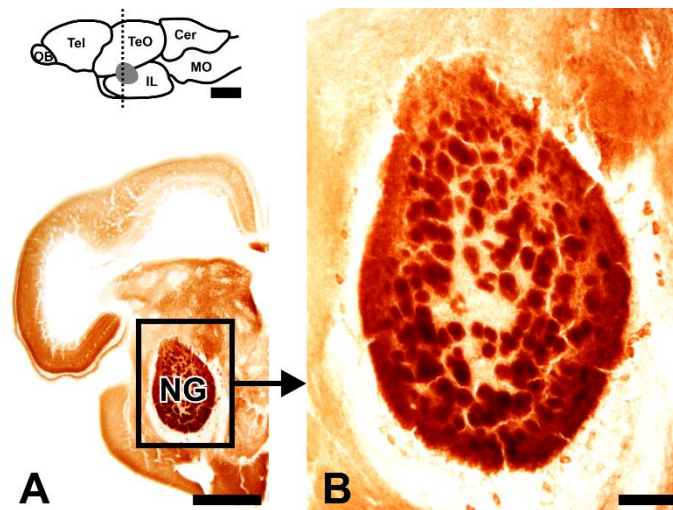
im ganzen Kerngebiet verstreut vorzufinden sind; und einen laminierten Typ mit einem mittig ausgerichteten Fasernetz, konzentrisch umgeben von einer glomerulären Schicht, einer Faserschicht, einer Schicht kleiner Zellen und einer peripheren Faserkapsel (Ito und Kishida, 1975). Tracer-Injektionen in das Stratum fibrosum et griseum superficiale oder das Stratum griseum centrale ergaben, dass Neurone im lateralen oder beziehungsweise medialen Teil vom Nucleus corticalis in einem Nucleus glomerulosus eines laminierten Typs zu separaten Arealen projizieren. Während das Stratum fibrosum et griseum superficiale primäre Afferenzen von der Retina erhält, die visuelle Informationen übertragen, weist das Stratum griseum centrale eine afferente Verbindung mit dem dorsalen Telencephalon auf, neben anderen Ursprungsgebieten beider tectalen Schichten (Vanegas und Ebbesson, 1976; Ito et al., 1980; Springer und Mednick, 1985; von Bartheld und Meyer, 1987; Xue et al., 2003; Kinoshita et al., 2006). Primärer visueller Input zum Stratum fibrosum et griseum superficiale und eine Projektion vom dorsalen Telencephalon zum Stratum griseum centrale konnten auch bei *C. asellus* festgestellt werden. Das Areal im Nucleus glomerulosus, das Input vom Stratum griseum centrale erhält, könnte mit höheren kognitiven Informationen vom Telencephalon versorgt werden, da angenommen wird, dass das dorsale Pallium beim Zebrafisch homolog zum Isocortex der Säuger ist (Mueller et al., 2011). Bei Cypriniden und Percomorphen erhalten das Stratum fibrosum et griseum superficiale und hauptsächlich das Stratum griseum centrale auch Projektionen vom Nucleus isthmi (Striedter und Northcutt, 1989; Xue et al., 2001). Da dem Nucleus isthmi nahegelegt wird die Nähe von herannahenden Objekten einzuschätzen (Gallagher und Northmore, 2006) und Neurone des Nucleus corticalis auf kleine, bewegliche Objekte reagieren (Rowe und Beauchamp, 1982), könnte der Nucleus glomerulosus an höheren kognitiven Funktionen beteiligt sein. Jedoch scheint eine Erkennung bestimmter Objekte wie Individuen, was eine präzise retinotopie Information erfordern würde, wegen der extensiven Verteilung der Dendriten im Tectum opticum eher unwahrscheinlich zu sein.

Der inferiore Lobus des Hypothalamus ist das Haupt-Projektionsgebiet vom Nucleus glomerulosus (Sakamoto und Ito, 1982; Shimizu et al., 1999; Yang et al., 2007). Projektionen vom Nucleus glomerulosus könnten in einer funktionalen Differenzierung im inferioren Lobus verwickelt sein, der dafür bekannt ist eine Rolle beim Fress- und Aggressionsverhalten bei Percomorphen einschließlich Cichliden zu spielen (Demski

