

**Vergleichende Untersuchungen am optischen System  
von Fluß- und Höhlenform des  
Silbersalmlers *Astyanax mexicanus* (Characidae, Teleostei):  
Faserdarstellung mit Hilfe fluoreszierender Carbocyanine**

**Von dem Fachbereich Biologie  
der Universität Hannover  
zur Erlangung des Grades einer**

**DOKTORIN DER NATURWISSENSCHAFTEN  
- Dr. rer. nat. -**

**genehmigte DISSERTATION**

**von  
Dipl.-Biol. Charlotte Natke  
geboren am 14.08.1960 in Bremen**

**1999**

Referent : Prof. Dr. K. Wächtler  
Korreferent : Prof. Dr. W. Meyer  
Tag der Promotion: 31.05.1999

## Abstrakt

**Schlagworte:** Teleostei - diencephale Cytoarchitektur - retinale Projektionen

In der Fluß- und Höhlenform des Silbersalmlers *Astyanax mexicanus* wurden die diencephale Cytoarchitektur, prätectale Faserverbindungen sowie retinale Projektionen histologisch und hodologisch untersucht. Die Ergebnisse bei Fluß- und Höhlenfisch wurden miteinander sowie mit bestehenden Informationen aus der Literatur über Ostariophysi, Teleostei und Actinopterygii verglichen. Im Vergleich zum Flußfisch ist das Gehirn des Höhlenfisches insgesamt kleiner und, wie bereits bei anderen cavernicolen Fischen beobachtet wurde, sind der optische Nerv, die optischen Trakte sowie das Tectum mesencephali reduziert. Das Diencephalon der Höhlenform ist im Vergleich zur Flußform durch den Verlust des Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis sowie eine cytoarchitektonische Veränderung und Hypertrophierung des Nucleus anterior des dorsalen Thalamus gekennzeichnet. Die veränderte Morphologie im Nucleus anterior thalami könnte mit kompensatorischen Funktionen zum fehlenden optischen Orientierungssinn in Zusammenhang stehen. Außengruppenvergleiche zeigen, daß das Fehlen des Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis bei der Höhlenform bzw. seine einfache und ungefaltete morphologische Struktur bei der Flußform vermutlich ein apomorphes Merkmal innerhalb der Ostariophysi ist. Dil-Applikationen in das caudale Cerebellum markieren in beiden Salmlerformen identische afferente und efferente Zielgebiete. Im Prätectum sind Neurone des Nucleus praetectalis centralis, Nucleus opticus accessorius dorsalis, der eine große caudale Ausdehnung aufweist, und Nucleus opticus accessorius ventralis, der cytoarchitektonisch aufgrund seiner geringen Größe nicht identifiziert werden konnte, retrograd gefärbt. Weitere cerebelläre Afferenzen sind in den an der visuellen Verschaltung beteiligten Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis und Nucleus isthmi zu sehen. Dil-Applikationen in den Lobus inferior hypothalami markieren in beiden Phänotypen Neurone des großen Nucleus praetectalis posterior. Fluoreszenzmarkierungen des Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis bei der Flußform färben Efferenzen im ipsi- und contralateralen Nucleus praetectalis posterior und Afferenzen im Tectum mesencephali und Nucleus isthmi. Im Vergleich mit den Informationen aus der Teleosteerliteratur weisen die Ergebnisse der hodologischen Untersuchungen zusammen mit der cytoarchitektonischen Analyse auf eine „intermediäre“ prätectale Organisation und Verschaltung bei beiden *Astyanax mexicanus*-Formen hin, die vermutlich dem plesiomorphen Zustand der Teleosteer entspricht. Eine Ausnahme stellt die einfache Struktur des Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis dar, die als „simples“ Merkmal des reduzierten Cyprinidenmusters zu werten ist. Somit bestätigen die Untersuchungen die sekundäre Vereinfachung des Prätectum bei Cypriniden, der nächsten Außengruppe der Characiden innerhalb der Ostariophysi. Contralaterale optische Projektionen sind in beiden Fischformen in der präoptischen Region, im ventralen und dorsalen Thalamus, im Prätectum einschließlich der akzessorischen optischen Nuclei und des Nucleus corticalis, im Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis des Synencephalon sowie in Schichten des Tectum mesencephali zu sehen. Im Flußfisch sind zusätzliche Terminationsgebiete im Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis und Stratum opticum des ventrolateralen Tectum mesencephali lokalisiert, die beim Höhlenfisch wahrscheinlich durch den vermutlich funktionslosen retinalen Eingang verloren gingen. Der Verlust des Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis der Höhlenform wird ebenfalls mit fehlendem retinalen Eingang in Verbindung gebracht. Fast alle contralateralen optischen Projektionen zeigen korrespondierende ipsilaterale Fasern und Endigungen mit der Ausnahme eines Terminationsgebietes im Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis, den akzessorischen optischen Nuclei und dem ventrolateralen mesencephalen Tectum bei der Höhlenform. Die ipsilateralen optischen Projektionen des Höhlenfisches sind individuell unterschiedlich intensiv gefärbt. Dies scheint die bereits phänotypisch erkennbare Variabilität dieser Fischform zu bestätigen. Grundsätzlich sind die optischen Fasersysteme bei der Höhlenform aber erhalten geblieben. Die Ergebnisse der Sehnervmarkierung werden ausführlich in einem phylogenetischen Kontext betrachtet.

## Abstract

**Key words:** teleost - diencephalic cytoarchitecture - retinal projections

In river and cave forms of the silvercharacid *Astyanax mexicanus* diencephalic cytoarchitecture, pretectal connections and retinal projections were studied both histologically and hodologically. The results in river and cave fish were compared with each other and with existing informations in the literature on ostariophysii, teleostei and actinopterygii. Compared with the river fish the brain of the cave fish is altogether smaller and as already observed in other cavernicolous fishes, the optic nerve, optic tracts as well as the tectum mesencephali are reduced. The diencephalon of the cave form is compared to the river form characterized by a loss of the nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis and a cytoarchitectonical alteration and hypertrophy of the nucleus anterior of the dorsal thalamus. The changed morphology of the nucleus anterior thalami is likely due to functions compensating the absence of optic orientation. Outgroup comparison show that the lack of the nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis in the cave fish or its simple unpleated morphological structure in river fish are an apomorphic feature within ostariophysii, presumably. Dil applications into the caudal cerebellum label identical afferent and efferent target areas in both characids. In the pretectum neurons of the nucleus praetectalis centralis, the nucleus opticus accessorius dorsalis, which shows a large caudal extension, and the nucleus opticus accessorius ventralis, which couldn't be identified cytoarchitectonically due to its small size, were labeled retrogradely. Further cerebellar afferents are seen in nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis and nucleus isthmi, which are involved in visual circuits. Dil applications into the lobus inferior hypothalami label neurons of the large nucleus praetectalis posterior in both phenotypes. Fluorescence tracing of nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis in the river form labels efferents in the ipsi- and contralateral nucleus praetectalis posterior and afferents in the tectum mesencephali and nucleus isthmi. Compared with informations from the literature the results of hodological examinations together with cytoarchitectonical analysis indicate a pretectal organization and connectivity of the „intermediate“ type in both *Astyanax mexicanus* forms, which is likely a plesiomorphic condition in teleosts. One exception presents the simple structure of the nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis, which is classified as a „simple“ feature of the reduced pattern of cyprinids. Thus the investigations confirm the secondary reduction of the pretectum in cyprinids, which are the next outgroup of characids within the ostariophysines. Contralateral optic projections in both fish forms are seen in the preoptic region, ventral and dorsal thalamus, pretectum including accessory optic nuclei and nucleus corticalis, nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis of the synencephalon as well as in layers of the tectum mesencephali. In the river fish additional terminal fields are located in the nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis and stratum opticum of the ventrolateral tectum mesencephali, which were probably lost in the cave fish as a result of the supposed none functional retinal input. The loss of nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis in the cave form seems to be also connected with the absence of retinal input. Mostly all of the contralateral optic projections show corresponding ipsilateral fibers and terminals with the exception of a terminal field in the nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis, the accessory optic nuclei and ventrolateral mesencephalic tectum in cave form. Ipsilateral optic projections in cave fish vary individually in the intensity of staining. This appears to confirm the already phenotypically noticeable variability. In general the optic fiber system in the cave fish is conserved. The results of optic nerve labelling are discussed in a phylogenetic context.

## Inhaltsverzeichnis

	Seite
<b>Abstrakt</b> .....	<b>3</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>4</b>
<b>Abkürzungsverzeichnis</b> .....	<b>8</b>
<b>1 Einleitung</b> .....	<b>12</b>
1.1 Hintergründe und Zielsetzung der vorliegenden Untersuchungen.....	12
1.2 .Das Gehirn und das visuelle System der Teleosteer.....	17
1.2.1 Das Gehirn.....	18
1.2.2 Das visuelle System.....	25
1.2.3 Prätectales Organisations- und Verschaltungsmuster.....	27
1.3 Das Versuchstier <i>Astyanax mexicanus</i> .....	29
1.3.1 Systematik und Ökologie.....	29
1.3.2 Bisherige Untersuchungen an <i>Astyanax mexicanus</i> .....	31
<b>2 Material und Methoden</b> .....	<b>36</b>
2.1 Die Versuchstiere.....	36
2.1.1 Herkunft der Versuchstiere.....	36
2.1.2 Hälterung der Versuchstiere.....	36
2.1.3 Zucht und Aufzucht von <i>Astyanax mexicanus</i> .....	37
2.1.4 Die verwendeten Tiere.....	38
2.2 Untersuchungen zum optischen System.....	38
2.2.1 Gewebepreparation.....	38
2.2.1.1 Narkose.....	38
2.2.1.2 Perfusion.....	39
2.2.1.3 Gewebeentnahme und Fixierung.....	39
2.2.2 Histologische Untersuchungen.....	40
2.2.2.1 Gesamtansichten der Gehirne.....	40
2.2.2.2 Entkalkung.....	41
2.2.2.3 Entwässerung und Paraffineinbettung.....	41
2.2.2.4 Erstellung von Paraffinschnittserien.....	41
2.2.2.5 Färbung und Lagerung der gefärbten Schnitte.....	42
2.2.2.6 Auswertungsverfahren und Dokumentation.....	43
2.2.3 Hodologische Untersuchungen.....	44

	<b>Seite</b>
2.2.3.1 Dil als neuronaler Tracer.....	44
2.2.3.2 Dil-Applikation und Applikationsorte.....	45
2.2.3.3 Inkubation.....	46
2.2.3.4 Gewebeentnahme, Einbettung und Vibratomschnitte.....	47
2.2.3.5 Auswertungsverfahren und Dokumentation.....	48
<b>3 Ergebnisse.....</b>	<b>49</b>
3.1 Die Versuchstiere.....	49
3.2 Gehirnanalysen der <i>Astyanax mexicanus</i> -Populationen.....	50
3.2.1 Zusammenfassung.....	56
3.3 Cytoarchitektur.....	57
3.3.1 Das Diencephalon.....	57
3.3.2 Das Mesencephalon.....	85
3.3.3 Zusammenfassung.....	89
3.4 Prätektales Organisations- und Verschaltungsmuster.....	90
3.4.1 Efferenzen und Afferenzen des Cerebellum.....	91
3.4.2 Verbindungen des Lobus inferior hypothalami.....	100
3.4.3 Darstellung der Neurone des Nucleus corticalis.....	103
3.4.4 Prätektale Verbindungen des Nucleus praetectalis superficialis pars.....	104
parvocellularis der Flußform	
3.4.5 Zusammenfassung.....	105
3.5 Retinale Projektionen bei <i>Astyanax mexicanus</i> .....	106
3.5.1 Retinale Projektionen der Flußform.....	106
3.5.2 Retinale Projektionen der Höhlenform.....	116
3.5.3 Zusammenfassung.....	125
<b>4 Diskussion.....</b>	<b>129</b>
4.1 Versuchstiere.....	129
4.2 Neuroanatomie bei <i>Astyanax mexicanus</i> .....	131
4.2.1 Gehirnaufbau.....	131
4.2.2 Diencephale Kerngebiete.....	134
4.2.3 Prätektale Organisation und Verschaltung.....	147
4.3 Retinale Projektionen.....	148
4.4 Schlußfolgerungen.....	159
<b>5 Literaturverzeichnis.....</b>	<b>162</b>

---

	<b>Seite</b>
<b>6 Anhang</b> .....	<b>176</b>
6.1 Verzeichnis der verwendeten Reagenzien.....	176
6.2 Verzeichnis der verwendeten Lösungen.....	177
6.3 Verzeichnis der verwendeten Verbrauchsmaterialien.....	178
6.4 Verzeichnis der verwendeten Geräte.....	178
<b>Eidesstattliche Versicherung</b> .....	<b>179</b>
<b>Danksagung</b> .....	<b>180</b>
<b>Wissenschaftlicher Werdegang</b> .....	<b>181</b>

## Abkürzungsverzeichnis

### Allgemeine Abkürzungen

Abb.	Abbildung
abs.	absolut
d	Tag (engl., day)
h	Stunde(n) (engl., hour)
icv.	intrazerebroventrikulär (engl., intracerebroventricular)
l	Liter
m	Meter
M	Molarität (mol/l)
mg	Milligramm
MG	Molekulargewicht
µg	Mikrogramm
µl	Mikroliter
min.	Minute(n)
ml	Milliliter
mm	Millimeter
n	Anzahl der Tiere
PBS	phosphatgepufferte Salzlösung (engl., phosphat buffered solution)
PFA	Paraformaldehyd
Rt	Raumtemperatur
sec	Sekunde(n)
Tab.	Tabelle
ZNS	Zentralnervensystem

### Abkürzungen der Strukturen des Nervensystems

A	Nucleus anterior thalami
AC	Tractus cerebellaris anterior
AOT	akzessorischer optischer Trakt
ATN	Nucleus tuberis anterior
AxOT	axialer optischer Trakt
BC	Brachium conjunctivum
BO	Bulbus olfactorius
C	Nucleus corticalis
Cant	Commissura anterior
CC	Crista cerebellaris



---

CCe	Corpus cerebelli
Ce	Cerebellum
Chab	Commissura habenularum
Chor	Commissura horizontalis
CM	Corpus mamillare
CO	Chiasma opticum
CP	Nucleus centralis posterior thalami
CPN	Nucleus praetectalis centralis
Cpop	Commissura postoptica (Commissura supraoptica)
Cpost	Commissura posterior
Ctec	Commissura tecti (Commissura intertectalis)
D	Area dorsalis telencephali
DAO	Nucleus opticus accessorius dorsalis
DIL	Nucleus diffusus lobi inferioris hypothalami
DiV	Ventriculus diencephali
DOT	dorsaler optischer Trakt
DP	Nucleus dorsalis posterior thalami
DTN	Nucleus tegmentalis dorsalis
E	Epiphyse (Corpus pineale, Pinealorgan)
EG	Eminentia granularis
ENd	Nucleus entopeduncularis pars dorsalis
ENv	Nucleus entopeduncularis pars ventralis
Ep	Ependym
EW	Nucleus Edinger-Westphal
FR	Fasciculus retroflexus (Tractus habenulo-interpeduncularis)
G	Nucleus glomerulosus
H	Hypophyse
Had	Nucleus habenularis dorsalis
Hav	Nucleus habenularis ventralis
Hd	Nucleus periventricularis hypothalami, zona dorsalis
Hv	Nucleus periventricularis hypothalami, zona ventralis
Hyp	Hypothalamus
I	Nucleus intermedius thalami
IO	Olivia inferior
LCa	Lobus caudalis cerebelli
LFB	Fasciculus lateralis telencephali
LH	Nucleus lateralis hypothalami
LI	Lobus inferior hypothalami
LLF	Fasciculus longitudinalis lateralis (Lemniscus lateralis)

---

LR	Recessus lateralis
MFB	Fasciculus medialis telencephali
MLF	Fasciculus longitudinalis medialis
MO	Medulla oblongata
MOT	medialer optischer Trakt
NI	Nucleus isthmi
NLV	Nucleus lateralis valvulae
NMLF	Nucleus fasciculi longitudinalis medialis
NO	Nervus opticus
NT	Nucleus taeniae
NII	Nervus opticus
N.III	Nucleus nervi oculomotorii
N.IV	Nucleus nervi trochlearis
ON	Nervus opticus
OT	Tractus opticus
P	Nucleus posterior thalami
PCN	Nucleus paracommissuralis
PG	Area praeglomerulosa
PGa	Nucleus praeglomerulosus anterior
PGl	Nucleus praeglomerulosus lateralis
PGm	Nucleus praeglomerulosus medialis
PM	Nucleus praeopticus magnocellularis
PO	Nucleus praetectalis posterior
PPa	Nucleus praeopticus parvocellularis pars anterior
PPd	Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis
PPp	Nucleus praeopticus parvocellularis pars posterior
PPv	Nucleus praetectalis periventricularis pars ventralis
PSi	Nucleus praetectalis superficialis pars intermedius
PSm	Nucleus praetectalis superficialis pars magnocellularis
PSp	Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis
PTN	Nucleus tuberis posterior
R	Retina
RV	Ventriculus rhombencephali
SAC	Stratum album centrale
SC	Nucleus suprachiasmaticus
SCO	Organum subcommissurale
SD	Saccus dorsalis
SGC	Stratum griseum centrale
SFGS	Stratum fibrosum et griseum superficiale

---

SM	Stratum fibrosum marginale
SO	Stratum opticum
SPV	Stratum periventriculare
TC	Tela chorioidea
Tel	Telencephalon
TelV	Ventriculi telencephali
TeM	Tectum mesencephali
TeV	Ventriculi tectalis
TGN	Nucleus gustatorius tertius
TL	Torus longitudinalis
TLa	Torus lateralis
TM	Tectum mesencephali
TMCa	Tractus mesencephalocerebellaris anterior
TPM	Tractus praetectomamillaris
TPp	Nucleus periventricularis tuberculi posterioris
TS	Torus semicircularis
V	Area ventralis telencephali
VAO	Nucleus opticus accessorius ventralis
Vas	Lacuna vasculosa areae postremae
VL	Nucleus ventrolateralis thalami
VM	Nucleus ventromedialis thalami
VOT	ventraler optischer Trakt
Vp	Area ventralis telencephali, Nucleus postcommissuralis
ZL	Zona limitans diencephali
V	Nervus trigeminus
VI	Nervus abducens
VII	Nervus facialis
VIII	Nervus octavus
IX	Nervus glossopharyngeus
X	Nervus vagus

## 1 Einleitung

### 1.1 Hintergründe und Zielsetzung der vorliegenden Untersuchungen

Das Gehirn hat im Laufe der Evolution eine äußerst komplexe strukturelle und funktionelle Differenzierung erfahren. Innerhalb der verschiedenen Wirbeltiergruppen läßt sich eine voneinander unabhängige parallele Zunahme und Komplizierung des gesamten Gehirnes oder einzelner Hirnteile feststellen. Veränderte Umweltbedingungen können auch zu sekundären Vereinfachungen führen (regressive Evolution). Viele Autoren sehen in den verschiedenen Differenzierungsgraden eine phylogenetische Rangfolge. Arbeiten der vergangenen 20 Jahre zeigten aber, daß innerhalb der Vertebraten alle Differenzierungsgrade nebeneinander gefunden werden. Einigen Untersuchungen liegt die kladistische Methodik zur Rekonstruktion evolutionär bedingter Änderungen in der Gehirnorganisation zugrunde (Northcutt 1984 und 1985, Fritzsich 1988, McCormick 1988, Northcutt und Wullimann 1988, Wilczynski 1988, Wullimann und Northcutt 1988 und 1990, Striedter und Northcutt 1989, Striedter 1990a, b und 1991). Durch diese Arbeiten wurde deutlich, daß Zellgruppen in ihrer Größe und Komplexität sowohl zu- als auch abnehmen und während der Evolution auch gänzlich verloren gehen können. Ebenso können phylogenetisch „neue“ oder abgeleitete (apomorphe) Verbindungen zu anderen Zellgruppen entstehen und/oder „primitive“ bzw. ursprüngliche (plesiomorphe) Verbindungen während der Entwicklung verschwinden. Die Leistungen des Zentralnervensystems werden gewährleistet durch Eigenschaften und Anzahl der Neurone, die in den einzelnen Vertebratengruppen unterschiedlich strukturiert, organisiert, lokalisiert und verschaltet sind. Diese Nervenzellen konzentrieren ihre Zellkörper oft in Kerngebieten (Nuclei) und sind durch ihre Fortsätze mit anderen Nervenzellen bzw. Nuclei funktionell verbunden. Während sich die deskriptive Neuroanatomie vor allem mit der Erforschung von Struktur und Verknüpfung von Neuronen und den aus ihnen zusammengesetzten Zellkomplexen (Ganglien, Sinnesorgane, Nuclei, Gehirne) beschäftigt, bezieht die funktionelle Neuroanatomie verstärkt die Verarbeitung und vor allem die Weiterleitung von Informationen aus der Umwelt mit ein.

Das visuelle System ist das inzwischen am besten untersuchte Funktionssystem und wurde in jeder Vertebratengruppe beschrieben. An dem höchst komplexen Vorgang des Sehens sind bei allen Wirbeltieren primär das Auge und über seine Verbindungen (optische Nerven) die die Information weiterverarbeitenden Kerngebiete innerhalb des Gehirns beteiligt. Hier erfolgt auch die Integration weiterer sensorischer Information, Gedächtnisinhalte, Motivation usw. sowie die Beeinflussung der Effektoren.

Auch bei der größten Wirbeltiergruppe, den Fischen, wurde das optische System intensiv untersucht. Über 99% der Fische gehören zu den Strahlenflossern (Actinopterygii), von denen die Teleostei mit über 23000 Arten mehr als die Hälfte aller existierenden Vertebraten und ihre größte und variationsreichste Gruppe darstellen (Nelson 1994). Abb. 1.1 stellt die Verwandtschaftsverhältnisse der Knochenfische (Osteichthyes) nach Lauder und Liem (1983) dar. Die systematischen Beziehungen basieren auf kladistischen Untersuchungen und funktionell-anatomischen Arbeiten. Die große Artenvielfalt der Strahlenflosser spiegelt sich nicht nur in ihrem Erscheinungsbild, ihren Verhaltensweisen und Spezialisierungen wider sondern auch in den entsprechenden Gehirnstrukturen. So weisen viele dieser Fische - außer einigen Gehirnbesonderheiten wie den einzigartigen Mauthnerzellen im Hirnstamm oder den Besitz zusätzlicher, hochdifferenzierter zentraler Kerngebiete bei Arten mit elektrischen Organen - ein besonders hochspezialisiertes Mittelhirndach (Tectum mesencephali) auf, das bei allen Craniaten, mit Ausnahme der Säuger, das Hauptzentrum visueller Eingänge und deren Verarbeitung darstellt. Bei einigen Fischen lassen sich bis zu 15 Schichten (Northcutt 1983) im Tectum differenzieren.

Die Grundlage für Untersuchungen am optischen System sind vorangegangene Interpretationen neuroanatomischer und cytoarchitektonischer Befunde der jeweils betrachteten Gehirne. Die zentrale Anatomie des Teleostergehirns einschließlich seiner cytologischen Architektur wurde bereits an verschiedenen Fischen ausführlich untersucht und beschrieben (s. Abschnitt 1.2). Innerhalb der Actinopterygier wurden die meisten neuroanatomischen und cytoarchitektonischen Untersuchungen, ebenso wie die folgenden Darstellungen optischer Projektionen, vor allem an Teleostei vorgenommen.

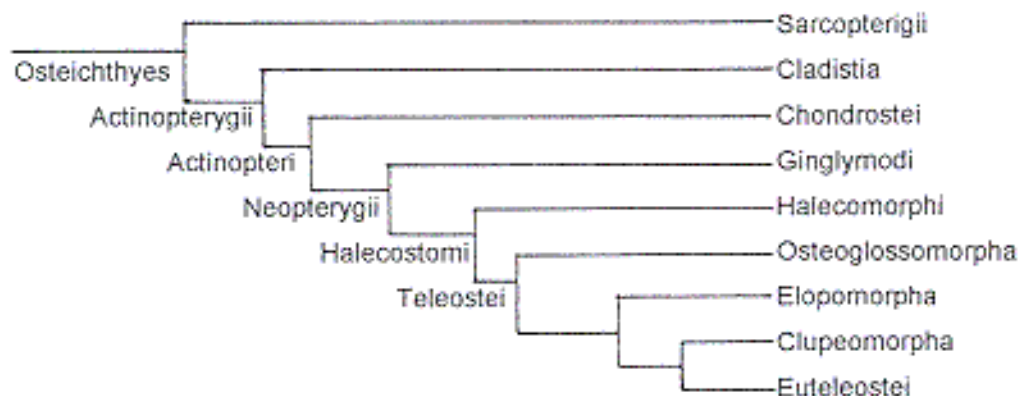


Abb. 1.1 Verwandtschaftsverhältnis der Osteichthyes. Modifiziert nach Lauder und Liem (1983).

Durch die Entwicklung immer präziserer Techniken zur Darstellung neuronaler Verbindungen nahmen die Informationen über die Organisation des Wirbeltiergehirns in den letzten 20 Jahre so sehr zu, daß inzwischen auch auf der Ebene des Zentralnervensystems Rückschlüsse auf die phylogenetische Entwicklung der einzelnen Teleosteergruppen gezogen werden können. So können zentrale Nuclei durch die Darstellung ihrer funktionellen Verbindungen zusätzlich zu ihrer Topographie identifiziert und charakterisiert werden und lassen durch vergleichende Untersuchungen Rückschlüsse auf die Evolution des Nervensystems zu. Für die vergleichende Analyse geben funktionell-anatomische Untersuchungen (Markierung von Neuronen) sogar deutlichere Hinweise als frühere, rein deskriptive Arbeiten. Diese neueren hodologischen Ergebnisse führten auch zu einer Modifikation der älteren Terminologie, indem durch den Nachweis identischer Verschaltung homologe Kerngebiete identifiziert werden konnten. Eine ausführliche Beschreibung der retinalen Projektionen zum Diencephalon bei verschiedenen Teleosteen wurde bisher von Northcutt und Wullimann (1988) zusammengestellt und Medina et al. (1993) geben eine genaue Zusammenfassung der Untersuchungen über das visuelle System verschiedener Fische.

Die bisher durchgeführten Untersuchungen über primäre und sekundäre optische Verbindungen haben die große Diversität des optischen Systems der Fische und ihre Gemeinsamkeiten gezeigt. Während die präoptische Region nur eine geringe Variabilität aufweist, ist das Zwischenhirn (Diencephalon), besonders das Prätectum, durch eine ungeheuere Vielfalt an Kerngebieten gekennzeichnet. Diese Variabilität führt zu erheblichen Schwierigkeiten im Verständnis der Struktur und Funktion des visuellen Systems der Fische und in der Interpretation seiner Phylogenese. Verständnisschwierigkeiten kommen auch durch eine nicht einheitlich verwendete Nomenklatur zustande, die, ohne die Phylogenese zu berücksichtigen, dieselben Begriffe für verschiedene Nuclei in den unterschiedlichen Vertebratengruppen benutzt. Eine weitere Schwierigkeit, die publizierten Daten zu einem Gesamtbild der einzelnen Fasersysteme im Diencephalon der Teleosteer zusammenzufügen, besteht darin, daß in kaum einer Arbeit eine detaillierte cytoarchitektonische Analyse der beteiligten Zellgruppen vorgenommen wurde. Dadurch ist es sehr schwer festzustellen, ob sich die Untersuchungen, die sowohl an unterschiedlichen Spezies als auch innerhalb derselben Spezies von unterschiedlichen Arbeitsgruppen durchgeführt wurden, auf homologe Strukturen beziehen.

Wullimann und Meyer (1990) und Wullimann et al. (1991a, b) faßten die Variationen der Anzahl, Größe und Lage der Kerngebiete des Prätectum der Teleosteer aufgrund morphologischer und histochemischer Untersuchungen in drei Hauptmustern prätectal-nucleärer Organisation zusammen (s. Abschnitt 1.2.3), deren systematische Verteilung innerhalb der Teleosteer, zumindest für einige

Spezies, inzwischen etabliert zu sein scheint. Die Verbindungen dieser prätectalen Nuclei wurden von Sakamoto und Ito (1982), Murakami et al. (1986), Striedter und Northcutt (1989), Wullimann und Northcutt (1989), Wullimann et al. (1991a, b) und Rink und Wullimann (1998) dargestellt (s. Abschnitt 1.2.3). Innerhalb der Ostariophysy (Abb. 1.2) wurde die visuelle, prätectale Verschaltung bisher nur an Vertretern der Cypriniformes untersucht und repräsentiert hier, wie Außengruppenvergleiche zeigen, ein sekundär vereinfachtes Muster (s. Abschnitt 1.2.3). Retinale Projektionen hingegen wurden mit unterschiedlichen Methoden, außer an vielen Cypriniformes vor allem an Siluriformes sowie zwei Vertretern der Characiformes dargestellt (Übersicht bei Medina et al. 1993), so daß inzwischen für diese Gruppe bezüglich visueller Eingänge eine relativ große Datenmenge vorliegt.

Um weitere Daten für eine phylogenetische Analyse des optischen Systems und der damit verbundenen diencephalen Nuclei innerhalb der Ostariophysy zu liefern, wurden in der vorliegenden Arbeit die retinalen Projektionen des Characiden *Astyanax mexicanus* untersucht. Der Silbersalmmler *Astyanax mexicanus* ist aufgrund mehrerer Faktoren ein geeignetes Tier für diese Untersuchung. Er ist der einzige Vertreter innerhalb der Fische, der mehrere Höhlenformen gebildet hat, mit denen er noch fertil kreuzbar geblieben ist. Während sich die Flußform vorwiegend optisch als Raub- und Schwarmfisch orientiert, sind bei den Höhlenformen die Augenausprägung und die Körperpigmentierung reduziert, und sie unterscheiden sich in weiteren morphologischen, physiologischen und ethologischen Merkmalen von der Flußform (s. Abschnitt 1.3.2). Das parallele Vorkommen der ancestralen und cavernicolen Form einer Spezies stellt eine einzigartige natürliche Möglichkeit dar, Reduktionen am visuellen System einschließlich damit möglicherweise einhergehender cytoarchitektonischer Umstrukturierungen und Änderungen retinaler Verbindungen zu untersuchen.

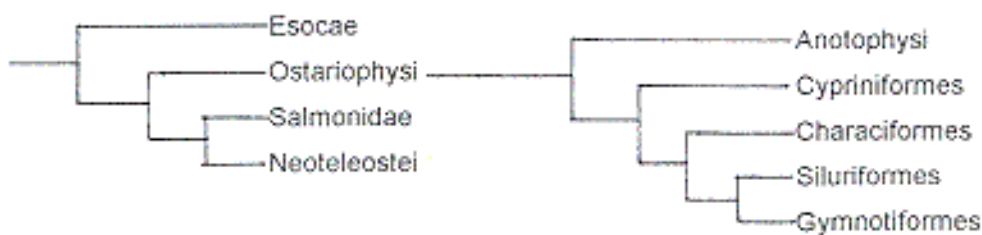


Abb. 1.2 Vereinfachte Verwandtschaftsverhältnis der Euteleostei und Ostariophysy. Modifiziert nach Lauder und Liem (1983).

Innerhalb der Characiformes wurden bisher unter Verwendung autoradiographischer und degenerativer Techniken die visuellen Projektionen von *Serrasalmus niger* (Ebbesson und Ito 1980) und der Fluß- und Höhlenform des *Astyanax mexicanus* (Voneida und Sligar 1976) untersucht. Die in der vorliegenden Arbeit weiterführende Untersuchung der optischen Verbindungen bei *Astyanax mexicanus* ist aus folgenden Gründen sinnvoll:

1. Die retinalen Projektionen in *Astyanax mexicanus* sollen mit einer weiteren Methode, der Dil-Technik, untersucht werden. Diese Tracingmethode wurde bereits in vielen Untersuchungen über das visuelle System von Teleosteen angewendet und ist durch ihre gesteigerte Empfindlichkeit, die zu deutlicheren und differenzierteren Resultaten führt, älteren Methoden überlegen. Die erneute Untersuchung der retinalen Projektionen des Silbersalmlers dient somit der Überprüfung, Ergänzung und Korrektur der bereits erhobenen Befunde.
2. Seit der Untersuchung der retinalen Projektionen bei *Astyanax mexicanus* durch Voneida und Sligar (1976) sind etliche Daten bezüglich der Neuroanatomie und des visuellen Systems hinzugekommen, so daß ein erneuter phylogenetischer Vergleich des optischen Systems als lohnend zu beurteilen ist.
3. Wie oben dargestellt ist die Grundlage für Untersuchungen des visuellen Systems eine detaillierte cytoarchitektonische Analyse der entsprechenden primären retinalen Eingang (Input) empfangenden Kerngebiete. Diese Analyse wurde in der Untersuchung von Voneida und Sligar (1976) bei *Astyanax mexicanus* nicht vorgenommen. Somit sind die damals erhobenen Daten für einen phylogenetischen Vergleich nur schwer zu verwenden. Um diesem Problem vorzubeugen, wird in der vorliegenden Arbeit eine ausführliche cytoarchitektonische Analyse der retinalen Projektionsgebiete in *Astyanax mexicanus* der eigentlichen Untersuchung vorangestellt, um mit anderen Fischen vergleichbare Daten liefern zu können. Diese cytoarchitektonische Identifikation wird damit erstmals bei *Astyanax mexicanus* durchgeführt.
4. Weiterhin sollen erstmals bei Characiden einige der retinalen Projektionsgebiete hodologisch charakterisiert werden, um die Ergebnisse der cytoarchitektonischen Analyse zusätzlich für vergleichende Aspekte abzusichern. Dies betrifft vor allem die primären, visuellen Eingang empfangenden, in den verschiedenen Fischgruppen bezüglich der Anzahl, Cytoarchitektur und Verschaltung sehr variablen Kerngebiete des Prätectum. Da diese durch afferente Kleinhirnverbindungen hodologisch charakterisiert werden können (Wullimann 1985, Northcutt und Wullimann 1988, Wullimann und Northcutt 1988), soll diese Untersuchung hier ebenfalls durchgeführt werden.
5. Innerhalb der Ostariophysi liegen bislang lediglich für Cypriniformes Daten über das Muster der visuellen, prätectalen Organisation vor (s. oben und Abschnitt



1.2.3). Da diese auf eine sekundäre Vereinfachung hinweisen, ist die Analyse der prätektalen Verschaltung gerade in den dieser Familie eng verwandten Characiden von phylogenetischem Interesse.

6. Obwohl die Anatomie des Teleosteerhirns an verschiedenen Fischen ausführlich untersucht wurde, ist diese bei Höhlenfischen bisher wenig bekannt. Durch die cytoarchitektonischen und hodologischen Untersuchungen sowie den Vergleich der Ergebnisse mit den bei der Flußform erhobenen Befunden könnten neue Erkenntnisse über den Gehirnaufbau der extrem spezialisierten Höhlenform, gerade bzgl. des visuellen Systems einschließlich der prätektalen Organisation, gewonnen werden.

## 1.2 Das Gehirn und das visuelle System der Teleosteer

Für die einzelnen Zellgruppen innerhalb des Gehirns werden in der Literatur sehr unterschiedliche Bezeichnungen verwendet, so daß verschiedene Zellgruppen teilweise denselben Namen tragen bzw. die gleiche Zellgruppe unterschiedliche Namen erhielt. So existiert über das Gehirn der Strahlenflosser eine umfangreiche Literatur, aber nur wenige Untersuchungen haben sich in systematischen und vergleichenden Studien mit ihm beschäftigt. Der Großteil der heute verwendeten Nomenklatur basiert ursprünglich auf den Analysen von Schnitzlein (1962). Eine Beschreibung des Telencephalon erfolgte detailliert durch Nieuwenhuys (1963) und wurde von Northcutt und Braford (1980) und Northcutt und Davis (1983) modifiziert. Peter und Gill (1975) veröffentlichten einen erweiterten stereotaxischen Atlas des Vorderhirns des Cypriniden *Carassius auratus*, basierend auf Schnitzleins Terminologie. Um eine Basis für vergleichende Studien zu liefern und somit der bestehenden Konfusion in der Literatur entgegenzuwirken, untersuchten Braford und Northcutt (1983) detailliert die Zellgruppen des Diencephalon und Prätectum bei drei Arten Strahlenflossern, die verschiedenen Gruppen angehören, und setzten die Ergebnisse miteinander in Verbindung. Northcutt und Wullimann (1988) und Wullimann und Meyer (1990) modifizierten diese Nomenklatur für das Diencephalon. Eine Zusammenstellung der verschiedenen in der Literatur verwendeten Nomenklaturen für diencephale und prätectale Nuclei, ist bei Northcutt und Wullimann (1988) und Wullimann et al. (1991b) zu finden. Northcutt (1983), Nieuwenhuys und Pouwels (1983) und Vanegas et al. (1984) beschrieben detailliert den Aufbau des Mesencephalon. Das visuelle System der Teleosteer wurde ausführlich von Northcutt und Wullimann (1988) zusammengefaßt. Für das Met- und Myelencephalon wird in der Literatur häufig die Terminologie von Nieuwenhuys und Pouwels (1983) verwendet.