und Knigge, 1971; Demski, 1973). Fress- und Aggressionsreaktionen im inferioren Lobus wurden durch elektrische Stimulation in einem Gebiet nahe dem lateralen Rezess des dritten Ventrikels hervorgerufen (Demski, 1983). Terminale Fasern konnten in diesem Gebiet nach Tracer-Injektion in den gesamten posterioren Teil des Nucleus glomerulosus bei einem Cichliden mit einem nicht-laminierten Typ eines Nucleus glomerulosus beobachtet werden (Yang et al., 2007). Weitere Zielgebiete im inferioren Lobus befinden sich in den diffusen und zentralen Nuklei. Es stehen jedoch nicht für all diese Zielgebiete im inferioren Lobus Daten zur Verfügung, die von den durchgeführten elektrischen Stimulationsexperimenten von Demski und Knigge (1971) und Demski (1973) erhalten wurden. Daher bleibt unbekannt, ob Fress- und Aggressionsreaktionen auch in den anderen Zielgebieten hervorgerufen werden können oder nicht. Interessanterweise resultierte eine Stimulation im Nucleus glomerulosus in starken Fress- sowie Aggressionsnachreaktionen am Ende der Stimulation, was darauf hindeutet, dass die Projektionen vom Nucleus glomerulosus zum inferioren Lobus diese Verhaltensreaktionen auslösen könnten (Demski und Knigge, 1971; Demski, 1983). Dies könnte zum Beispiel bedeuten, dass Informationen vom Stratum fibrosum et griseum superficiale, die den inferioren Lobus erreichen, in Fressen und diejenigen vom Stratum griseum centrale in Aggression involviert sein könnten, oder umgekehrt. Die Hypothese würde unterstützt werden, falls eine Trennung zwischen den Glomeruli des Nucleus glomerulosus, Neuronen des Nucleus corticalis und Dendriten in den Schichten, Stratum fibrosum et griseum superficiale und Stratum griseum centrale, des Tectum opticums wie bei *C. asellus* mit einem laminierten Typ eines Nucleus glomerulosus festgestellt, auch bei Arten mit einem nicht-laminierten Typ eines Nucleus glomerulosus beobachtet werden kann.

Der Nucleus glomerulosus im Diencephalon war eines der am intensivsten markierten Strukturen des Gehirns nach Färbung für Cytochrom-c-Oxidase (Abb. 30A). Seine Glomeruli waren dunkel gefärbt (Abb. 30B). Die Dichte der Glomeruli nahm vom äußeren Teil zum zentralen Teil des Nucleus glomerulosus ab. Es konnte nicht zwischen einzelnen markierten Neuronen unterschieden werden.





**Abb. 30.** Ergebnisse von der Cytochrom-c-Oxidase-Färbung bei *Colomesus asellus*. Die Verteilung von Cytochrom-c-Oxidase im Diencephalon ist in einer transversalen Schnitthälfte dargelegt (**A**). Höhere Vergrößerung des NG zeigt eine sehr hohe Cytochrom-c-Oxidase-Aktivität (**B**). Die Schnittebene in **A** ist in der lateralen Ansicht des Gehirns (oben links) durch die gestrichelte Linie angezeigt und die schattierte Fläche repräsentiert den NG. Lateral ist links in **A** und **B**; und rostral ist links in der lateralen Ansicht (oben links). Cer, Cerebellum; IL, inferiorer Lobus; MO, Medulla oblongata; NG, Nucleus glomerulosus; OB, olfaktorischer Bulbus; Tel, Telencephalon; TeO, Tectum opticum. Maßstäbe = 500 µm in **A**; 100 µm in **B**; 1 mm (laterale Ansicht).

Die Färbung des Nucleus glomerulosus mittels Cytochrom-c-Oxidase-Histochemie zeigte eine starke Markierung der Glomeruli. Das Enzym Cytochrom-c-Oxidase spielt eine Rolle im Energiestoffwechsel der Mitochondrien zur Bereitstellung von ATP (Wong-Riley, 1989). Daraus lässt sich schlussfolgern, dass der Energieverbrauch in den neuronalen Prozessen des Nucleus glomerulosus bei *C. asellus* sehr hoch ist und vermutlich mit einer hohen Dichte an Mitochondrien in den Glomeruli einhergeht. Dies würde mit den Ergebnissen einer Studie übereinstimmen, in der zahlreiche kleine, längliche Mitochondrien in den Glomeruli vom Nucleus glomerulosus bei einer *Callionymus*-Art, einem barschähnlichen Teleostier mit ebenfalls einem laminierten Typ eines Nucleus glomerulosus, entdeckt wurden (Ito und Kishida, 1977). So gesehen erbringt die histochemische Cytochrom-c-Oxidase-Färbung den Nachweis, dass der Nucleus glomerulosus im visuellen System der Tetraodontiden an höheren Gehirnfunktionen beteiligt sein könnte, die viel Energie benötigen.