Im Anschluß an die allgemeine Darstellung des Gehirns und visuellen Systems werden die drei Hauptmuster prätectaler Organisation und deren Verschaltung bei Teleostern vorgestellt.

### 1.2.1 Das Gehirn

Das Teleostergehirn wird von rostral nach caudal in ein Telencephalon (Endhirn), Diencephalon (Zwischenhirn), Mesencephalon (Mittelhirn), Metencephalon (Hinterhirn) und Myelencephalon (Nachhirn) gegliedert. Abb. 3.3 (Abschnitt 3.2) gibt die Lagebeziehung der Gehirnabschnitte zueinander wieder.

Da für die vorliegende Arbeit ausschließlich das Diencephalon sowie das Tectum mesencephali des Mittelhirns von Bedeutung sind, werden im folgenden nur diese Gehirnabschnitte ausführlich dargestellt.

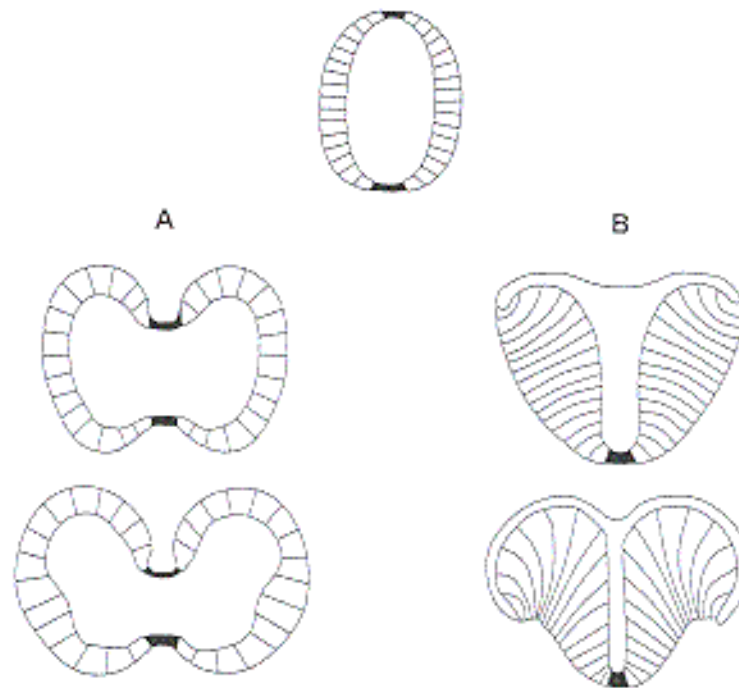
Das Telencephalon besteht aus einem ventralen Abschnitt (Area ventralis telencephali) und den paarigen dorsalen Hemisphären (Area dorsalis telencephali), deren rostrale Bereiche bei Strahlenflossern durch Evaginationen die paarigen olfaktorischen Bulben bilden.

Das Telencephalon der Strahlenflosser weist im Gegensatz zu dem der übrigen Craniaten eine Besonderheit auf. Während bei den meisten Craniaten die telencephalen Hemisphären ontogenetisch durch Evagination entstehen, führt bei den Actinopterygiern die ontogenetische Entwicklung über einen Eversionsprozess zu einer anderen Topologie der adulten telencephalen Gebiete (Abb. 1.3). Dadurch wird der topologische Vergleich der telencephalen Areale der Actinopterygier mit denen anderer Craniaten erschwert und drückt sich in unterschiedlichen Interpretationen der verschiedenen telencephalen Areale der Strahlenflosser aus.

Die Area ventralis telencephali wird in periventrikulär lokalisierte und vom Ependym migrierte Nuclei unterteilt. Die Area dorsalis telencephali ist in Teleostern sehr variabel, läßt sich im Allgemeinen aber in vier Bereiche unterteilen (medialer, dorsaler, lateraler und posteriorer), die einen fünften (centralen) Bereich umgeben. Durch den Eversionsprozeß verläuft die ependymale Zellschicht des medianen telencephalen Ventrikels dorsalwärts durch diesen Gehirnbereich und ist auf der dorsalen Oberfläche des Telencephalon sichtbar (Abb. 1.3). Eine dünne Tela chorioidea umgibt den Großteil der Area dorsalis telencephali einschließlich der gepaarten telencephalen Ventrikel.

Im caudalen Telencephalon entsteht das laterale Vorderhirnbündel, das in die präglomeruläre Region des Diencephalon verläuft. Das mediale Vorderhirnbündel

## Embryonales Prosencephalon



**Abb. 1.3** Entwicklung des Telencephalon bei Actinopterygiern und allen anderen Craniaten. Bei Craniaten (A) führt eine laterale Ausdehnung des embryonalen Prosencephalon (oben) mit anschließender Evagination zur Bildung zweier Hemisphären, während bei Actinopterygiern (B) die dorsale Verbindung des Prosencephalon gelöst wird und die Hemisphären durch Eversion gebildet werden. Modifiziert nach Nieuwenhuys und Meek (1990).

verläuft medial des lateralen Vorderhirnbündels bis zum posterioren Tuberculum des Diencephalon.

Außer olfaktorischen Eingängen erhält das Telencephalon der Fische weitere sensorische Informationen aus den übrigen Gehirnabschnitten und stellt somit ein übergeordnetes, multisensorisches Integrationszentrum dar.

Das Diencephalon der Fische ist sehr variabel und unterscheidet sich durch Anzahl, Größe und Lage seiner Nuclei innerhalb der einzelnen Ordnungen. In dorsoventraler Richtung wird es in fünf Teilbereiche gegliedert: Epithalamus, dorsaler Thalamus, ventraler Thalamus, posteriores Tuberculum und Hypothalamus. Während die Grenzen dieser Teilbereiche in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts vor allem aufgrund ventrikulärer Sulci gezogen und als longitudinal verlaufend betrachtet wurden, hat sich die Definition diencephaler Zonen nach cytoarchitektonischen Kriterien durchgesetzt, und embryonale Untersuchungen haben deren transversale Ausrichtung belegt.

Rostral wird das Diencephalon durch das Telencephalon und caudal durch das Mesencephalon begrenzt. Die präzisen Grenzen in rostrocaudaler Richtung sind allerdings schwer festzulegen, und die Definitionen variieren von Autor zu Autor. Dies bezieht sich vor allem auf die Übergangsbereiche zum rostroventralen Telencephalon (präoptische Region) und zum dorsocaudalen Mesencephalon (Synencephalon). Aufgrund der engen funktionellen und morphologischen Zusammengehörigkeit mit diencephalen Zellgruppen werden diese Regionen häufig dem Diencephalon zugeordnet. Die caudale Grenze verläuft demnach dorsal bis zwischen die posteriore und tectale Commissur und ventral bis zwischen den Nucleus des medialen longitudinalen Faszikels und den Nucleus des Nervus oculomotorius.

Auch der Übergangsbereich zum mesencephalen Tectum (Prätectum) ist schwierig mit Grenzen zu beschreiben und beinhaltet sowohl diencephale als auch mesencephale Zellgruppen. Aufgrund seiner funktionellen Zusammengehörigkeit wird diese Gehirnregion ebenfalls nicht aufgeteilt sondern als Einheit in diesem Kapitel beschrieben.

Die präoptische Region (Area praeoptica) umfaßt den rostralen diencephalen Ventrikel (optischer Rezeß) und wird rostral und rostradorsal von der Area ventralis telencephali begrenzt. Ventral erreicht die präoptische Region die Basis des Gehirns, während sie caudal dorsal der chiasmatischen Kreuzung liegt. Caudal wird die präoptische Region von einer zellarmen Zone (Zona limitans diencephali), dorsal vom ventralen Thalamus und ventral durch den Hypothalamus begrenzt.

Die überwiegende Anzahl der Nervenzellen liegt medial in Ventrikelnähe. Während die ventralen rostralen und caudalen Neurone klein (parvocellulär) sind, besteht der dazwischenliegende dorsale Bereich aus magnozellularen (neurosekretorischen) Zellen, deren Axone caudal durch den Hypothalamus ziehen und die Hypophyse innervieren. Ventrolateral des posterioren parvocellulären präoptischen Nucleus liegt der retinorezipiente Nucleus suprachiasmaticus. Die lateralen Bereiche der präoptischen Region beinhalten mehrere Faserbündel wie das laterale Vorderhirnbündel. Morphologisch und funktionell scheint die präoptische Region, im Gegensatz zu anderen Gehirnbereichen, relativ konservativ zu sein.

Der Epithalamus ist der rostradorsale Bereich des Diencephalon und grenzt rostroventral an den ventralen Thalamus und caudoventral an den dorsalen Thalamus. Er besteht aus den Nuclei der Habenulae, deren dorsaler Commissur sowie dorsalen Aussackungen (Epiphyse, Saccus dorsalis). Die Nuclei der Habenulae projizieren über den Fasciculus retroflexus zur Basis des mesencephalen Tegmentum.

Der Thalamus wird in einen dorsalen und ventralen Thalamus eingeteilt sowie in das posteriore Tuberculum. Der dorsale Thalamus ist bei Teleostern relativ klein und

einfach strukturiert. Er tritt ventral des caudalen Teils des Habenulae hervor und wird dorsal und dorsolateral zusätzlich vom periventrikulären Prätectum (s. Synencephalon) begrenzt. Ventral grenzt er an den ventralen Thalamus und das posteriore Tuberculum und caudal an den Nucleus des medialen longitudinalen Faszikels. Die Zellengruppen des dorsalen Thalamus sind periventrikulär angeordnet und weisen laterale Ausdehnungen auf, die keine separate Namen tragen.

Der ventrale Thalamus wird ventral durch die präoptische Region und die Zona limitans diencephali, dorsal durch den dorsalen Thalamus und caudal durch das posteriore Tuberculum begrenzt. Der rostrale Teil des ventralen Thalamus liegt direkt ventral des rostralen Teils der Habenulae, da dieser Bereich weiter rostral reicht als der dorsale Thalamus. Somit liegt der ventrale Thalamus nur in seiner caudalen Ausdehnung ventral des dorsalen Thalamus. Seine Nuclei sind vor allem peri- und paraventrikulär angeordnet. Bei einigen Fischen existieren weitere lateral lokalisierte Zellgruppen.

Das posteriore Tuberculum ist in unterschiedlicher Ausprägung bei allen Vertebraten vorhanden. Bei den meisten Fischen ist dieser Bereich wesentlich größer und umfassender differenziert als der dorsale und der ventrale Thalamus. Sein periventrikulärer Anteil grenzt rostroventral an den ventralen Thalamus, rostradorsal an den dorsalen Thalamus, caudoventral an den Hypothalamus und caudodorsal an den Nucleus des medialen longitudinalen Faszikels.

Die periventrikuläre Oberfläche besteht aus dem Paraventrikularorgan sowie zwei Nuclei. Caudal dieser Nuclei verbindet die Commissur des posterioren Tuberculum beide Gehirnhälften miteinander.

Einige migrierte Nuclei dieser Region werden aufgrund embryologischer Ergebnisse und cytoarchitektonischer Untersuchungen vorläufig dem posterioren Tuberculum zugeordnet, obwohl zukünftige Analyse dieser Region die Zugehörigkeit dieser Zellgruppen zum dorsalen oder ventralen Thalamus oder zum Hypothalamus ergeben könnten. Zu den migrierten Nuclei gehören der große Nucleus glomerulosus, der nicht bei allen Actinopterygiern existiert (s. Abschnitt 1.2.3) sowie die präglomerulären, caudomedialen und die außenliegenden Nuclei. Der präglomeruläre Komplex ist in mehrere von rostralateral nach caudomedial lokalisierte Zellgruppen unterteilt. Caudomedial des präglomerulären Komplexes liegt das sogenannte Corpus mamillare, daß vermutlich nicht hypothalamischen Ursprungs ist und somit keine Beziehung zum Mammillarkörper anderer Vertebraten aufweist. Zu den außenliegenden Nuclei gehören Zellgruppen, die um den präglomerulären Komplex herum angeordnet sind, und der Torus lateralis.

Der Hypothalamus der Teleostee ist die größte diencephale Region und zeigt bei den verschiedenen Fischgruppen einige Variationen. Er beginnt caudal der Sehnervenkreuzung und ist durch die große postoptische Commissur von der

präoptischen Region und durch die Zona limitans diencephali vom ventralen Thalamus abgegrenzt. Die caudodorsale Grenze bildet das Paraventrikularorgan des posterioren Tuberculum. Der Hypothalamus besteht aus dem medialen oder auch tuberalen Lobus und dem paarigen inferioren oder auch lateralen Lobus. Der caudale Vorsprung des Lobus inferior liegt ventral des Tegmentum (s. Mesencephalon). In seinem dorsomedialen Teil liegt der Mammilarkörper, der wahrscheinlich zum posterioren Tuberculum gehört (s. o.). Die hypothalamischen Anteile des dritten Ventrikels, der laterale und posteriore Rezeß, bilden bei den verschiedenen Teleostgruppen unterschiedliche Formen.

Die periventrikulären Zellgruppen werden in drei longitudinale Zonen eingeteilt: Eine große ventrale und dorsale und eine kleinere caudale Zone, die den paarigen posterioren ventrikulären Rezeß umgibt. Die ventralen und caudalen Zonen bilden den Großteil des medianen Anteils des Hypothalamus. Innerhalb der ventralen hypothalamischen Zone kreuzt die horizontale Commissur ventral der postoptischen Commissur die Mittellinie. Der dorsale Hypothalamus ist zusätzlich lateral ausgedehnt und beinhaltet die inferioren Loben, während seine periventrikuläre Zone den paarigen, laterocaudalen ventrikulären Rezeß umgibt. Im übrigen ventralen, dorsalen und caudalen Hypothalamus existieren weitere Zellgruppen, die von den ursprünglich periventrikulär angeordneten Zellen migriert sind.

Ventral des ventralen und caudalen hypothalamischen Bereiches liegt die Hypophyse. Bei vielen Teleostern existiert caudal der Hypophyse eine zusätzliche Ausstülpung, der Saccus vasculosus.

Der Übergangsbereich zwischen dem dorsalen Diencephalon und dem Mesencephalon wird als Synencephalon bezeichnet. Zum dorsalen Synencephalon gehören Strukturen, die im Bereich der posterioren Commissur lokalisiert sind (periventrikuläres Prätectum). Im ventralen Synencephalon liegt der Nucleus des medialen longitudinalen Faszikels.

Das Prätectum bildet den Übergangsbereich vom Diencephalon zum Tectum und ist in Teleostern bzgl. der Anzahl und Morphologie seiner Nuclei sowie deren Verschaltung die variabelste Gehirnregion (s. Abschnitt 1.2.3). Außer dem periventrikulären Prätectum, das dem Synencephalon zuzuordnen ist (s. o.), existieren ein zentrales und ein superfizielles Prätectum, die teilweise vermutlich mesencephalen Ursprungs sind. Das zentrale Prätectum grenzt caudal an das periventrikuläre Prätectum und ventral an das superfizielle Prätectum.

Das superfizielle Prätectum liegt innerhalb des optischen Traktes und besteht bei vielen Teleostern aus einem parvozellulären und einem magnozollulären Nucleus. Von seinem magnozollulären Kerngebiet verläuft der Tractus praetectomamillaris durch den in einigen Teleostern vorhandenen Nucleus prätectalis posterior bis zum Mamillarkörper des posterioren Tuberculum.

Die beiden häufig vorkommenden akzessorischen optischen Nuclei, der Nucleus opticus accessorius ventralis und der Nucleus opticus accessorius dorsalis, die ventral und ventromedial des caudalen superfiziellen Prätectum lokalisiert sind, werden ebenfalls häufig als Teil dieser Gehirnregion betrachtet.

Auch der bei vielen Teleostern sichtbare großzellige Nucleus corticalis, der an der ventromedialen Basis des mesencephalen Tectum lokalisiert ist, scheint prätectalen Ursprungs zu sein.

In Abb. 1.5 (Abschnitt 1.2.3) sind die unterschiedlichen Organisationsformen des Prätectum und seiner Verschaltungsmöglichkeiten bei Teleostern dargestellt.

Das Mesencephalon besteht aus dem dorsal liegenden mesencephalen Tectum und dem ventral lokalisierten Torus semicircularis und Tegmentum. Untersuchungen der letzten Jahre zeigten multisensorische Eingänge in das Tectum, so daß die ältere Bezeichnung „Tectum opticum“ für das gesamte Mittelhirndach nicht aufrecht zu erhalten ist.

Das Tectum mesencephali der Teleosteer weist eine hoch komplex geschichtete Struktur auf. Von der Oberfläche in die Tiefe wird es, basierend auf dem Wechsel von Fasernschichten und zellulärem Neuropil, von Northcutt (1983) in folgende Zonen unterteilt: Stratum fibrosum et griseum superficiale (SFGS), Stratum griseum centrale (SGC), Stratum album centrale (SAC) und Stratum periventriculare (SPV). Vanegas et al. (1984) unterteilt das Stratum fibrosum et griseum superficiale weiterhin in das an der Peripherie lokalisierte Stratum fibrosum marginale (SM) und das darunter liegende Stratum opticum (SO) und Stratum fibrosum et griseum superficiale.