## Zusammenfassung

Der Hypothalamus der Teleostier, die bei weitem die größte Gruppe der Strahlenflosser ausmachen, besteht aus einem periventrikulären Bereich, einem tuberalen Lobus und zwei inferioren Lobi. Auf die Vermutung hin, dass der inferiore Lobus, bekannt als ein multisensorisches Integrationszentrum, während der Evolution neben dem Telencephalon eine wichtige Rolle gespielt haben könnte, wurde er weiter untersucht. Er erscheint erstmals als vollständig entwickelt bei *Lepisosteus*. Die morphometrische Analyse zeigte eine signifikante Zunahme des relativen Volumens der inferioren Lobi bei Strahlenflossern von Arten der Lepisosteiformes zu denen der Tetraodontiformes. Bei einigen Arten überschritt das relative Volumen der inferioren Lobi sogar das des Telencephalons. Das Calcium-bindende Protein Calretinin, das im visuellen System vorkommt, kann in hohen Mengen in Zellkörpern und Fasern des inferioren Lobus und den assoziierten Kerngebieten beim Feuermaulbuntbarsch, *Thorichthys meeki*, vorgefunden werden. Außerdem zeigten Tracer-Applikationen in den Nucleus posterior tuberis bei *T. meeki*, dass dieses Kerngebiet bei Cichliden, zu denen *T. meeki* gehört, möglicherweise in sensorischen Rückkopplungsschleifen involviert ist und Teil eines Hauptwegs vom Tectum opticum zum Telencephalon über den Hypothalamus darstellt. Beim Assel-Kugelfisch, *Colomesus asellus*, offenbarten Tracer-Injektionen in das Tectum opticum, den Nucleus corticalis und den Nucleus glomerulosus, der zum inferioren Lobus projiziert und eine sehr hohe Cytochrom-c-Oxidase-Aktivität aufweist, eine Unterteilung des Nucleus glomerulosus in zwei unterschiedliche Areale. Die evolutionäre Entwicklung des inferioren Lobus deutet darauf hin, dass der Hypothalamus bei Strahlenflossern an der visuellen Informationsverarbeitung und höheren kognitiven Prozessen wesentlich beteiligt sein könnte. Daher könnte der Hypothalamus zusammen mit dem Telencephalon und dem Nucleus glomerulosus, der viel Energie benötigt, zum Beispiel bei komplexen sozialen Interaktionen eine Rolle spielen.



## Summary

The hypothalamus of teleosts, which comprise by far the largest group of the ray-finned fishes, consists of a periventricular portion, a tuberal lobe, and two inferior lobes. Based on the assumption that the inferior lobe, known as a multisensory integration center, could have played an important role during evolution besides the telencephalon, it was further examined. It appears first as fully developed in *Lepisosteus*. The morphometric analysis showed a significant increase in the relative volume of the inferior lobes in ray-finned fishes from species of the Lepisosteiformes to the Tetraodontiformes. In some species, the relative volume of the inferior lobes even exceeded that of the telencephalon. The calcium-binding protein calretinin, which is present in the visual system, can be found in high amounts in cell bodies and fibers of the inferior lobe and the associated nuclei in the firemouth cichlid, *Thorichthys meeki*. Furthermore, tracer applications to the nucleus posterior tuberis in *T. meeki* showed that this nucleus in cichlids, to which *T. meeki* belongs, is possibly involved in sensory feedback loops and part of a main pathway from the tectum opticum to the telencephalon through the hypothalamus. In the South American pufferfish, *Colomesus asellus*, tracer injections into the tectum opticum, the nucleus corticalis, and the nucleus glomerulosus, which projects to the inferior lobe and has a very high cytochrome c oxidase activity, revealed a subdivision of the nucleus glomerulosus into two different areas. The evolutionary development of the inferior lobe suggests that the hypothalamus in ray-finned fishes may be essentially involved in visual information processing and higher cognitive processes. Therefore, the hypothalamus together with the telencephalon and the nucleus glomerulosus, which requires much energy, could play a role for example, in complex social interactions.

# Literaturverzeichnis

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

**Andressen, C., Blümcke, I. und Celio, M. R. (1993)** Calcium-binding proteins: selective markers of nerve cells. *Cell and Tissue Research*, 271: 181–208.

**Arévalo, R., Alonso, J. R., Porteros, A., Briñón, J. G., Crespo, C., Lara, J. und Aijón, J. (1995)** Calretinin-like immunoreactivity in the optic tectum of the tench (*Tinca tinca* L.). *Brain Research*, 671: 112–118.

**Baimbridge, K. G., Celio, M. R. und Rogers, J. H. (1992)** Calcium-binding proteins in the nervous system. *Trends in Neurosciences*, 15: 303–308.

**Bass, A. H. (1981)** Olfactory bulb efferents in the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Journal of Morphology*, 169: 91–111.

**Bloch, S., Thomas, M., Colin, I., Galant, S., Machado, E., Affaticati, P., Jenett, A. und Yamamoto, K. (2019)** Mesencephalic origin of the inferior lobe in zebrafish. *BMC Biology*, 17: 22.

**Braford, M. R., Jr. und Northcutt, R. G. (1983)** Organization of the diencephalon and pretectum of the ray-finned fishes. In: Davis, R. E. und Northcutt, R. G. (eds.), *Fish Neurobiology*, vol. 2: Higher Brain Areas and Functions. University of Michigan Press, Ann Arbor, pp. 117–163.

**Broglio, C., Gómez, A., Durán, E., Ocaña, F. M., Jiménez-Moya, F., Rodríguez, F. und Salas, C. (2005)** Hallmarks of a common forebrain vertebrate plan: specialized pallial areas for spatial, temporal and emotional memory in actinopterygian fish. *Brain Research Bulletin*, 66: 277–281.

**Butler, A. B. und Northcutt, R. G. (1993)** The diencephalon of the Pacific herring, *Clupea harengus*: cytoarchitectonic analysis. *The Journal of Comparative Neurology*, 328: 527–546.

**Butler, A. B., Wullimann, M. F. und Northcutt, R. G. (1991)** Comparative cytoarchitectonic analysis of some visual pretectal nuclei in teleosts. *Brain, Behavior and Evolution*, 38: 92–114.

**Camp, A. J. und Wijesinghe, R. (2009)** Calretinin: modulator of neuronal excitability. *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology*, 41: 2118–2121.

**Castro, A., Becerra, M., Manso, M. J. und Anadón, R. (2006)** Calretinin immunoreactivity in the brain of the zebrafish, *Danio rerio*: distribution and comparison with some neuropeptides and neurotransmitter-synthesizing enzymes. I. Olfactory organ and forebrain. *The Journal of Comparative Neurology*, 494: 435–459.

**Cerdá-Reverter, J. M., Zanuy, S. und Muñoz-Cueto, J. A. (2001)** Cytoarchitectonic study of the brain of a perciform species, the sea bass (*Dicentrarchus labrax*). II. The diencephalon. *Journal of Morphology*, 247: 229–251.

**Demski, L. S. (1973)** Feeding and aggressive behavior evoked by hypothalamic stimulation in a cichlid fish. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 44A: 685–692.

**Demski, L. S. (1983)** Behavioral effects of electrical stimulation of the brain. In: Davis, R. E. und Northcutt, R. G. (eds.), *Fish Neurobiology*, vol. 2: Higher Brain Areas and Functions. University of Michigan Press, Ann Arbor, pp. 317–359.

**Demski, L. S. (2013)** The pallium and mind/behavior relationships in teleost fishes. *Brain, Behavior and Evolution*, 82: 31–44.

**Demski, L. S. und Knigge, K. M. (1971)** The telencephalon and hypothalamus of the bluegill (*Lepomis macrochirus*): evoked feeding, aggressive and reproductive behavior

with representative frontal sections. *The Journal of Comparative Neurology*, 143: 1–16.

**Demski, L. S., Evan, A. P. und Saland, L. C. (1975)** The structure of the inferior lobe of the teleost hypothalamus. *The Journal of Comparative Neurology*, 161: 483–497.

**Díaz-Regueira, S. und Anadón, R. (2000)** Calretinin expression in specific neuronal systems in the brain of an advanced teleost, the grey mullet (*Chelon labrosus*). *The Journal of Comparative Neurology*, 426: 81–105.

**Fasolo, A., Mazzi, V. und Franzoni, M. F. (1978)** A Golgi study of the hypothalamus of Actinopterygii. II. The posterior hypothalamus. *Cell and Tissue Research*, 191: 433–447.

**Fernald, R. D. und Shelton, L. C. (1985)** The organization of the diencephalon and the pretectum in the cichlid fish, *Haplochromis burtoni*. *The Journal of Comparative Neurology*, 238: 202–217.

**Folgueira, M., Anadón, R. und Yáñez, J. (2003)** Experimental study of the connections of the gustatory system in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *The Journal of Comparative Neurology*, 465: 604–619.

**Folgueira, M., Anadón, R. und Yáñez, J. (2004a)** An experimental study of the connections of the telencephalon in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). I: olfactory bulb and ventral area. *The Journal of Comparative Neurology*, 480: 180–203.

**Folgueira, M., Anadón, R. und Yáñez, J. (2004b)** Experimental study of the connections of the telencephalon in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). II: dorsal area and preoptic region. *The Journal of Comparative Neurology*, 480: 204–233.

**Gallagher, S. P. und Northmore, D. P. M. (2006)** Responses of the teleostean nucleus isthmi to looming objects and other moving stimuli. *Visual Neuroscience*, 23: 209–219.

**García-Crespo, D. und Vecino, E. (2004)** Differential expression of calretinin in the developing and regenerating zebrafish visual system. *Histology and Histopathology*, 19: 1193–1199.

**Gómez-Segade, P. und Anadón, R. (1988)** Specialization in the diencephalon of advanced teleosts. *Journal of Morphology*, 197: 71–103.

**Goodwin, N. B., Balshine-Earn, S. und Reynolds, J. D. (1998)** Evolutionary transitions in parental care in cichlid fish. *Proceedings of the Royal Society*, 265B: 2265–2272.

**Grover, B. G. und Sharma, S. C. (1979)** Tectal projections in the goldfish (*Carassius auratus*): a degeneration study. *The Journal of Comparative Neurology*, 184: 435–453.

**Grover, B. G. und Sharma, S. C. (1981)** Organization of extrinsic tectal connections in goldfish (*Carassius auratus*). *The Journal of Comparative Neurology*, 196: 471–488.

**Hagio, H., Sato, M. und 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). *The Journal of Comparative Neurology*, 526: 1733–1746.

**Heizmann, C. W. und Hunziker, W. (1991)** Intracellular calcium-binding proteins: more sites than insights. *Trends in Biochemical Sciences*, 16: 98–103.

**Hornby, P. J. und Piekut, D. T. (1990)** Distribution of catecholamine-synthesizing enzymes in goldfish brains: presumptive dopamine and norepinephrine neuronal organization. *Brain, Behavior and Evolution*, 35: 49–64.