Das Stratum fibrosum marginale existiert nur im Tectum der Teleosteer und Holosteer und ist eng mit dem ebenfalls nur in diesen beiden Gruppen vorhandenen Torus longitudinalis assoziiert. Somit besteht bei Teleostern, im Unterschied zu allen anderen Vertebraten, die direkt an der tectalen Oberfläche liegende Schicht nicht aus retinalen Fasern. Das Stratum opticum hingegen erhält, wie der Name besagt, vorwiegend retinale Informationen. Das Stratum fibrosum et griseum superficiale ist durch einen Wechsel von Neuropil und größeren Faserbündeln charakterisiert und stellt das Hauptgebiet der retinotectalen Projektionen dar. Das Stratum griseum centrale enthält Neurone und Neuropil mit vermutlich intratectalem und efferenten Charakter, während das Stratum album centrale in erster Linie aus Fasern besteht, die die intertectale Commissur sowie die wichtigsten Efferenzen bilden. Im Stratum periventriculare ist der Großteil der tectalen Neurone lokalisiert, durch die die meisten auf- und absteigenden Fasern des Tectum verlaufen.

Obwohl die Anzahl der tectalen Schichten innerhalb der Teleosteer variiert, können bei allen Strahlenflossern homologe tectale Zonen gefunden werden.

Der Torus longitudinalis, der nur bei Strahlenflossern vorkommt, ist ein länglicher Vorsprung aus granulierten Zellen, der im medialen tectalen Ventrikel liegt und mit dem Tectum verbunden ist. Vermutlich ist er an vom Telencephalon absteigenden prämotorischen Schaltkreisen zum Hirnstamm beteiligt (Wullimann 1994).

Das ventrale Mesencephalon wird von dem dorsalen Tectum mesencephali durch den tectalen Ventrikel getrennt und bildet das Tegmentum. Der Torus semicircularis ist dorsal des lateralen Tegmentum lokalisiert und ragt in den tectalen Ventrikel vor. Er ist das Zielgebiet aufsteigender Bahnen des Octavolateralissystems. Das Tegmentum spielt vor allem bei motorischen Funktionen eine dominierende Rolle. Zu den motorischen Strukturen gehören die Nuclei des oculomotorischen (N.III) und trochlearen (N.IV) Nerven, der parasymphatische Edinger-Westphal Nucleus, der Nucleus ruber und der rostrale Anteil der superioren retikulären Formation.

Als caudale Grenze zur Medulla oblongata wurden bisher häufig die Nuclei interpeduncularis und trochlearis angesehen, während neuere Untersuchungen an Vögeln (Marin und Puelles 1994) auf eine mehr rostral liegende Grenze zwischen dem oculomotorischen und trochlearen motorischen Nuclei und rostral des interpedunculären Nucleus verweisen.

Das Metencephalon besteht aus dem dorsal liegenden Cerebellum und der ventral lokalisierten Medulla oblongata.

Das Cerebellum aller Strahlenflosser ist dreigeteilt und besteht aus den vestibulolateralen Loben (einschließlich eines medialen caudalen Lobus und der paarigen lateralen Eminentia granularis), dem Corpus cerebelli und der Valvula cerebelli. Während die beiden erstgenannten Anteile des Cerebellum Homologa bei anderen Vertebratengruppen haben, existiert die Valvula cerebelli nur bei Strahlenflossern (Wullimann und Northcutt 1988).

Die Grenze zwischen dem metencephalen Anteil der Medulla oblongata und dem caudal liegenden myelencephalen Anteil (= Medulla oblongata) kann bei Fischen nur willkürlich gesetzt werden. Die Medulla oblongata ist durch primäre sensorische und motorische Nuclei (der Nervi V, VI, VII, VIII, IX und X), die retikuläre Formation sowie weitere Nuclei (z. B. Mauthnerzellen und die inferiore Olive) gekennzeichnet. Durch eine Ausweitung und/oder Verstärkung des Geschmackssinnes kommt es bei einigen Fischen (z. B. Goldfische, Welse) zu einer Hypertrophierung der primären gustatorischen Kerngebiete des Nervus facialis (VII.) und des Nervus vagus (X.) und damit zur Bildung gustatorischer Loben (Lobus fascialis und Lobus vagus), die sogar eine rindenartige Schichtengliederung ausbilden können.



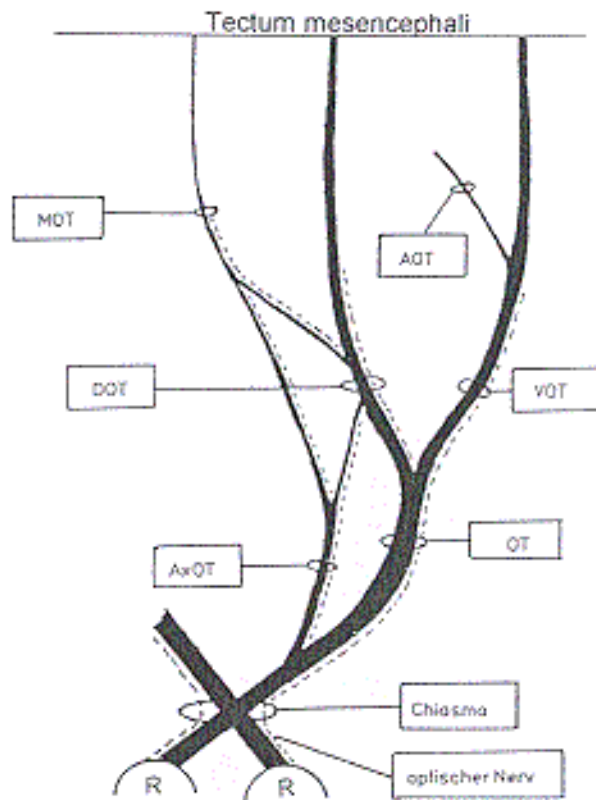
### 1.2.2 Das visuelle System

Die meisten Teleosteer orientieren sich vorwiegend optisch. Somit ist das visuelle System in der Regel stark differenziert. Dies wird besonders anhand des Tectum mesencephali deutlich (Abschnitt 1.2.1). Einige Fische weisen sogar besondere Fähigkeiten auf, wie das Farbsehen der Goldfische durch vier Zapfentypen in der Retina (Neumeyer 1992).

Außer dem mesencephalen Tectum, dem Hauptzentrum visueller Verarbeitung aller Nicht-Säuger-Vertebraten, empfangen bei Teleosteen vier weitere Gehirnbereiche primären retinalen Eingang, meist auf der contralateralen Seite: die präoptische Region, der Thalamus, das Prätectum und das akzessorische optische System. Einige dieser Bereiche weisen eine große Variabilität auf, die zu Schwierigkeiten im Verständnis der Struktur und Funktion des visuellen Systems der Teleosteer und in der Interpretation seine Phylogenese führt (Übersicht bei Wullimann und Northcutt 1988, Medina et al. 1993).

Generell bilden die Axone retinaler Ganglionzellen die optischen Nerven, die ventral der präoptischen Region im Chiasma opticum kreuzen und die contralaterale Gehirnseite erreichen (Abb. 1.4). Bei einigen Teleosteen konnten zusätzlich einige ipsilaterale Projektionen gezeigt werden (Abb. 1.4). So erhält der Nucleus suprachiasmaticus meist bilateralen retinalen Input. Bei allen Actinopterygiern wendet sich die Mehrzahl der gekreuzten optischen Fasern jedoch nach lateral und verläuft entlang der Oberfläche des Diencephalon als optischer Trakt (OT) dorsocaudalwärts (Abb. 1.4). Aufgrund seiner Lage wird der optische Trakt auch marginaler optischer Trakt bezeichnet. Die am meisten dorsal und caudal kreuzenden optischen Fasern verlaufen als axialer optischer Trakt (AxOT) durch die präoptische Region und gehen caudal in den optischen Trakt und den medialen optischen Trakt (MOT) über (Abb. 1.4). Der mediale optische Trakt wird von Fasern des mittleren Anteils des optischen Traktes gebildet und wendet sich nach medial. Der optische und der mediale optische Trakt projizieren zu einem großen Terminationsgebiet, das sich lateral des Nucleus intermedius thalami befindet bzw. zusätzlich in seinem lateralen Anteil. Caudalwärts liegt ein zweites Terminationsfeld dorsal des Nucleus intermedius thalami im Bereich des lateralen Nucleus anterior thalami. Ein drittes Terminationsgebiet ist lateral bzw. im Nucleus ventrolateralis thalami im rostralen Thalamus lokalisiert. Caudal terminieren die Fasern des medialen optischen Traktes vermutlich im dorsalen und ventralen Anteil des Nucleus pretectalis periventricularis.

**Abb. 1.4** Verlauf der optischen Trakte bei Teleostern von der Retina (R) zum Tectum mesencephali (TeM). Dargestellt sind außer dem optischen Trakt (OT) der akzessorische (AOT), axiale (AxOT), dorsale (DOT), mediale (MOT) und ventrale (VOT) optische Trakt. Die gestrichelte Linie stellt ipsilaterale Projektionen dar. Modifiziert nach Bockholt 1996.



Der optische Trakt teilt sich caudalwärts in einen dorsalen (DOT) und einem ventralen (VOT) optischen Trakt (Abb. 1.4). Der dorsale optische Trakt verläuft dorsal entlang der lateralen Oberfläche der posterioren präoptischen und thalamischen Regionen und terminiert im Nucleus praetectalis centralis und Tectum mesencephali. Der ventrale optische Trakt verläuft caudalwärts an der ventralen Grenze des Tectum mesencephali. Somit wird das superfizielle Prätectum von optischen Fasern umschlossen. Fasern des ventralen optischen Traktes bilden ein dichtes Terminationsgebiet im Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis. Vom ventralen optischen Trakt verläuft ein ventromedial gerichteter akzessorischer optischer Trakt (AOT) (Abb. 1.4) zum Nucleus opticus accessorius ventralis und terminiert hier. In einigen Teleostern scheint der Nucleus opticus accessorius dorsalis optische Fasern vom ventralen und axialen optischen Trakt zu erhalten.

Sowohl der ventrale als auch der dorsale und der mediale optische Trakt projizieren ins Tectum mesencephali (TeM) (Abb. 1.4). Bei vielen Teleostern verlaufen die Fasern dabei durch den Nucleus corticalis, der vermutlich retinalen Input erhält.

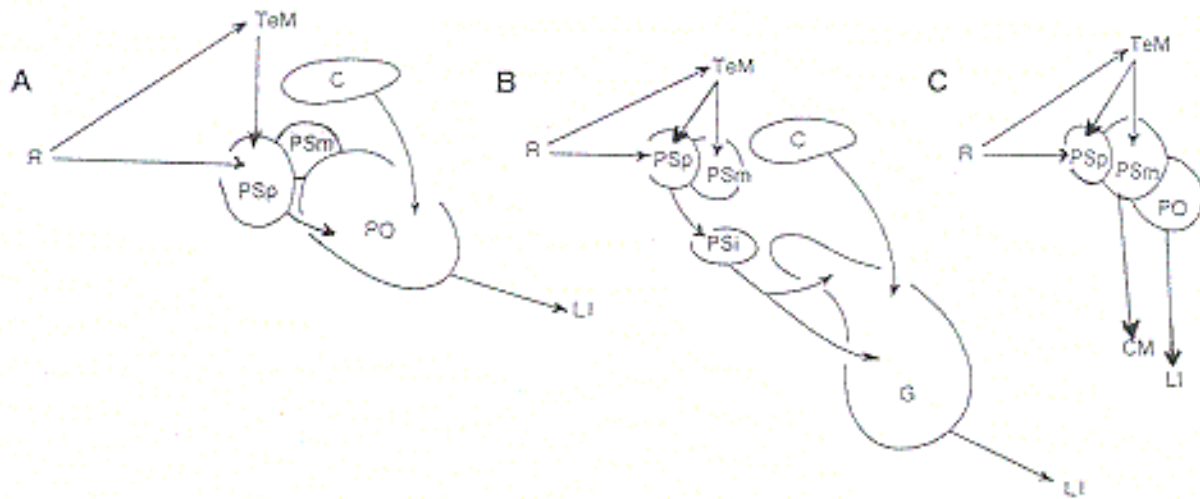
Im Tectum erreichen die contralateralen retinotectalen Projektionen in der Regel das Stratum fibrosum et griseum superficiale und bei einigen Teleostern zusätzlich Anteile des Stratum opticum, Stratum griseum centrale und Stratum album centrale. Vermutlich existieren neben dem retinofugalen auch retinopetale Systeme.

Bei Teleostern, wie auch in anderen Vertebratenklassen, projiziert die ventrale Hälfte der Retina zur dorsalen Hälfte des Tectum und die dorsale Retina zum ventralen Tectum. Die anteriore Hälfte der Retina hat eine caudale tectale Projektion, während die posteriore Hälfte rostral repräsentiert wird (Davis und Northcutt 1983).

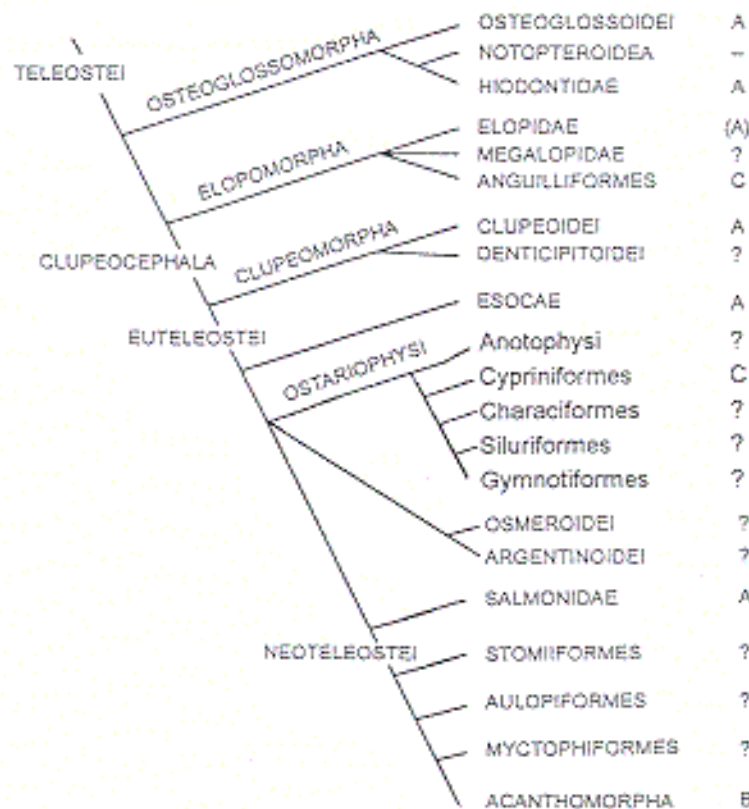
### 1.2.3 Præctales Organisations- und Verschaltungsmuster

Wullimann und Meyer (1990) und Wullimann et al. (1991a, b) faßten die Variationen der Anzahl, Größe und Lage der Kerngebiete des Præctum der Teleosteer aufgrund morphologischer und histochemischer Untersuchungen in drei Hauptmuster præctal-nucleärer Organisation zusammen (Abb. 1.5). Die Verbindungen dieser præctalen Nuclei wurden von Sakamoto und Ito (1982), Murakami et al. (1986), Striedter und Northcutt (1989), Wullimann und Northcutt (1989), Wullimann et al. (1991a, b) und Rink und Wullimann (1998) untersucht (Abb. 1.5).

- A: Das „intermediäre“ Muster (Abb. 1.5A) scheint ursprünglich für Teleosteer zu sein und wurde in allen vier Hauptgruppen der Teleosteer gefunden (Abb. 1.6). Es ist durch einen Nucleus corticalis (C) charakterisiert, der zu einem großen Nucleus praetectalis posterior (PO) projiziert, der wiederum Efferenzen zum Lobus inferior hypothalami (LI) sendet. Der Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis (PSP), dessen Neuropil gefaltet ist, projiziert ebenfalls zum Nucleus praetectalis posterior und erhält Efferenzen aus dem medullären Nucleus isthmi.
- B: Das „elaborierte“ Muster (Abb. 1.5B) kommt bei den am meisten abgeleiteten Teleostern, den Paracanthopterygii und den Acanthopterygii, vor (Abb. 1.6). Es ist dem intermediären Muster grundsätzlich ähnlich, weist aber einen zusätzlichen Nucleus praetectalis superficialis pars intermedius (PSi) auf, der bisher nur in diesen Teleosteergruppen identifiziert wurde. Der Nucleus praetectalis superficialis pars intermedius sendet höher verschaltete visuelle Informationen zu einem, dem Nucleus praetectalis posterior vermutlich homologen, aber weiter caudal lokalisierten, Nucleus glomerulosus (G). Dieser erhält ebenfalls höher verschaltete visuelle Informationen aus dem Nucleus corticalis und projiziert seinerseits zum Lobus inferior hypothalami. Der Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis, dessen Neuropil stärker gefaltet ist als beim intermediären Muster, projiziert zum Nucleus praetectalis superficialis pars intermedius und erhält Efferenzen aus dem Nucleus isthmi. Ein Nucleus praetectalis superficialis pars magnocellularis (PSm) erhält tectale Projektionen und sendet Efferenzen zum Nucleus isthmi.



**Abb.1.5** Prätectales Organisations- und Verschaltungsmuster in Teleostern. **A:** „Intermediäres“ Muster. **B:** „Elaboriertes“ Muster. **C:** „Simples“ Muster. Modifiziert nach Wullmann et al. 1991b und Wullmann 1997. C = Nucleus corticalis; CM = Corpus mamillare; G = Nucleus glomerulosus; LI = Lobus inferior hypothalami; PO = Nucleus praetectalis posterior; PSi = Nucleus praetectalis superficialis pars intermedius; PSm = Nucleus praetectalis superficialis pars magnocellularis; PSp = Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis; R = Retina; TeM = Tectum mesencephali. Mit Ausnahme der contralateralen retinofugalen Projektion sind ipsilaterale Verbindungen eingezeichnet.



**Abb. 1.6** Das Cladogramm zeigt die Verteilung prätectaler Organisations- und Verschaltungsmuster (entsprechend Abb. 1.5) innerhalb der Teleosteer. ?: unbekannt; (A): nur einige charakteristische Merkmale; Strich: konnten bisher nicht eindeutig identifiziert werden. Modifiziert nach Lauder und Liem (1983), Wullmann und Meyer (1990) und Wullmann (1997a).