**Hornby, P. J., Piekut, D. T. und Demski, L. S. (1987)** Localization of immunoreactive tyrosine hydroxylase in the goldfish brain. *The Journal of Comparative Neurology*, 261: 1–14.

**Ito, H. und Kishida, R. (1975)** Organization of the teleostean nucleus rotundus. *Journal of Morphology*, 147: 89–107.

**Ito, H. und Kishida, R. (1977)** Synaptic organization of the nucleus rotundus in some teleosts. *Journal of Morphology*, 151: 397–417.

**Ito, H., Butler, A. B. und Ebbesson, S. O. E. (1980)** An ultrastructural study of the normal synaptic organization of the optic tectum and the degenerating tectal afferents from retina, telencephalon, and contralateral tectum in a teleost, *Holocentrus rufus*. *The Journal of Comparative Neurology*, 191: 639–659.

**Ito, H., Yoshimoto, M., Albert, J. S., Yamane, Y., Yamamoto, N., Sawai, N. und Kaur, A. (1997)** Terminal morphology of two branches arising from a single stem-axon of pretectal (PSm) neurons in the common carp. *The Journal of Comparative Neurology*, 378: 379–388.

**Karoubi, N., Segev, R. und Wullimann, M. F. (2016)** The brain of the archerfish *Toxotes chatareus*: a Nissl-based neuroanatomical atlas and catecholaminergic/cholinergic systems. *Frontiers in Neuroanatomy*, 10: 106.

**Kato, T., Yamada, Y. und Yamamoto, N. (2011)** General visceral and gustatory connections of the posterior thalamic nucleus of goldfish. *The Journal of Comparative Neurology*, 519: 3102–3123.

**Kato, T., Yamada, Y. und Yamamoto, N. (2012)** Ascending gustatory pathways to the telencephalon in goldfish. *The Journal of Comparative Neurology*, 520: 2475–2499.

**Kinoshita, M., Ito, E., Urano, A., Ito, H. und Yamamoto, N. (2006)** Periventricular efferent neurons in the optic tectum of rainbow trout. *The Journal of Comparative Neurology*, 499: 546–564.

**Lauder, G. V. und Liem, K. F. (1983)** The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 150: 95–197.

**Levine, R. L. und Dethier, S. (1985)** The connections between the olfactory bulb and the brain in the goldfish. *The Journal of Comparative Neurology*, 237: 427–444.

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

**Ma, P. M. (2003)** Catecholaminergic systems in the zebrafish. IV. Organization and projection pattern of dopaminergic neurons in the diencephalon. *The Journal of Comparative Neurology*, 460: 13–37.

**Majtánová, Z., Symonová, R., Arias-Rodriguez, L., Sallan, L. und Ráb, P. (2017)** “Holostei versus Halecostomi” problem: insight from cytogenetics of ancient nonteleost actinopterygian fish, bowfin *Amia calva*. *Journal of Experimental Zoology*, 328B: 620–628.

**Meek, J. und Nieuwenhuys, R. (1998)** Holosteans and teleosts. In: Nieuwenhuys, R., ten Donkelaar, H. J. und Nicholson, C. (eds.), *The Central Nervous System of Vertebrates*, vol. 2. Springer-Verlag, Berlin, pp. 759–937.

**Miller, R. J. (1991)** The control of neuronal  $\text{Ca}^{2+}$  homeostasis. *Progress in Neurobiology*, 37: 255–285.

**Mueller, T., Dong, Z., Berberoglu, M. A. und Guo, S. (2011)** The dorsal pallium in zebrafish, *Danio rerio* (Cyprinidae, Teleostei). *Brain Research*, 1381: 95–105.

**Murakami, T., Morita, Y. und Ito, H. (1983)** Extrinsic and intrinsic fiber connections of the telencephalon in a teleost, *Sebastiscus marmoratus*. *The Journal of Comparative Neurology*, 216: 115–131.

**Neary, T. J. und Northcutt, R. G. (1983)** Nuclear organization of the bullfrog diencephalon. *The Journal of Comparative Neurology*, 213: 262–278.

**Nelson, J. S. (2006)** *Fishes of the World*, ed. 4. John Wiley & Sons, Hoboken.

**Nelson, J. S., Grande, T. C. und Wilson, M. V. H. (2016)** *Fishes of the World*, ed. 5. John Wiley & Sons, Hoboken.

**Nieuwenhuys, R. (1998a)** Brachiopterygian fishes. In: Nieuwenhuys, R., ten Donkelaar, H. J. und Nicholson, C. (eds.), *The Central Nervous System of Vertebrates*, vol. 1. Springer-Verlag, Berlin, pp. 655–699.

**Nieuwenhuys, R. (1998b)** Chondrosteian fishes. In: Nieuwenhuys, R., ten Donkelaar, H. J. und Nicholson, C. (eds.), *The Central Nervous System of Vertebrates*, vol. 1. Springer-Verlag, Berlin, pp. 701–757.

**Nieuwenhuys, R. und Bodenheimer, T. S. (1966)** The diencephalon of the primitive bony fish *Polypterus* in the light of the problem of homology. *Journal of Morphology*, 118: 415–449.

**Northcutt, R. G. (2006)** Connections of the lateral and medial divisions of the goldfish telencephalic pallium. *The Journal of Comparative Neurology*, 494: 903–943.

**Northcutt, R. G. (2009)** Phylogeny of nucleus medianus of the posterior tubercle in ray-finned fishes. *Integrative Zoology*, 4: 134–152.

**Northcutt, R. G. und Braford, M. R., Jr. (1984)** Some efferent connections of the superficial pretectum in the goldfish. *Brain Research*, 296: 181–184.

**Northcutt, R. G. und Butler, A. B. (1993)** The diencephalon and optic tectum of the longnose gar, *Lepisosteus osseus* (L.): cytoarchitectonics and distribution of acetylcholinesterase. *Brain, Behavior and Evolution*, 41: 57–81.

**Northcutt, R. G. und Wullimann, M. F. (1988)** The visual system in teleost fishes: morphological patterns and trends. In: Atema, J., Fay, R. R., Popper, A. N. und Tavalga, W. N. (eds.), *Sensory Biology of Aquatic Animals*. Springer-Verlag, New York, pp. 515–552.



**O'Connell, L. A., Fontenot, M. R. und Hofmann, H. A. (2011)** Characterization of the dopaminergic system in the brain of an African cichlid fish, *Astatotilapia burtoni*. *The Journal of Comparative Neurology*, 519: 75–92.

**Ou, R. und Yamamoto, N. (2016)** Forebrain atlas of Japanese jack mackerel *Trachurus japonicus*. *Ichthyological Research*, 63: 405–426.

**Pepels, P. P. L. M., Meek, J., Wendelaar Bonga, S. E. und Balm, P. H. M. (2002)** Distribution and quantification of corticotropin-releasing hormone (CRH) in the brain of the teleost fish *Oreochromis mossambicus* (tilapia). *The Journal of Comparative Neurology*, 453: 247–268.

**Persechini, A., Moncrief, N. D. und Kretsinger, R. H. (1989)** The EF-hand family of calcium-modulated proteins. *Trends in Neurosciences*, 12: 462–467.

**Peter, R. E. und Gill, V. E. (1975)** A stereotaxic atlas and technique for forebrain nuclei of the goldfish, *Carassius auratus*. *The Journal of Comparative Neurology*, 159: 69–101.

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

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

**Portavella, M. und Vargas, J. P. (2005)** Emotional and spatial learning in goldfish is dependent on different telencephalic pallial systems. *European Journal of Neuroscience*, 21: 2800–2806.

**Portavella, M., Vargas, J. P., Torres, B. und Salas, C. (2002)** The effects of telencephalic pallial lesions on spatial, temporal, and emotional learning in goldfish. *Brain Research Bulletin*, 57: 397–399.

**Porter, B. A. und Mueller, T. (2020)** The zebrafish amygdaloid complex – functional ground plan, molecular delineation, and everted topology. *Frontiers in Neuroscience*, 14: 608.

**Pushchina, E. V. (2012)** Morphofunctional and the hodological characteristics of the ascending dopaminergic system of the Amur bitterling (*Rhodeus sericeus*, Cyprinidae). *Neuroscience and Behavioral Physiology*, 42: 521–525.

**Rama Krishna, N. S. und Subhedar, N. (1991)** Cytoarchitectonic pattern of the hypothalamus in the catfish, *Clarias batrachus* (Linn.). *Journal für Hirnforschung*, 32: 289–308.

**Rincón, L., Obando, M. J., Tovar, M. O., Pandolfi, M. und Hurtado, H. (2017)** Topological and histological description of preoptic area and hypothalamus in cardinal tetra *Paracheirodon axelrodi* (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology*, 15: e160145.

**Rink, E. und 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. *The Journal of Comparative Neurology*, 394: 152–170.

**Rink, E. und Wullimann, M. F. (2001)** The teleostean (zebrafish) dopaminergic system ascending to the subpallium (striatum) is located in the basal diencephalon (posterior tuberculum). *Brain Research*, 889: 316–330.

**Roberts, M. G. und Savage, G. E. (1978)** Effects of hypothalamic lesions on the food intake of the goldfish (*Carassius auratus*). *Brain, Behavior and Evolution*, 15: 150–164.

**Rogers, J. H. (1987)** Calretinin: a gene for a novel calcium-binding protein expressed principally in neurons. *The Journal of Cell Biology*, 105: 1343–1353.

**Rooney, D. J., New, J. G., Szabo, T. und Ravaille-Veron, M. (1989)** Central connections of the olfactory bulb in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *Cell and Tissue Research*, 257: 423–436.

**Rowe, J. S. und Beauchamp, R. D. (1982)** Visual responses of nucleus corticalis neurons in the perciform teleost, northern rock bass (*Ambloplites rupestris rupestris*). *Brain Research*, 236: 205–209.

**Rupp, B. und Northcutt, R. G. (1998)** The diencephalon and pretectum of the white sturgeon (*Acipenser transmontanus*): a cytoarchitectonic study. *Brain, Behavior and Evolution*, 51: 239–262.