C: Das „simple“ Muster (Abb. 1.5C) ist charakteristisch für Cypriniden (Abb. 1.6). Der Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis ist klein und nicht gefaltet. Der Nucleus praetectalis posterior ist ebenfalls klein und projiziert zum Lobus inferior hypothalami. Ein Nucleus praetectalis superficialis pars magnocellularis projiziert in das Corpus mamillare (CM). Ein Außengruppenvergleich (Abb. 1.6) zeigt, daß dieses simple Muster der Anguilliformes und der den Characiden eng verwandten Cypriniden vermutlich eine sekundäre Vereinfachung darstellt (Wullimann et al. 1996).

### **1.3 Das Versuchstier *Astyanax mexicanus***

#### **1.3.1 Systematik und Ökologie**

Salmler (Characidae) bevölkern mit etwa 1200 Arten in 13-14 Familien die Süßgewässer Afrikas (ca. 200 Arten) sowie Mittel- und Südamerikas (ca. 1000 Arten) und müssen somit vor der Teilung der Landmasse im Mesozoikum (etwa vor 80-150 Mill. Jahren) entstanden sein.

Die Gattung *Astyanax* umfaßt die meisten Arten innerhalb der Unterfamilie Tetragonopterinae. Es sind typische und ursprüngliche Salmler, deren Beschuppung deutlich an Karpfenfische erinnert. Von *Astyanax mexicanus* wurden mehrere Unterarten beschrieben, die sowohl als sehtüchtige Form die Flüsse von Texas bis Panama als auch als cavernicole Form die Höhlen Mittelamerikas bewohnen. Die drei bekanntesten Höhlen (Chica-, Sabinos- und Pachon-Höhle) entwässern in das Flußsystem des Rio Tampaon, in dem die Stammform des *Astyanax mexicanus* vorkommt.

Oberirdisch lebende *Astyanax mexicanus* werden bis zu 12 cm lang und sind schwarmbildende, räuberische Fische mit großen Augen, die sich vorwiegend optisch orientieren. Sie bevölkern die mittlere Wasserregion, sind sauerstoffbedürftig und reagieren leicht phototaktisch negativ (Breder und Rasquin 1947), so daß sie gerne Zonen schwächeren Lichtes aufsuchen. Durch diese und andere (s. Abschnitt 1.3.2) Prädispositionen (Wilkens 1972) gerieten die Tiere wahrscheinlich in verschiedene Höhlen, die ursprünglich alle miteinander in Verbindung gestanden haben könnten. Seit frühestens dem Ende des Pliozäns wurden die einzelnen Höhlenpopulationen vermutlich nacheinander durch einen sinkenden Wasserspiegel von der Flußpopulation abgeschnitten (Kosswig 1960a, 1967). Die Höhlenform des *Astyanax mexicanus* wird bis zu 8 cm groß und zeigt im adulten Zustand eine variabel reduzierte Pigmentierung und in unterschiedlichem Ausmaß degenerierte Augen, die von Binde- und Fettgewebe bedeckt sind (Breder und Gresser 1941;

Breder 1944; Breder und Rasquin 1947). Dadurch erfolgt die räumliche Orientierung nicht optisch sondern vorwiegend durch das sehr ausgeprägte Lateralissystem (Schemmel 1967). Das Freßverhalten wird vor allem über die vermehrt gebildeten Geschmacksknospen (Schemmel 1967) an der Kopfoberfläche beeinflusst. Höhlensalmler sind aufgrund ihres natürlichen Lebensraumes Fische mit sehr geringem Sauerstoffanspruch und unterscheiden sich in weiteren morphologischen, physiologischen und ethologischen Merkmalen von der Flußform (s. Abschnitt 1.3.2). Mitchell et al. (1977) und Bechler (1994) geben einen Überblick über das Vorkommen und die Biologie (einschließlich Biotop und Evolution) des Silbersalmlers *Astyanax mexicanus*.

Die ersten Höhlensalmler wurden am 01.11.1936 von Salvador Coronado und C. Basil Jordan (von der "Texas-Aquarium Gesellschaft") in einer Kalksteinhöhle (La Cueva Chica) nahe des Dorfes Pujal am Ufer des Rio Tampaon am Südrand der Sierra de El Abra (Provinz San Luis Potosi) in Zentralmexiko gesammelt. Aus dieser ersten Kollektion entnahmen C. L. Hubbs und W. T. Innes Tiere zur Aufstellung der neuen Gattung und Art *Anoptichthys jordani* (Hubbs und Innes 1936).

Beide erkannten die engen Beziehungen der von ihnen beschriebenen Form zu dem oberirdisch lebenden, sehenden und pigmentierten Characiden, *Astyanax mexicanus*, der im Rio Tampaon unweit der Höhle lebt.

Die Chica-Höhle ist terrassenförmig angelegt und beinhaltet vier Höhlenteiche, die sowohl untereinander als auch mit Rio Tampaon zumindest teilweise in Verbindung stehen (Lüling 1953b). Genauere Untersuchungen ergaben, daß die Chica-Population nicht nur aus blinden und unpigmentierten Individuen bestand, sondern zum Fluß hin zunehmend Fische mit verschiedener Augenausprägung und variabler Pigmentierung auftraten (Breder und Gresser 1941), so daß Breder (1942) das Vorkommen nur einer einzigen Population des *Astyanax mexicanus* vermutete. Sadoglu (1955, 1956, 1958) zeigte zusätzlich, daß sowohl die cavernicolen Formen unter sich als auch mit dem ancestralen Fisch vollständig interfertil sind, so daß die Aufstellung eines neuen Genus nicht gerechtfertigt ist. Da die Kreuzung des Höhlenfisches mit seiner Flußform in der zweiten Kreuzungsgeneration (F2) zu allen Übergängen im Grad der Augentrübung und der Pigmentierung führt, scheint *Anoptichthys jordani* eine Kreuzung zwischen der Höhlen- und der Flußform und keine eigene Rasse zu sein, da er stark der F2 gleicht. Weiterhin zeigten genetische Untersuchungen an verschiedenen Fluß- und Höhlenformen des *Astyanax mexicanus* (Awise und Selander 1972) eine enge genetische Übereinstimmung der Höhlen- und Oberflächenpopulationen, so daß auch diese Autoren eine Aufteilung der Höhlen- und Flußpopulationen in die verschiedenen Gattungen *Astyanax* und *Anoptichthys* ablehnten.

Von den ersten, 1936 im 2. Höhlenteich der Cueva Chica gefangenen *Anoptichthys jordani* stammen alle jetzt im Handel erhältlichen Tiere ab (Breder 1942; Lüling 1955, Peters et al. 1993). Anscheinend gelangten dabei nur völlig blinde und bleiche Chica-Fische über das New Yorker Aquarium in den Zierfischhandel. Diese Information ist deshalb von Bedeutung, da bei verschiedenen Untersuchungen an *Anoptichthys* die verwendeten Tiere gelegentlich mit dem Namen *Astyanax hubbsi* statt *Anoptichthys jordani* belegt wurden. Dies führt zu einiger Verwirrung in der Literatur, denn *Anoptichthys hubbsi* ist die Bezeichnung eines weiteren Höhlensalmlers aus der Sabinos-Höhle (Alvarez 1947), der in den erwähnten Studien aber nicht untersucht wurde.

Unter der Speziesbezeichnung *Astyanax mexicanus* (Filippi 1853) werden nach dem Committee on Names of Fishes (1991) alle Fluß- und Höhlenformen des Silbersalmlers zusammengefaßt, die in der Literatur bisher häufig mit den Synonyma *Astyanax fasciatus* (Cuvier 1819) für den Flußfisch und *Anoptichthys jordani* (Hubbs und Innes 1936) (später umbenannt in *Astyanax hubbsi*), *Anoptichthys hubbsi* (Alvarez 1947) und *Anoptichthys antrobius* (Alvarez 1946) für die verschiedenen Höhlenformen bezeichnet wurden.

### 1.3.2 Bisherige Untersuchungen an *Astyanax mexicanus*

Die ersten an der *Astyanax mexicanus*-Höhlenform vorgenommenen Studien beschäftigten sich mit seiner Anatomie, Ökologie, Physiologie und seinem Verhalten (Hubbs und Innes 1936; Breder und Gresser 1941; Breder 1942; Breder und Rasquin 1943; Breder 1944; Alvarez 1946, 1947; Breder und Rasquin 1947). Nachfolgende genetische Untersuchungen durch Kreuzungsexperimente bewiesen endgültig, daß es sich bei beiden *Astyanax*-Populationen um dieselbe Art handelt (Sadoglu 1955, 1956, 1958).

Große Aufmerksamkeit erhielt vor allem das Auge der *Astyanax mexicanus*-Formen, das morphologisch, histologisch, cytologisch, physiologisch, genetisch und ontogenetisch untersucht wurde (Gresser und Breder 1940; Breder und Gresser 1941; Breder 1944; Breder und Rasquin 1947; Kuhn und Kähling 1954; Lüling 1953a, 1954a, 1955; Cahn 1958; Peters und Peters 1966; Pfeiffer 1967; Wilkens 1970a, b, 1971; Yew und Yoshihara 1977; Zilles et al. 1983).

Studien zum Fortpflanzungs- und Laichverhalten (Lüling 1953b und 1954a, b; Franck 1964; Wilkens 1972), zum phototaktischen Verhalten (Breder und Rasquin 1947), Sauerstoffbedürfnis (Lüling 1953b, 1954a, b), der Neuromastenverteilung (Schemmel 1967), dem Freßverhalten (Schemmel 1980) und

Dämmerungssehvermögen (Peters und Peters 1966) zeigen die Präadaptation der Flußsalmler für das Höhlenleben (Wilkens 1972).

Als kompensatorische Systeme zum fehlenden optischen Orientierungssinn bei den Höhlenpopulationen des *Astyanax mexicanus* wurde das Seitenlinienorgan (Grobbe und Hahn 1958, Hahn 1960, Weiss und Martini 1970, Frühbeis 1984, Teyke 1990), das auditorische System (Popper 1970) sowie das Tast-, Geschmacks- und Geruchssystem untersucht (Hahn 1960, Humbach 1960, Schemmel 1967).

Der Zusammenhang von Reduktion, Kompensation und Neuerwerb in regressiven Evolutionsprozessen bei Höhlentieren beschäftigte vor allem Kosswig (1960a und b, 1962, 1963), Peters und Peters (1968), Wilkens (1970b und c, 1971, 1988), Schemmel (1979, 1984) und Peters (1988, 1990, 1992). Eine Zusammenstellung der Gedanken ist in Herre et al. (1984) zu finden.

Andere Studien untersuchten z. B. die Regulation des pigmentären Systems bei der Höhlenform (Burgers et al. 1962), verglichen das Hörvermögen (Popper 1970), die genetische Variabilität (Avisé und Selander 1972) sowie die Alarmreaktion und das Schwarmverhalten (Pfeiffer 1966, Fricke 1988) der ober- und unterirdisch lebenden Populationen des *Astyanax mexicanus* und widmeten ihre Aufmerksamkeit dem Lichtsinn und dessen Lokalisation bei den Höhlenformen (Breder 1944; Breder und Rasquin 1947; Kuhn und Kähling 1954; Lüling 1954a, b und 1955; Kähling 1962; Romero 1984). Auch der Einfluß von Licht und Dunkelheit auf das Pinealorgan und dessen Ultrastruktur bei den verschiedenen *Astyanax mexicanus*-Populationen war Gegenstand verschiedener Untersuchungen (Grunewald-Lowenstein 1956, Omura 1975, Herwig 1976). Neuere Studien beschäftigen sich auf molekularbiologischer Ebene mit den retinalen Farbpigmenten (R. Yokoyama et al. 1995, S. Yokoyama et al. 1995).

Das zentrale Nervensystem von *Astyanax mexicanus* wurde überraschenderweise bisher nur wenig untersucht. Frühe Arbeiten beschäftigten sich mit der Augen- und Mittelhirnreduktion von *Anoptichthys* (Kuhn und Kähling 1954, Stefanelli 1954, Lüling 1955, Bath 1962, Franck 1964, Pfeiffer 1967, Schmatolla 1972). So verglich Schmatolla (1972) die tectale Entwicklung des Flußfisches, dem die Augen entfernt wurden, mit der des normalen Fluß- und Höhlenfisches. Er beobachtete die Entwicklung eines vergleichsweise hypoplastischen Tectum, wie es auch für das normale Entwicklungsmuster im Höhlenfisch charakteristisch war. Auch Pfeiffer (1967) stellte eine positive Korrelation zwischen Augengröße und Umfang des Mittelhirns fest und meint, daß die Größe dieses Organs indirekt über die des Auges mitbestimmt wird und seine Verkleinerung eine entwicklungsphysiologische Folge der Augenreduktion ist.



Allgemein hat sich zunehmend die Auffassung durchgesetzt, daß der Ausbildungsgrad einzelner Gehirnzentren der Vertebraten wesentlich von einer adäquaten morphogenetischen und physiologischen Stimulation seitens korrespondierender Sinnesorgane and anderer nervöser Afferenzen bestimmt wird. So untersuchten Peters et al. (1993) die Größe von Telencephalon, Mesencephalon und Cerebellum beim Flußfisch des *Astyanax mexicanus* und dreien seiner Höhlenderivate. Die prozentualen Angaben von Peters et al. basieren auf der Messung der dorsalen Umrißprojektionen und deren Berechnung als Flächeninhalt. Peters et al. wiesen darauf hin, daß Flächenmaße wenig funktionsrelevant sind. Sie berechneten unter der Voraussetzung, daß die Veränderungen der Gehirne der Höhlenfische gegenüber dem Gehirn des Flußfisches ausschließlich auf Größenveränderungen der einzelnen Gehirnabschnitte beschränkt sind, die Gestalt des Gehirns sich aber nicht gewandelt hat, die korrespondierenden prozentualen Gehirnvolumina. Die Autoren betonten, daß, trotz aller Fehlerhaftigkeit der Berechnung, die Ergebnisse "dennoch eine wirklichkeitsnähere Vorstellung von den funktionsbezogenen Größenveränderungen der einzelnen Gehirnabschnitte erlauben als irgendein Flächenmaß". Die von Peters et al. verwendeten Meßmethoden ergeben somit nur sehr grobe Orientierungswerte. Nach dieser Messung ist das Telencephalon der extrem abgewandelten Pachon-Tiere als wichtigster Ort olfaktorischer Eingänge, im Vergleich zur Flußform, im Flächenmittel um rund 25% vergrößert, was einer 40%igen Volumenzunahme entspricht. Peters et al. führen dies aber auf eine Ausweitung des Geschmackssinnes und dessen höher verschaltete Verarbeitung im Telencephalon zurück, da der Geruchssinn, zumindest bei *Anoptichthyes jordani*, nicht verstärkt zu sein scheint (Breder und Rasquin 1943, Humbach 1960, Schemmel 1967). Auch nach Riedel (1993) existieren keine Unterschiede zwischen der Fluß- und der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* bzgl. der Größe des Nervus olfactorius, Bulbus olfactorius sowie des Cerebellum. Peters et al. zeigten weiter, daß das Tectum bei dem extrem augenreduzierten Pachon-Fisch um ca. 50% in seiner Fläche und folglich um 65% in seinem Volumen reduziert ist. Die Verkleinerung des Tectum ist bereits mit bloßem Augen an den in der Medianen auseinanderweichenden und vom Telencephalon abgerückten beiden Mittelhirnhemisphären sichtbar. Das Gehirn der nicht ganz so extrem abgewandelten Chica-Fische, der ebenfalls in dieser Arbeit untersuchten Höhlenform, entspricht in seinen Größenproportionen etwa dem der Pachon-Tiere, ist allerdings insgesamt um ca. 17% kleiner. Diese offenbar unabhängig von der Ausbildung der Sinnesorgane erfolgte Gesamtverkleinerung wird mit der jahrzehntelangen Inzucht der untersuchten Tiere in Verbindung gebracht. Im Gegensatz hierzu ist weder das Cerebellum noch die Leistung der mechanischen Sinnesorgane (Labyrinth, Seitenliniensystem, freie Neuromasten) als kompensatorische Systeme zum

fehlenden optischen Orientierungssinn der *Anoptichthyes*-Arten verändert (Grobbe und Hahn 1958, Hahn 1960, Schemmel 1967, Popper 1970, Weiss und Martini 1970, Frühbeis 1984, Peters et al. 1993). Das Fehlen kompensatorischer Ausprägungen führen Peters et al. (1993) auf die weitreichende Präadaptation des Flußfisches für das Höhlenleben sowie die geringe Zeitspanne seit der Entstehung der *Anoptichthyes*-formen zurück. Teyke (1990) fand hingegen bei der Höhlenform ein morphologisch verändertes Seitenliniensystem im Vergleich mit der Flußform und vermutete eine verbesserte Leistungsfähigkeit.

Voneida und Fish (1984) untersuchten die tectale Anatomie und Physiologie des *Anoptichthyes jordani* und verglichen diese mit der des sehenden *Astyanax mexicanus* und dem Goldfisch. Sie fanden mit histologischen und experimentellen neuroanatomischen Methoden, außer den stark reduzierten retinotectalen Projektionen bei der Höhlenform, eine Übereinstimmung der Konnektivität und Struktur der Tecta des Höhlenfisches mit den beschriebenen der Vergleichstiere. Da mit elektrischer oder visueller Stimulation der optischen Zyste bei der Höhlenform keine tectalen Antworten hervorgerufen werden konnten und alle Versuche der visuellen Konditionierung erfolglos waren, folgerten die Autoren, daß der rudimentäre retinotectale Eingang funktionslos ist. Auditorische Stimulation sowie Stimulation des Seitenliniensystems führten in beiden *Astyanax*-formen zu keinen tectalen Antworten, während eine dünne somatische Repräsentation in den tieferen Schichten der Flußfisch tecta im Gegensatz zu der dichten, gut organisierten im Höhlenfisch gefunden wurde. Allgemein sind aber nach den Autoren die intratectale Organisation und Physiologie bei beiden *Astyanax*-Formen, mit Ausnahme der visuellen Einflüsse, gleich.

Eine nachfolgende Untersuchung (Sligar und Voneida 1976) beschäftigte sich mit der Funktion des Tectum mesencephali bei der Höhlenform des *Astyanax mexicanus*, indem die tectalen Efferenzen verfolgt wurden. Efferenzen wurden zum ipsilateralen Nucleus isthmi, ipsi- und contralateralen Prätectum, Tectum mesencephali und Torus longitudinalis beschrieben. Aufgrund dieser Befunde vermuteten die Autoren eine Beteiligung des Tectum an umfassenden sensorimotorischen Aktivitäten.

1976 fanden Voneida und Sligar mit der Nauta-Gygax und autoradiographischen Methoden bei der Flußform des *Astyanax mexicanus*, im Gegensatz zu Befunden an anderen Teleostern, außer den bis dahin bekannten contralateralen auch ipsilaterale retinale Projektionen im lateralen Teil des ipsilateralen optischen Traktes und konnten diese bis ins Diencephalon und das Prätectum verfolgen. Die contralateralen Projektionen erreichten die präoptische Region, diencephale Kerngebiete sowie das Tectum mesencephali. In der Höhlenform hingegen waren

die retinalen Efferenzen spärlich und im Chiasma opticum vollständig gekreuzt. Wenige retinale Projektionen erreichten die präoptische Region, das Prätectum sowie das Tectum mesencephali.

Da dieser Arbeit keine cytoarchitektonische Analyse zugrunde liegt, ist sie für einen Vergleich mit Befunden anderer Untersuchungen bzgl. des visuellen Systems nur bedingt verwendbar (s. Diskussion).

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Die Versuchstiere

#### 2.1.1 Herkunft der Versuchstiere

Herr Hempel vom Landesmuseum in Hannover stellte freundlicherweise drei Flußfischpaare der Spezies *Astyanax mexicanus* zur Verfügung, die nachgezüchtet werden konnten. Der Ursprung dieser Flußsalmler läßt sich leider nicht mehr rekonstruieren, ist aber für meine Untersuchungen auch nicht relevant.

Aus dem Aquariumhandel wurden 20 adulte Höhlensalmler erworben und ebenfalls nachgezüchtet. Wie in Abschnitt 1.3.1 beschrieben sind die erworbenen Tiere auf ursprünglich in der Chica-Höhle gefangene *Anoptichthys jordani* (später auch als *Astyanax hubbsi* bezeichnet) zurückzuführen.

#### 2.1.2 Hälterung der Versuchstiere

Da die Höhlensalmler (95%) das Futter nicht wie die Flußform von der Wasseroberfläche sondern vom Boden aufnehmen, wurden die beiden Populationen, um Nahrungsnachteile zu vermeiden, getrennt gehalten.

Entsprechend den ökologischen Bedürfnissen (s. Abschnitt 1.3.1) wurden die Flußsalmler (Abb. 3.1A) in länglichen, 200 l Becken zum Ausschwimmen gehalten, in der ein starker (Pump-) Filter für ständige Strömung sorgte. Die Sauerstoffanreicherung erfolgte zusätzlich zu der Oberflächenbewegung durch Belüftungs-Sauerstoffsteine. In der Mitte des Beckens wurde eine senkrecht stehende, offene Tonröhre plaziert, um den Tieren das Schwimmen im Schwarm um den Gegenstand herum zu erleichtern. Außer der Röhre sorgten weiterhin größere, schwimmende Holzstücke für dunklere Unterschlupfmöglichkeiten. Die Wassertemperatur wurde bei 20-22 °C gehalten.

Das Becken der Höhlenform umfaßte ebenfalls 200 l, wurde aber mit einem schwächeren Filter ausgestattet, um die Strömung gering zu halten. Auf einen zusätzlichen Sauerstoffstein wurde verzichtet. Höhlensalmler (Abb. 3.1C) zeigen weder Schwarm- noch phototaktisches Verhalten, darum wurden keine Gegenstände ins Becken oder auf die Wasseroberfläche verbracht. Die Wassertemperatur betrug 18-20 °C.

Der Boden beider Aquarien wurde von Tonröhrchen und Zeolith (Molekularsieb) bedeckt und wöchentlich abgesaugt. Das Wasser wurde zusätzlich zur Bindung größerer, schädlicher Moleküle und zur leichten Ansäuerung (pH 6,0-6,5) über Kohle

gefiltert, die im zweimonatigem Abstand erneuert wurde. Alle zwei Wochen erfolgte ein ca. 30%iger Wasserwechsel mit frischem, kaltem Leitungswasser. Die Wasserhärte lag unter 18 °dGH. Die Aquarien standen in einem hellen Raum nahe den Fenstern. Der Tag-Nacht-Rhythmus richtete sich nach den natürlichen Lichtbedingungen. Die Tiere erhielten viermal wöchentlich Trockenfutter und zusätzlich einmal wöchentlich zur Vitaminversorgung gemischtes Frostfutter.

Die meisten genannten Hälterungsbedingungen sind nicht zwangsläufig notwendig, erleichtern aber auf Dauer durch eine gute Wasserqualität die Pflege der Becken und führen durch „artgerechte“ Haltung zu einer gesunden, fortpflanzungsfähigen Population.

Die durch Kreuzung der Fluß- und Höhlenform gezüchteten (s. u.) Hybriden (Abb. 3.1B) wurden wie die Flußfische gehältert.

### **2.1.3 Zucht und Aufzucht von *Astyanax mexicanus***

Die Geschlechter des *Astyanax mexicanus* beider Formen lassen sich relativ leicht durch die Körper- und Kopfform unterscheiden. Zur Zucht und Kreuzung wurden die Tiere paarweise in ein mit 50% frischem Leitungswasser gefülltes, 25 °C warmes und mit einem äußerst geringfügig arbeitenden Umwälzfilter ausgestattetes Ablaichbecken (ca. 50 l) gesetzt, in dem keine Strömung spürbar war und der Filter nur einer gleichmäßigen Temperaturverteilung diene. Die im Vergleich zu den Hälterungsbedingungen geänderten Parameter (frisches Wasser, erhöhte Temperatur) beeinflussen die Laichbereitschaft positiv, vermutlich indem dadurch günstigere Umweltbedingungen (Frischwasser, Sommer) simuliert werden. Die geringe Größe des Beckens dient dem leichteren und häufigeren Kontakt beider Geschlechter, was ebenfalls für die Ablaichbereitschaft förderlich ist. Jawamoos und Laichkraut dienten als Laichsubstrat, an denen die Eier abgestrichen wurden. Der Boden des Ablaichbeckens wurde zum Schutz der Eier mit kleinen Tonröhrchen, in die die Eier fielen, bestückt. Nach dem Ablaichen (nach 1-2 Tagen) wurden die Elterntiere entfernt, da sie starke Laichräuber sind. Im Ablaichbecken erfolgte keine Fütterung um die Wasserqualität für die Entwicklung der Eier einigermaßen stabil zu halten.

Die Jungfische schlüpften nach 2-3 Tagen und schwammen nach weiteren 2-3 Tagen frei. Die Aufzucht erfolgte während der ersten 4 Wochen durch Fütterung mit frisch geschlüpften Artemia, anschließend wurde zusätzlich Trockenfutter und

kleines Gefrierfutter angeboten. Ein geringer Teilwasserwechsel sowie Säuberung des Beckenbodens erfolgte wöchentlich.

#### **2.1.4 Die verwendeten Tiere**

Für die Gesamtansichten der Gehirne der Fluß- und Höhlenform sowie deren Hybride (Abschnitt 2.2.2.1) wurden etwa gleichgroße Tiere mit einer Körperlänge (gemessen von der Mund- bis zur Schwanzspitze) von  $7 \pm 0,2$  cm präpariert.

Für alle anderen Untersuchungen wurden 10 bis 22 Monate alte, adulte Tiere beiderlei Geschlechts mit Körperlängen von  $6,6 \pm 0,6$  cm für die Flußform und  $5,4 \pm 0,5$  cm für die Höhlenform verwendet. Bei der Höhlenform wurde zusätzlich darauf geachtet, daß die untersuchten Tiere einen ähnlichen Grad der Augenreduktion aufwiesen. Dies wurde anhand des Verhaltens (die Tiere fraßen vom Boden), der Überwachung des Auges mit Epidermis (das dunklere Auge war von außen nicht erkennbar) sowie des Augendurchmessers ( $< 1$  mm) festgelegt. Die Anzahl der verwendeten Tiere ist den jeweiligen Abschnitten zu entnehmen.

### **2.2 Untersuchungen zum optischen System**

Die genauen Bezeichnungen und Bezugsquellen der im folgenden Text aufgeführten Reagenzien, Verbrauchsmaterialien und verwendeten Geräte sind, soweit nicht detailliert angegeben, dem Anhang (Abschnitt 6) zu entnehmen.

#### **2.2.1 Gewebepreparation**

##### **2.2.1.1 Narkose**

Die Narkose der zu untersuchenden Tiere erfolgte je nach Körpergröße und Phänotyp (die Höhlenfische brauchten längere Narkosezeiten als die Flußfische bei gleicher Körpergröße) 2-4 min. in einer 0,15%igen Tricainmethansulfonat-Lösung (MS 222, Sigma, Deisenhofen), bis die Kiemen nur noch leicht bewegt wurden.

Die betäubten Tiere wurden vermessen (Längenmessung vom Maul bis zur oberen Schwanzspitze) und das Geschlecht bestimmt.

### 2.2.1.2 Perfusion

Um die für die Fluoreszenzuntersuchungen störenden Erythrozyten zu entfernen und das Gehirn zur besseren Gewebeerhaltung so schnell wie möglich zu fixieren wurden die Tiere perfusionsfixiert. Dazu wurden die narkotisierten Salmmler in Rückenlage fixiert und das Herz freipräpariert. Mit einer Vorlauflösung, bestehend aus 0,1 M Phosphatpuffer (pH 7,4) mit einem Zusatz von 250 mg NaNO<sub>2</sub> pro Liter zur Entspannung der Gefäßmuskulatur, wurde zunächst bei Raumtemperatur 5 min. das Blut durch intracardiale Perfusion herausgewaschen und das Gewebe anschließend mindestens 5 min. mit 4% Paraformaldehyd in 0,1 M Phosphatpuffer gelöst (pH 7.4), perfusionsfixiert.

Für den 0,1 M Phosphatpuffer wurden 2,76 g Natriumdihydrogenphosphat-Monohydrat und 11,37 g wasserfreies di-Natriumhydrogenphosphat pro 1000 ml bidestillierten Wassers verwendet und die Lösung auf pH 7.4 eingestellt. Für die Herstellung der Fixierungslösung wurde, um beim Lösen des Paraformaldehyds nicht die Pufferkapazität zu verbrauchen, der Phosphatpuffer doppelt so konzentriert wie benötigt als Stammlösung angesetzt und das Paraformaldehyd zunächst in bidestilliertem Wasser gelöst, bevor der 0,2 M Phosphatpuffer zugegeben wurde. Die verwendete Fixierungslösung wurde immer frisch angesetzt.

### 2.2.1.3 Gewebeentnahme und Fixierung

Je 5 Tiere der Fluß- und Höhlenform sowie deren Hybride wurden für eine Gesamtansicht der Gehirne (Abschnitt 2.2.2.1) sofort nach der Perfusion präpariert. Für die cytoarchitektonische Analyse (Abschnitt 2.2.2 bzw. 2.2.2.2) sowie die hodologischen Untersuchungen (Abschnitt 2.2.3) wurde im Anschluß an die Perfusion schnell der Kopf der Tiere vom Körper getrennt, der untere Teil des Kopfes entfernt, das caudale Schädeldach geöffnet und der verbliebene Schädel für die Markierungsversuche 24 Stunden und für die histologischen Untersuchungen 5 Tage im Dunkelheit bei 4 °C fixiert. Für die Fixierung wurde phosphatgepufferte, 4%ige Paraformaldehydlösung (pH 7,4) verwendet, da die Pufferung der Zersetzung des Formaldehyds in Ameisensäure und Methanol entgegenwirkt. Diese beiden Oxidoreduktionsprodukte würden den Fixierungsvorgang behindern und inkorporiertes Dil aus der Membran lösen. Zusätzlich wurde das Fixierungsmittel alle 4 Tage durch eine frisch angesetzte Lösung ersetzt.

## 2.2.2 Histologische Untersuchungen

Für die histologischen Untersuchungen wurden zunächst Gesamtansichten der Gehirne der Fluß- und Höhlenform und deren Hybriden erstellt, um einerseits bereits makroskopisch sichtbare Unterschiede registrieren zu können und andererseits Vorlagen für die Darstellung der Schnittebenen zu gewinnen.

Da über die Histologie und Cytoarchitektur des Gehirns von *Astyanax mexicanus* bisher nur wenig bekannt ist (s. Abschnitt 1.3.2), wurde der Untersuchung der retinalen Projektionen eine detaillierte cytoarchitektonische Analyse der retinorezipienten zentralen Regionen vorangestellt, um die Ergebnisse der nachfolgenden Dil-Tracingexperimente sicher Strukturen des zentralen Nervensystems zuordnen zu können und eine Vergleichbarkeit mit den Angaben aus der Literatur zu gewährleisten. Für die Analyse der lichtmikroskopisch sichtbaren Gehirnstrukturen der Fluß- und Höhlenform wurden je Phänotyp 8 Paraffinschnittserien angefertigt, die anschließend mit der kombinierten Zell- und Markscheidenfärbung nach Klüver und Barrera (1953) angefärbt wurden. Aufgrund der geringen Größe der Versuchstiere und damit ihrer Gehirne wurden, um Verletzungen des Hirngewebes zu vermeiden, für die Paraffinhistologie ganze Schädel entkalkt und geschnitten. Anhand der gefärbten Schnittserien erfolgte die Identifizierung der einzelnen Kerngebiete und Fasersysteme sowie der Vergleich der Gehirne der Fluß- und Höhlenform des *Astyanax mexicanus*.

### 2.2.2.1 Gesamtansichten der Gehirne

Für einen grobmorphologischen Vergleich der Gehirne der verschiedenen Phänotypen des *Astyanax mexicanus* wurden von der Fluß- und Höhlenform sowie deren Hybriden jeweils 5 frisch perfundierte Gehirne unter einem Operationsmikroskop (OPMI 6-F, Zeiss, Oberkochen) freipräpariert, die Hirnhäute und Plexus chorioidei entfernt und die jeweiligen Dorsal-, Ventral- und Lateralansichten mit einem Photomakroskop (M 400, Wild, Heerbrugg/Schweiz) abphotographiert (s. Abschnitt 2.2.2.6 Auswertung und Dokumentation).

Um einen semiquantitativen Größenvergleich der Gehirne zu ermöglichen wurden jeweils etwa gleich große Tiere (Körperlänge  $7 \pm 0,2$  cm, s. a. Abschnitt 2.1.4) verwendet.



### **2.2.2.2 Entkalkung**

Da die Form des Gehirns in der Schädelkapsel am besten erhalten bleibt und so auch vor oberflächlicher Beschädigung geschützt ist, wurden für die cytoarchitektonische Untersuchung ganze Schädel entkalkt und nachfolgend geschnitten.

Die Entkalkungslösung und enthielt 41.3 g Dinatrium-EDTA und 4.4 g Natriumhydroxid Plätzchen gelöst in 1000 ml bidestilliertem Wasser (pH 7.2). Für die Entkalkung der Schädel wurde zunächst das Fixierungsmittel durch mehrmaliges Auswaschen in 0,1 M Phosphatpuffer (4 x 30 min.) aus dem Gewebe entfernt und die Schädel anschließend für 2 Wochen bei Raumtemperatur entmineralisiert. Die Entkalkungslösung wurde alle 4 Tage erneuert.

### **2.2.2.3 Entwässerung und Paraffineinbettung**

Die fixierten und entkalkten Schädel wurden für die Erstellung von Paraffinschnittserien wie folgt entwässert:

- 2 x 30 min. in 30%igem Ethanol,
- 2 x 30 min. in 50%igem Ethanol,
- 24 h in 70%igem Ethanol,
- 24 h in 80%igem Ethanol,
- 4 x 30 min. in 90%igem Ethanol,
- 4 x 30 min. 96%igem Ethanol und
- 3 x 1 h 100%igem Ethanol.

Zur Entfernung des Alkohols und zur Vorbereitung des Gewebes auf die Paraffineinbettung wurde der Schädel 3 x 1 h im Intermedium Histoclear gelagert. Anschließend wurden die so vorbereiteten Schädel über Nacht und dann nochmal für eine Stunde mit Histoplast-S bei 37°C durchtränkt und anschließend mit frischem Histoplast-S in Blockform ausgegossen.

### **2.2.2.4 Erstellung von Paraffinschnittserien**

Mit einem Serienschneidmikrotom (Minot, Jung, Heidelberg) wurden von den aufgeblickten und in Paraffin eingebetteten Schädeln 14 µm dicke, transversale Serienschritte angefertigt und diese in bidestilliertem Wasser auf gereinigten, entfetteten, beschrifteten und zur Haftung der Schnitte mit Eiweiß-Glycerin

bestrichenen Objektträgern auf einer Wärmeplatte (maximal 40 °C), aufgefangen und 30 min. vorgetrocknet. Die Endtrocknung erfolgte anschließend im Wärmeschrank bei max. 40 °C (1-5 Tage), um eine gute Bindung der Schnitte an die Objektträger zu gewährleisten und so ein Ablösen bei der folgenden Färbung zu vermeiden.

### **2.2.2.5 Färbung und Lagerung der gefärbten Schnitte**

Für die cytoarchitektonische Untersuchung und Darstellung der Hirnstrukturen wurde die modifizierte kombinierte Zell- und Markscheidenfärbung nach Klüver und Barrera (1953) gewählt, da mit dieser Färbung hervorragend sowohl vorwiegend kernhaltige Bereiche (Nuclei) von vorwiegend kernlosen Gebieten (Neuropil) unterschieden werden können als auch Markscheiden dargestellt werden, was eine sehr gute Identifizierung der einzelnen Gehirnelemente erlaubt.

Folgende Lösungen wurden hierfür angesetzt:

- A: 0.1%ige Luxol Fast Blue MBS-Lösung in 96%igem Ethanol mit 5 ml/l 10%iger Essigsäure (Myelinfärbung).
- B: 0.1%ige wässrige Kresylechtviolettlösung mit 15 Tropfen 10%iger Essigsäure pro Liter Lösung (Kernfärbung).
- C: 0.05%ige Lithiumcarbonatlösung.