**Rustamov, E. K. (2006)** Organization of hypothalamic area of diencephalon in the sturgeons. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 42: 342–353.

**Sakamoto, N. und Ito, H. (1982)** Fiber connections of the corpus glomerulosum in a teleost, *Navodon modestus*. *The Journal of Comparative Neurology*, 205: 291–298.

**Santacà, M., Dadda, M. und Bisazza, A. (2021)** The role of visual and olfactory cues in social decisions of guppies and zebrafish. *Animal Behaviour*, 180: 209–217.

**Savage, G. E. und Roberts, M. G. (1975)** Behavioural effects of electrical stimulation of the hypothalamus of the goldfish (*Carassius auratus*). *Brain, Behavior and Evolution*, 12: 42–56.

**Sawai, N., Yamamoto, N., Yoshimoto, M. und Ito, H. (2000)** Fiber connections of the corpus mamillare in a percomorph teleost, tilapia *Oreochromis niloticus*. *Brain, Behavior and Evolution*, 55: 1–13.

**Seto-Ohshima, A. (1994)** Review: calcium-binding proteins in the central nervous system. *Acta Histochemica et Cytochemica*, 27: 93–106.

**Sheldon, R. E. (1912)** The olfactory tracts and centers in teleosts. *The Journal of Comparative Neurology*, 22: 177–339.

**Shimizu, M., Yamamoto, N., Yoshimoto, M. und Ito, H. (1999)** Fiber connections of the inferior lobe in a percomorph teleost, *Thamnaconus (Navodon) modestus*. *Brain, Behavior and Evolution*, 54: 127–146.

**Silva, P. I. M., Martins, C. I. M., Khan, U. W., GjØen, H. M., Øverli, Ø. und Höglund, E. (2015)** Stress and fear responses in the teleost pallium. *Physiology & Behavior*, 141: 17–22.

**Springer, A. D. und Mednick, A. S. (1985)** Retinofugal and retinopetal projections in the cichlid fish *Astronotus ocellatus*. *The Journal of Comparative Neurology*, 236: 179–196.

**Striedter, G. F. (1990a)** The diencephalon of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. I. Nuclear organization. *Brain, Behavior and Evolution*, 36: 329–354.

**Striedter, G. F. (1990b)** The diencephalon of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. II. Retinal, tectal, cerebellar and telencephalic connections. *Brain, Behavior and Evolution*, 36: 355–377.

**Striedter, G. F. und Northcutt, R. G. (1989)** Two distinct visual pathways through the superficial pretectum in a percomorph teleost. *The Journal of Comparative Neurology*, 283: 342–354.

**Terlou, M. und Ekengren, B. (1979)** Nucleus praeopticus and nucleus lateralis tuberis of *Salmo salar* and *Salmo gairdneri*: structure and relationship to the hypophysis. *Cell and Tissue Research*, 197: 1–21.

**Tsutsui, H., Yamamoto, N., Ito, H. und Oka, Y. (2001)** Encoding of different aspects of afferent activities by two types of cells in the corpus glomerulosum of a teleost brain. *Journal of Neurophysiology*, 85: 1167–1177.

**Vanegas, H. und Ebbesson, S. O. E. (1976)** Telencephalic projections in two teleost species. *The Journal of Comparative Neurology*, 165: 181–195.

**Vanegas, H. und Ito, H. (1983)** Morphological aspects of the teleostean visual system: a review. *Brain Research Reviews*, 6: 117–137.

**von Bartheld, C. S. und Meyer, D. L. (1987)** Comparative neurology of the optic tectum in ray-finned fishes: patterns of lamination formed by retinotectal projections. *Brain Research*, 420: 277–288.

**von Bartheld, C. S., Meyer, D. L., Fiebig, E. und Ebbesson, S. O. E. (1984)** Central connections of the olfactory bulb in the goldfish, *Carassius auratus*. *Cell and Tissue Research*, 238: 475–487.

**Wong-Riley, M. T. T. (1989)** Cytochrome oxidase: an endogenous metabolic marker for neuronal activity. *Trends in Neurosciences*, 12: 94–101.

**Wullimann, M. F. (1987)** The hypothalamic, ventricular channel-system and its phylogenetic distribution among fishes. In: Kullander, S. O. und Fernholm, B. (eds.), Proceedings, V Congress of European Ichthyologists. Swedish Museum of Natural History, Stockholm, pp. 65–72.

**Wullimann, M. F. (1998)** The central nervous system. In: Evans, D. H. (ed.), The Physiology of Fishes, ed. 2. CRC Press, Boca Raton, pp. 245–282.

**Wullimann, M. F. und Meyer, D. L. (1990)** Phylogeny of putative cholinergic visual pathways through the pretectum to the hypothalamus in teleost fish. *Brain, Behavior and Evolution*, 36: 14–29.

**Wullimann, M. F. und Meyer, D. L. (1993)** Possible multiple evolution of indirect telencephalo-cerebellar pathways in teleosts: studies in *Carassius auratus* and *Pantodon buchholzi*. *Cell and Tissue Research*, 274: 447–455.

**Wullimann, M. F. und Northcutt, R. G. (1990)** Visual and electrosensory circuits of the diencephalon in mormyrids: an evolutionary perspective. *The Journal of Comparative Neurology*, 297: 537–552.

**Wullimann, M. F. und Vernier, P. (2007)** Evolution of the nervous system in fishes. In: Kaas, J. H. (ed.), *Evolution of Nervous Systems: A Comprehensive Reference*, vol. 2: Non-Mammalian Vertebrates, ed. 1. Elsevier, Amsterdam, pp. 39–60.

**Wullimann, M., Finck, W. und Senn, D. G. (1984)** A hypothalamic channel-system in the inferior lobes of a trigger-fish (*Rhinecanthus aculeatus*, Balistidae). *Experientia*, 40: 725–727.

**Wullimann, M. F., Meyer, D. L. und Northcutt, R. G. (1991)** The visually related posterior pretectal nucleus in the non-percomorph teleost *Osteoglossum bicirrhosum* projects to the hypothalamus: a Dil study. *The Journal of Comparative Neurology*, 312: 415–435.

**Xue, H.-G., Yamamoto, N., Yoshimoto, M., Yang, C.-Y. und Ito, H. (2001)** Fiber connections of the nucleus isthmi in the carp (*Cyprinus carpio*) and tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Brain, Behavior and Evolution*, 58: 185–204.

**Xue, H.-G., Yamamoto, N., Yang, C.-Y., Kerem, G., Yoshimoto, M., Imura, K. und Ito, H. (2003)** Fiber connections of the torus longitudinalis and optic tectum in holocentrid teleosts. *The Journal of Comparative Neurology*, 462: 194–212.

**Yamamoto, N. (2017)** Adaptive radiation and vertebrate brain diversity: cases of teleosts. In: Shigeno, S., Murakami, Y. und Nomura, T. (eds.), *Brain Evolution by Design: From Neural Origin to Cognitive Architecture*. Springer Japan KK, Tokyo, pp. 253–271.

**Yamamoto, N. und Ito, H. (2005)** Fiber connections of the anterior preglomerular nucleus in cyprinids with notes on telencephalic connections of the preglomerular complex. *The Journal of Comparative Neurology*, 491: 212–233.

**Yamamoto, N. und Ito, H. (2008)** Visual, lateral line, and auditory ascending pathways to the dorsal telencephalic area through the rostrolateral region of the lateral preglomerular nucleus in cyprinids. *The Journal of Comparative Neurology*, 508: 615–647.

**Yamamoto, K., Bloch, S. und Vernier, P. (2017)** New perspective on the regionalization of the anterior forebrain in *Osteichthyes*. *Development, Growth & Differentiation*, 59: 175–187.

**Yáñez, J., Souto, Y., Piñeiro, L., Folgueira, M. und Anadón, R. (2017)** Gustatory and general visceral centers and their connections in the brain of adult zebrafish: a carbocyanine dye tract-tracing study. *The Journal of Comparative Neurology*, 525: 333–362.

**Yáñez, J., Suárez, T., Quelle, A., Folgueira, M. und Anadón, R. (2018)** Neural connections of the pretectum in zebrafish (*Danio rerio*). *The Journal of Comparative Neurology*, 526: 1017–1040.

**Yáñez, J., Folgueira, M., Lamas, I. und Anadón, R. (2022)** The organization of the zebrafish pallium from a hodological perspective. *The Journal of Comparative Neurology*, 530: 1164–1194.

**Yang, C.-Y., Yoshimoto, M., Xue, H.-G., Yamamoto, N., Imura, K., Sawai, N., Ishikawa, Y. und Ito, H. (2004)** Fiber connections of the lateral valvular nucleus in a percomorph teleost, tilapia (*Oreochromis niloticus*). *The Journal of Comparative Neurology*, 474: 209–226.

**Yang, C.-Y., Xue, H.-G., Yoshimoto, M., Ito, H., Yamamoto, N. und Ozawa, H. (2007)** Fiber connections of the corpus glomerulosum pars rotunda, with special reference to efferent projection pattern to the inferior lobe in a percomorph teleost, tilapia (*Oreochromis niloticus*). *The Journal of Comparative Neurology*, 501: 582–607.

**Yoshimoto, M. und Ito, H. (1993)** Cytoarchitecture, fiber connections, and ultrastructure of the nucleus pretectalis superficialis pars magnocellularis (PSm) in carp. *The Journal of Comparative Neurology*, 336: 433–446.

**Yoshimoto, M. und Yamamoto, N. (2010)** Ascending general visceral sensory pathways from the brainstem to the forebrain in a cichlid fish, *Oreochromis (Tilapia) niloticus*. *The Journal of Comparative Neurology*, 518: 3570–3603.

**Yoshimoto, M., Albert, J. S., Sawai, N., Shimizu, M., Yamamoto, N. und Ito, H. (1998)** Telencephalic ascending gustatory system in a cichlid fish, *Oreochromis (Tilapia) niloticus*. *The Journal of Comparative Neurology*, 392: 209–226.