Die Färbung der erstellten Schnittserien erfolgte wie folgt:

- 3 x 10 min. in HistoClear entparaffinieren,
- Lösungsmittel 2 x 5 min. in abs. Ethanol entfernen,
- mehrmals in 96%igem Ethanol waschen,
- 10 min. in 96%iger Alkohol belassen,
- Lösung A filtrieren und 2 h bei 57°C färben,
- Färbelösung in bidestilliertem Wasser abspülen,
- kurz in Lösung C tauchen,
- vorsichtig mehrmals kurz in 70-80%igem Ethanol unter mikroskopischer Kontrolle differenzieren,
- zur Beendigung der Differenzierung in bidestilliertem Wasser abspülen,
- gründlich in bidestilliertem Wasser waschen,
- Lösung B filtrieren und 5 min. in angewärmter Lösung (30 °C) gegenfärben,
- mehrmals in 96%igem Ethanol differenzieren bis der Alkohol klar bleibt und
- 10 min. in abs. Ethanol entwässern.

Anschließend wurde der Alkohol in drei 10 minütigen Histoclearbädern entfernt und die Schnitte mit Histomount eingedeckt.

### 2.2.2.6 Auswertungsverfahren und Dokumentation

Die freipräparierten Gehirne der beiden Phänotypen des *Astyanax mexicanus* sowie deren Hybrid wurden zur Dokumentation der Gehirnansichten mit einem Photomakroskop (M 400, Wild, Heerbrugg/Schweiz) von dorsal, ventral und lateral photographiert.

Hierzu wurde der Ilfordfilm Pan F (50) S/W verwendet und entsprechend den Herstellerangaben mit dem Entwickler Rodinal (Agfa, Leverkusen) entwickelt. Die Abzüge wurden auf dem Photopapier Ilfospeed RC Deluxe Glossy (Härte 4, Ilford) angefertigt und nach dem Belichten wie folgt entwickelt:

- 1 min. in Neutol Liquid NE (Agfa, Leverkusen) entwickeln,
- Entwicklung 5 min. in 3%iger Essigsäure stoppen,
- 10 min. fixieren (Tetenal, Norderstedt) und
- 15 min. wässern.

Die Dorsal-, Ventral- und Lateralansichten wurden von den so entstandenen Photos auf Folien übertragen und von den jeweils phänotypisch zusammengehörenden Ansichten Durchschnittszeichnungen angefertigt (Abb. 3.2-3.5). Die Zeichnungen der verschiedenen Gehirnansichten der Phänotypen dienten als Basis für die Beschreibung und den Vergleich der Gehirne miteinander sowie als Vorlage zur Darstellung der Schnittebenen.

Die histologische Auswertung der erstellten, gefärbten Schnittserien, d. h. die Identifizierung der verschiedenen Regionen und Nuclei innerhalb des Gehirns, erfolgte an einem Standardlichtmikroskop (Zeiss, Oberkochen). Die verwendete Nomenklatur richtet sich nach der von Braford und Northcutt (1983), modifiziert durch Northcutt und Wullimann (1988), Wullimann und Northcutt (1988), Wullimann und Meyer (1990) und Wullimann et al. (1996). Diese Nomenklatur wird inzwischen von den meisten Autoren verwendet und ihr einheitlicher Gebrauch erleichtert den Vergleich der Ergebnisse innerhalb der Literatur. Die Kriterien für die Analyse möglicher homologer Kerngebiete waren vor allem topologische und cytoarchitektonische Merkmale wie die Lage und Form der Kerngebiete, die Verteilung der Zellen innerhalb der Nuclei sowie die Zellgröße (semiquantitativ) und -form.

Zur Darstellung der histologischen Ergebnisse wurden die gefärbten Schnittserien halbseitig mit einem Photomikroskop (Photomikroskop III R524, Zeiss, Oberkochen) photographiert. Zur Kontraststeigerung wurde ein Grünfilter verwendet. Für die photographische Dokumentation wurde der Ilfordfilm Pan F (50) S/W verwendet, der wie oben beschrieben entwickelt und abgezogen wurde.

Anschließend konnten die Photos der Transversalschnitthälften symmetrisch durch eine schematische Graphik ergänzt werden, in die die identifizierten Gehirnelemente (Fasern, Nuclei und Areale) eingetragen wurden. Diese Graphiken dienten im folgenden auch der Darstellung der Befunde der Markierungsversuche.

### **2.2.3 Hodologische Untersuchungen**

Um die Ergebnisse der cytoarchitektonischen Analyse vor allem der primären, visuellen Eingang erhaltenden Kerngebiete abzusichern (s. Abschnitt 1.1) und um einen Beitrag zur Aufklärung des Organisations- und Verschaltungsmusters im Prätectum (s. Abschnitt 1.2.3) bei *Astyanax mexicanus* zu leisten, wurden zusätzlich zunächst hodologische Untersuchungen zur Charakterisierung der visuellen, diencephal-prätectalen Nuclei durchgeführt. Diese Markierungsversuche dienten auch dazu, die Ergebnisse der im Anschluß durchgeführten Untersuchung der retinalen Projektionen sicher Gehirnstrukturen zuordnen zu können und um vergleichbare Daten mit anderen Fischgruppen zu erzielen. Zur Darstellung der Faserverbindungen wurde der Fluoreszenzfarbstoff Dil als neuronaler Tracer verwendet (s. u.).

#### **2.2.3.1 Dil als neuronaler Tracer**

Für die Tracingexperimente wurde ausschließlich die neuronale Markierung mit Dil (1,1'-dioctadecyl-3,3',3'-tetramethylindocarbocyanine perchlorate, Molecular Probes/Inc., Eugene, Oreg., USA) gewählt. Dieser carbocyanine Farbstoff ist eine lipophile Substanz, die anterograde und retrograde Färbung von Neuronen *in vivo* und *in vitro* ermöglicht (Godement et al. 1987, Honig und Hume 1986, 1989). *In vivo* werden die Kristalle, auf Nervengewebe oder periphere Nervenendigungen gegeben, sowohl durch aktiven axonalen Transport als auch durch passive Diffusion transportiert. In aldehydfixiertem Gewebe werden die Dil-Kristalle mit ihren hydrophoben, fettlöslichen Hydrocarbonketten in die Lipidfraktion der Plasmamembran der Nervenfasern eingefügt und breiten sich frei entlang des Konzentrationsgradienten aus, wobei die hydrophilen Anteile der Membran als

Diffusionsbarriere wirken. Dil-Tracing wurde an aldehydfixiertem, neuronalem Gewebe verschiedener Submammalier und Säugerarten vorgenommen und ist inzwischen, aufgrund ihrer Empfindlichkeit, die am häufigsten angewendete Methode für hodologische Untersuchungen.

Da die Resultate der Dil-Markierung durch zu lange Inkubationszeiten und damit einhergehender transneuronaler Markierung gefälscht werden können, dienten Voruntersuchungen der Ermittlung der exakten Inkubationszeiten für die jeweiligen Applikationsorte.

### **2.2.3.2 Dil-Applikation und Applikationsorte**

Für die Markierungsversuche zur Charakterisierung diencephal-prätectaler Kerngebiete wurden die Gehirne aus den vorbehandelten Schädeln nach 24-stündiger Immersionsfixierung (s. Abschnitt 2.2.1.3) unter einem Operationsmikroskop (OPMI 6-F, Zeiss, Oberkochen) freipräpariert. Die entsprechenden Applikationsorte (s. u.) wurden mit kleinsten Kimwipesstückchen zum Schutz gegen Kontamination des umliegenden Gewebe begrenzt, mit einem Skalpell verletzt und zur Entfernung hydrophiler Flüssigkeit trockengetupft (Kimwipes), um den Kontakt zwischen dem Fluoreszenzfarbstoff und der Lipidfraktion zu gewährleisten. Im Anschluß konnten feinste Dil-Kristalle mit einer Minutiennadel auf das frisch verletzte neuronale Gewebe verbracht werden.

Für die hodologische Charakterisierung diencephal-prätectaler Kerngebiete wurde bei jeweils 11 Fluß- und Höhlenfischen Dil in das caudale, dorsolaterale Cerebellum appliziert. Zur Darstellung der Faserverbindungen des Prätectum mit dem Lobus inferior hypothalami wurde Dil bei jeweils 9 Tieren pro Phänotyp in den caudolateralen Anteil des Lobus inferior hypothalami verbracht. Um eine mögliche Beteiligung des Nucleus corticalis an der höheren visuellen Verschaltung aufzeigen und die Verbindungen des Prätectum weiter charakterisieren zu können, wurde Dil bei jeweils 9 Tieren je Phänotyp in den mittleren Anteil des Nucleus praetectalis posterior appliziert und bei 6 Tieren pro Phänotyp zusätzlich in die dorsolateralen Schichten des Tectum mesencephali, da die Dendriten des Nucleus corticalis vermutlich weit in die tectalen Schichten hineinreichen und mit retinotectalen Efferenzen in Kontakt treten (Übersicht bei Northcutt und Wullimann 1988). Weiterhin wurde Dil bei 9 Flußfischen in den Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis appliziert, um seine prätectalen Verbindungen darzustellen.

Für die Untersuchung der retinalen Projektionen wurde bei beiden Fischformen zunächst nur das Auge vorsichtig entfernt und der Sehnerv freigelegt (Flußform:  $n = 15$ ; Höhlenform:  $n = 20$ ). Dieser wurde, wie oben beschrieben, mit Kimwipesstückchen getrocknet und vom umliegenden Gewebe abgegrenzt. Die Verletzung des Sehnerven erfolgte durch seitliche Einstiche mit einer Minutiennadel, in die die Dil-Kristalle gesetzt wurden, so daß die Markierung sämtlicher optischer Fasern gewährleistet wurde.

Die Dil-Applikationen wurden zur eindeutigen Bestimmung von ipsi- und contralateralen Projektionen nur unilateral und zwar ausschließlich im rechten Cerebellum, Lobus inferior hypothalami und Nervus opticus und im linken superfiziellen Prætectum und Tectum mesencephali durchgeführt.

Abschließend wurde der jeweilige Applikationsort zur Fixierung der Dil-Kristalle mit einer 4%igen, aufgekochten und dann abgekühlten Agar Agar-Lösung verschlossen.

### 2.2.3.3 Inkubation

Im Anschluß an die Applikation der Dil-Kristalle wurden die Schädel in 4%iger, gepufferter Paraformaldehydlösung im Wärmeschrank bei Dunkelheit und 37 °C inkubiert. Da die Zersetzungsprodukte des Formaldehyds (Ameisensäure und Methanol) Dil aus der Membran lösen und somit die Resultate verschlechtern oder verfälschen, wurde das Fixierungsmittel alle 4 Tage durch eine frisch angesetzte Lösung ersetzt.

Damit alle Efferenzen und Afferenzen der jeweils markierten Gebiete erfaßt werden konnten, auch diejenigen, die sich in der Nähe der Applikationsorte befinden und durch längere Inkubationszeiten überlagert werden könnten, wurden verschiedene Inkubationszeiten gewählt.

Beim Flußfisch betragen die Inkubationszeiten für die Markierung des

- Cerebellum 7 ( $n = 3$ ), 14 ( $n = 3$ ) und 21 Tage ( $n = 5$ ),
- Lobus inferior hypothalami 5 ( $n = 3$ ), 8 ( $n = 3$ ) und 11 Tage ( $n = 3$ ),
- Nucleus praetectalis posterior 2 ( $n = 4$ ), 3 ( $n = 4$ ) und 5 Tage ( $n = 2$ ),
- Tectum mesencephali 2 ( $n = 3$ ) und 4 Tage ( $n = 3$ ),
- Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis 2 ( $n = 3$ ), 4 ( $n = 3$ ) und 7 Tage ( $n = 3$ ) und
- Nervus opticus 4 ( $n = 5$ ), 8 ( $n = 5$ ) und 14 Tage ( $n = 5$ ).

Beim Höhlenfisch wurden, aufgrund der geringeren Körperlänge und der Ergebnisse der Vorversuche, kürzere Inkubationszeiten gewählt. Diese betragen für die Markierung des

- Cerebellum 5 (n = 3), 10 (n = 3) und 15 Tage (n = 5),
- Lobus inferior hypothalami 4 (n = 3), 6 (n = 3) und 8 Tage (n = 3),
- Nucleus praetectalis posterior 1 (n = 3), 2 (n = 3) und 4 Tage (n = 3),
- Tectum mesencephali 1 (n = 2), 2 (n = 2) und 3 Tage (n = 2) und
- Nervus opticus 3 (n = 6), 6 (n = 6) und 10 Tage (n = 8).

#### **2.2.3.4 Gewebeentnahme, Einbettung und Vibratomschnitte**

Nach beendeter Inkubation wurden die Gehirne in 0,1 M Phosphatpuffer (pH 7,4) ausgewaschen bzw. aus den Schädeln unter dem Operationsmikroskop freipräpariert und die bei der anschließenden Erstellung der Vibratomschnitte störenden Hirnhäute entfernt.

Um die verbliebene Fixierungslösung möglichst vollständig zu entfernen, wurde die Einbettung der Gehirne bei Raumtemperatur wie folgt durchgeführt:

- 20 min. in Eigelb/0,1 M Phosphatpuffer 1:2,
- 20 min. in Eigelb/0,1 M Phosphatpuffer 2:1 und
- 45 min. in Eigelb im Exikator.

Anschließend konnten die Gehirne mit einem Pinsel auf hölzernen Vibratomblocken befestigt werden, indem sie mit Eigelb, angedickt mit wenigen Tropfen Fixierungslösung, umschichtet wurden.

Die so aufgeblockten Gehirne wurden über Nacht bei 4 °C im Dunkeln in 4%iger, gepufferter Paraformaldehydlösung (pH 7,4) ausgehärtet, bevor sie mit einem Vibratom (Model G, Oxford, Foster City, Calif., USA) in eisgekühltem 0,1 M Phosphatpuffer transversal geschnitten wurden. Statt der vom Hersteller empfohlenen Klingen wurden zur Anfertigung der Vibratomschnitte halbierte Rasierklingen (Rotbart extra dünn, Gillette, Berlin) verwendet, da diese sich nicht nur als kostengünstiger sondern auch als besser geeignet erwiesen. Die 50 µm dicken Gehirnschnitte wurden auf einem Objektträger in einem 1:1 Gemisch aus Karion F und 0,1 M Phosphatpuffer eingedeckt und bis zur Auswertung horizontal im Dunkeln bei 4 °C aufbewahrt.

### 2.2.3.5 Auswertungsverfahren und Dokumentation

Die optische Auswertung der Dil-Markierungen anhand der Vibratomschnitte erfolgte nach dem Schneiden innerhalb von 2 Tagen an einem Fluoreszenzmikroskop (Zeiss Universal, Oberkochen) unter Grünanregung (Rhodaminfilter), da das Absorptionsmaximum von Dil bei 546 nm und seine maximale Emission bei 563 nm (Honig und Hume 1986 und 1989) liegen. Mit diesem Filter erscheint Dil in einem leuchtenden Rotorange auf schwarzen Hintergrund, während es durch einen FITC-Filter (Fluoresceinfilter) betrachtet schwach goldgelb wirkt und die umgebenden Gehirnstrukturen noch so gut erkennbar sind, daß eine Gegenfärbung zur Orientierung unnötig wird.

Die topologische Zuordnung der markierten Efferenzen und Afferenzen zu Kerngebieten und Gehirnarealen erfolgte unter Verwendung der Phasenkontrast-Fluoreszenz (FITC-Filter)-Einstellung und anhand des Vergleich mit den gefärbten und cytoarchitektonisch untersuchten Paraffinschnitten. Die Ergebnisse der Dil-Untersuchungen wurden in die angefertigten Graphiken (Abschnitt 2.2.2.6) eingetragen, so daß sogenannte Chartings entstanden.

Für die photographische Dokumentation wurde eine Aufsetzkamera für die Mikrophotographie (C 35 M, Zeiss, Oberkochen) verwendet. Die Aufnahmen erfolgten auf einem Ilfordfilm (400 Delta Professional S/W), der anschließend entsprechend den Herstellerangaben mit dem Entwickler Rodinal (Agfa, Leverkusen) entwickelt und wie im Abschnitt 2.2.2.6 beschrieben auf Photopapier Ilfospeed RC Deluxe Glossy (Härte 4, Ilford) abgezogen wurde.

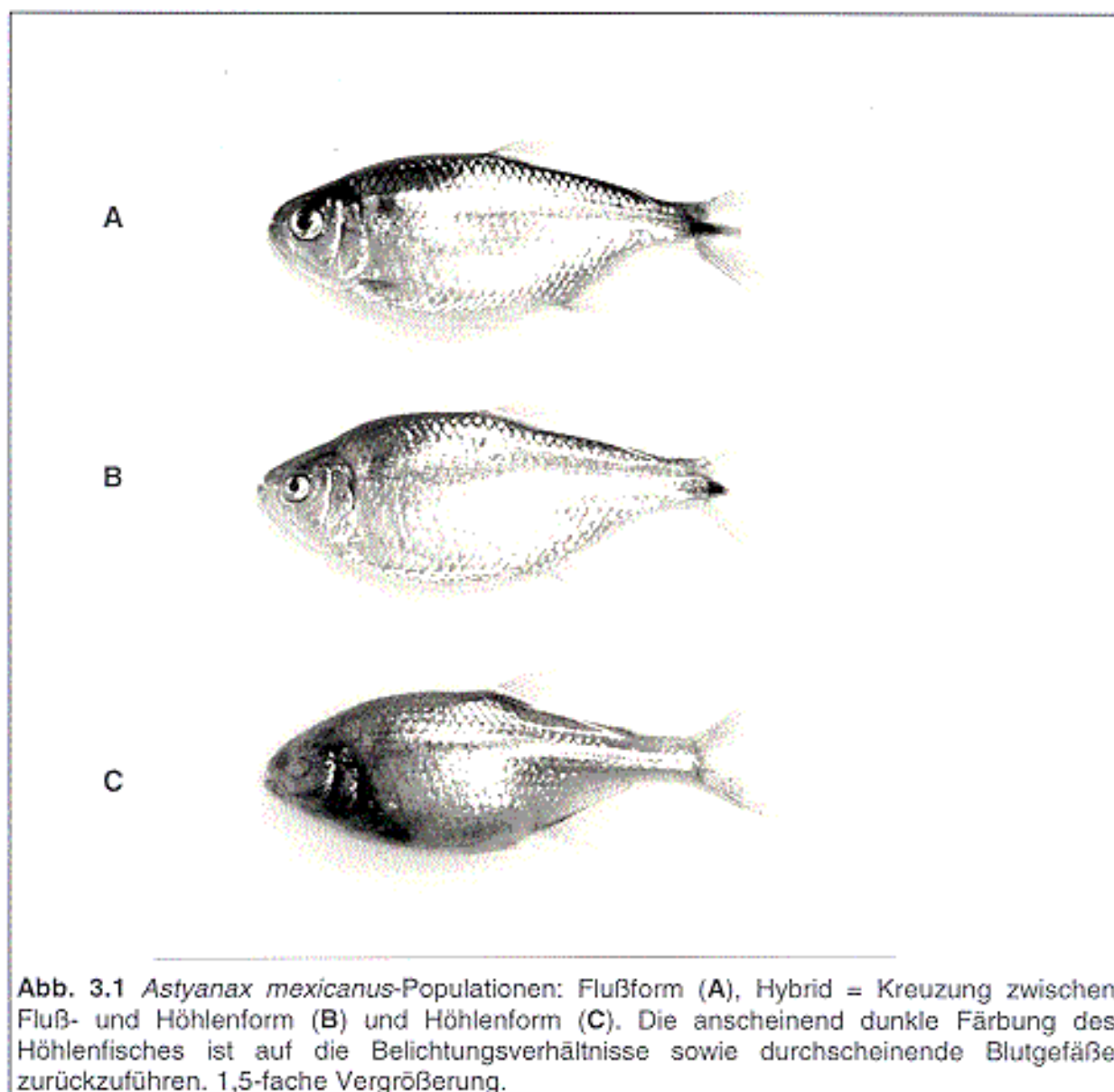


### 3 Ergebnisse

#### 3.1 Die Versuchstiere

Die Flußfische (Abb. 3.1A) waren phänotypisch mit nur geringen Variabilitäten in Pigmentierung und Körperform gleich gestaltet und entsprachen in Aussehen und Verhalten den Angaben in der Literatur (s. Abschnitt 1.3). Auffallend waren die Größenunterschiede gleichaltriger Tiere bei gleicher Hälterung. Sie wurden max. 9,1 cm groß.

Die kleinere Höhlenform des *Astyanax mexicanus* (Abb. 3.1C) erreichte max. Körperlängen von 7,6 cm und wies Unterschiede im Ausmaß der Augenreduktion,



**Abb. 3.1** *Astyanax mexicanus*-Populationen: Flußform (A), Hybrid = Kreuzung zwischen Fluß- und Höhlenform (B) und Höhlenform (C). Die anscheinend dunkle Färbung des Höhlenfisches ist auf die Belichtungsverhältnisse sowie durchscheinende Blutgefäße zurückzuführen. 1,5-fache Vergrößerung.

Pigmentierung und Reaktion auf Licht auf. Während die meisten Höhlenfische das Trockenfutter nach dem Herabsinken vom Boden aufnahmen und keine Reaktion auf Licht zeigten, fraßen ca. 5% der Tiere, wie die Flußform, von der Oberfläche und reagierten mit gesteigerter Schwimmaktivität auf eine plötzliche Lichtquelle. Die Präparation dieser Tiere ergab eine geringere Reduktion der Augen im Vergleich zu den Tieren, die vom Boden das Futter aufnahmen. Dem entsprachen auch ein größerer Sehnervendurchmesser sowie ein breiterer optischer Trakt. Diese Tiere wurden nicht für die Untersuchungen verwendet.

Die Zucht der *Astyanax mexicanus*-Populationen war problemlos und erfolgte auf „natürliche“ Weise, d.h. ohne medikamentöse Stimulation. Flußfischpaare laichten in den sehr frühen Morgenstunden ab und erzeugten ca. 400 Nachkommen pro Paar. Die Höhlenfische laichten dagegen in den späten Vormittagsstunden ab und erzeugten ca. 200 Nachkommen pro Paar.

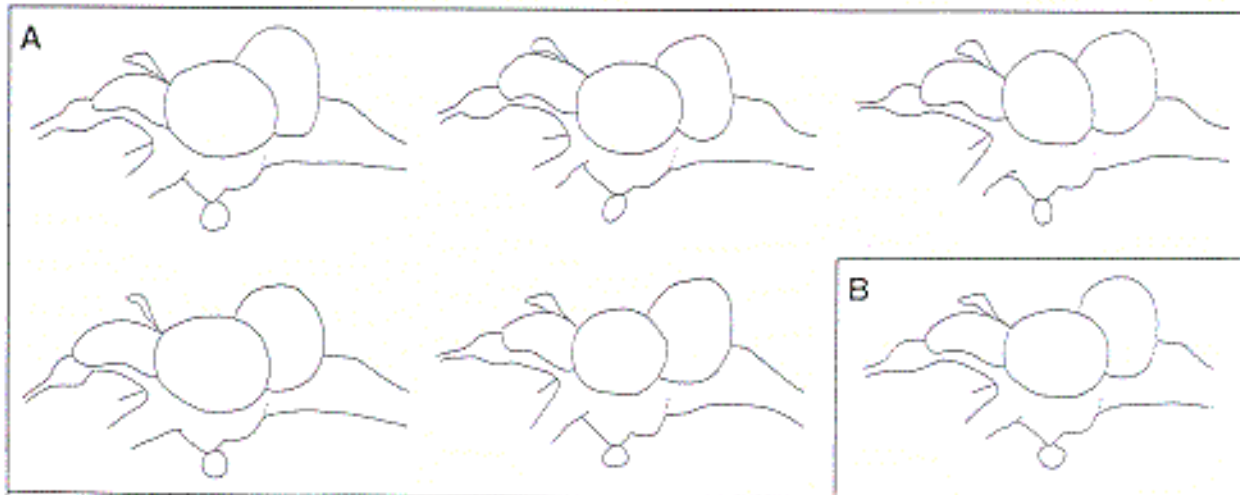
Die Kreuzung von Fluß- und Höhlenfisch gelang nur, wenn man ein großes Höhlenfischweibchen mit einem kleinen Flußfischmännchen zusammenbrachte. Diese Paare laichten ebenfalls in den frühen Morgenstunden ab und erzeugten ähnlich den Flußfischen knapp 400 Nachkommen, von denen 94% Weibchen waren. Die Hybride (Abb. 3.1B) sind uniform und ähneln in Größe und Pigmentierung der Flußform. Der Augendurchmesser ist geringer als bei der Flußform.

Die Kreuzung der Hybriden führte innerhalb von zwei Jahren nur zweimal zu Nachkommen (12 und 8), die zu 70% Mißgestaltungen (Fehlen des Schwanzes oder der Kiemendeckel, Rückgradverkrümmung) zeigten und phänotypisch alle der Kreuzungsgeneration entsprachen.

### **3.2 Gehirnanalysen der *Astyanax mexicanus*-Populationen**

Für den Vergleich des grobmorphologischen Gehirnaufbaus und zur Darstellung der jeweiligen Schnittebene in der Dokumentation wurden von den vollständig herauspräparierten Gehirnen der Fluß- und Höhlenform sowie deren Hybrid Dorsal-, Ventral- und Lateralansichten graphisch erstellt (Abb. 3.3-3.5).

Um genetische Besonderheiten auszuschließen, die sich in einer veränderten Gehirnmorphologie widerspiegeln könnten, wurden jeweils fünf Gehirne pro Phänotyp für die Präparation gewählt. Dies stellte sich als sinnvoll heraus, da das Gehirn eines Höhlenfisches eine Verwachsung der telencephalen Hemisphären mit dem mesencephalen Tectum aufwies, was, wie der Vergleich zeigt, aber nicht repräsentativ ist.



**Abb. 3.2** Die Gehirne innerhalb jeder untersuchten Fischpopulation weisen geringe Variabilitäten auf. Dies wird anhand der Lateralansichten der Gehirne des Flußfisches verdeutlicht (A). Um einen Vergleich der Gehirne der unterschiedlichen Phänotypen des *Astyanax mexicanus* zu ermöglichen, wurden von den entsprechenden Gehirnen Durchschnittszeichnungen angefertigt (B). 6-fache Vergrößerung.

Innerhalb jeder Population der einzelnen Phänotypen treten individuelle Unterschiede bezüglich der makroskopischen Hirnmorphologie sowie der Proportionen der einzelnen Hirnabschnitte zueinander auf, die weder alters- oder größenabhängig noch geschlechtsspezifisch sind (Abb. 3.2A). Um einen Vergleich der Gehirne der verschiedenen *Astyanax mexicanus*-Populationen zu ermöglichen, wurden Durchschnittszeichnungen der Gehirne der einzelnen Phänotypen angefertigt (Abb. 3.2B und 3.3-3.5).

Der Vergleich der vollständig herauspräparierten Gehirne der Fluß- und Höhlenform und des Hybriden zeigt, daß alle Phänotypen des *Astyanax mexicanus* das typische, langgestreckte Gehirn der Teleostee mit der bekannten Gliederung in die fünf Hauptabschnitte Telencephalon, Diencephalon, Mesencephalon, Metencephalon und Myelencephalon aufweisen (Abb. 3.3-3.5). Das Gehirn der Höhlenform war, im Vergleich zur Flußform und den Hybriden, bei gleicher Körperlänge insgesamt verkleinert.

### Telencephalon

Den rostralen Bereich des Telencephalon bilden die großen Bulbi olfactorii. Hier erreichen die kräftigen Fasern der Nervi olfactorii das Gehirn. Im Gegensatz zu einigen Vertretern (z. B. Karpfen) der nahe verwandten Cypriniden, die durch einen nach nasal verlagerten Bulbus olfactorius einen deutlich sichtbaren Tractus

olfactorius ausbilden, sind die olfaktorischen Bulben bei *Astyanax mexicanus* sitzend, das heißt sie liegen dem übrigen Telencephalon direkt an (Abb.3.3-3.5). Größenunterschiede der olfaktorischen Bulbi zwischen den Populationen wurden nicht beobachtet.

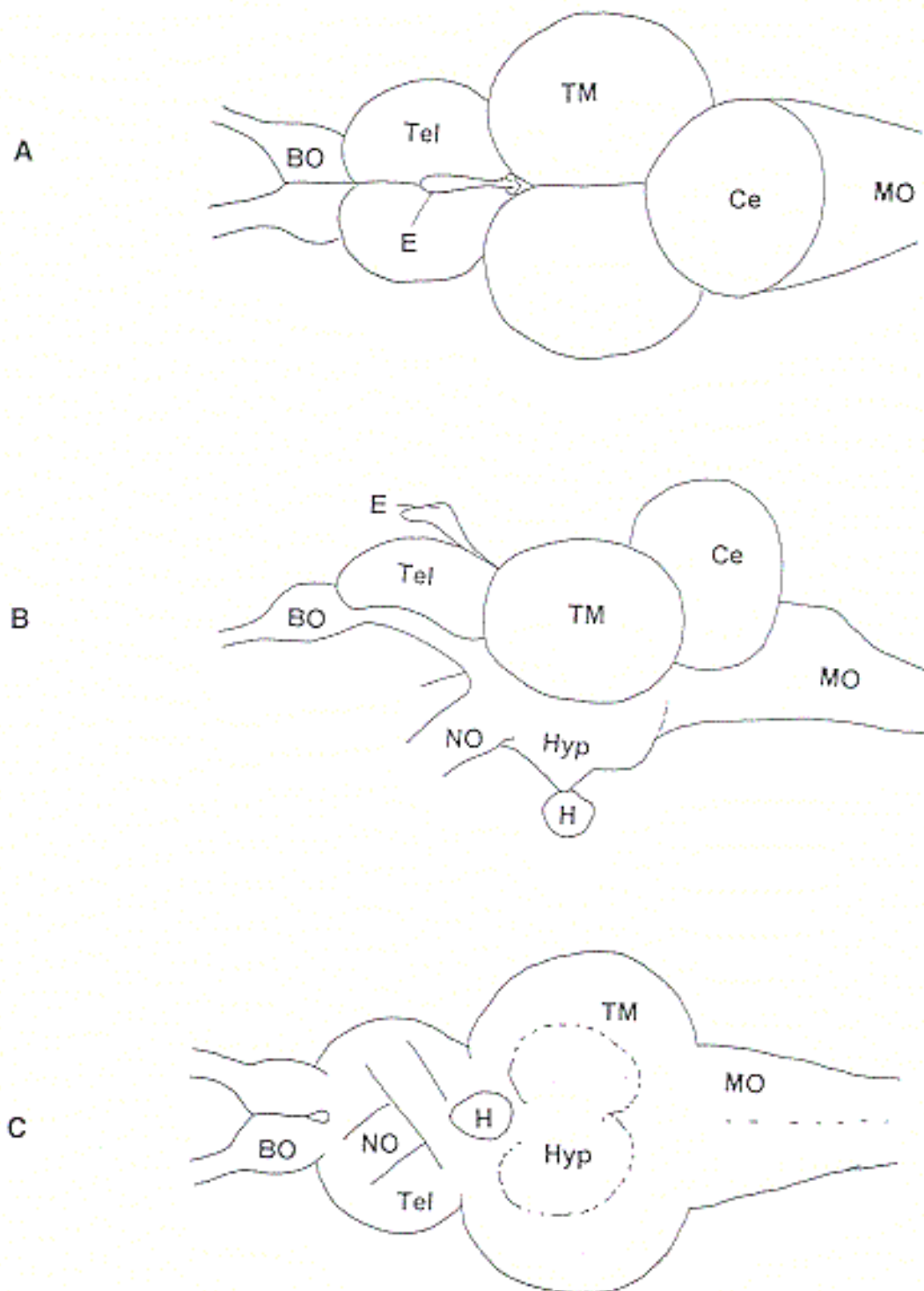
Die telencephalen Hemisphären sind bei den drei untersuchten Fischpopulationen relativ groß. Bei der Flußform und den Hybriden wirken sie, zwischen den rostral liegenden Bulbi olfactorii und dem caudal angrenzenden Tectum mesencephali, gestaucht (Abb. 3.3 und 3.5). Bei der Höhlenform ist dies durch die geringeren Ausmaße der mesencephalen Tecta (s. u.) nicht der Fall (Abb. 3.4). Die Endhirnhemisphären lassen sich von dem ventralen Anteil des Telencephalon durch eine von außen gut erkennbare longitudinal verlaufende Furche (Sulcus externus) abgrenzen. Der ventrale Bereich des Telencephalon geht caudal in das Diencephalon über.

### **Diencephalon**

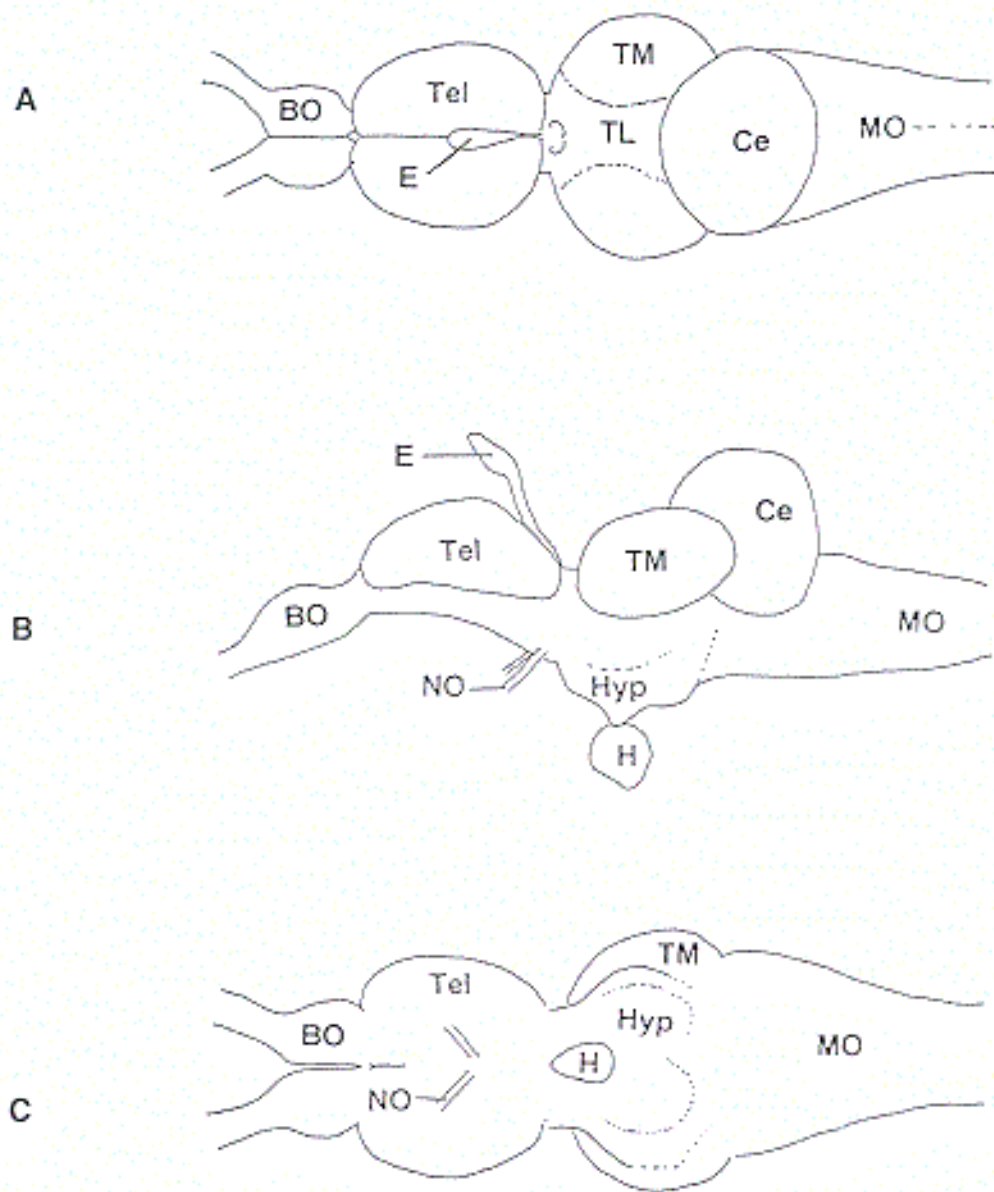
An der ventrorostralen Grenze des Diencephalon treten die Sehnerven über das Chiasma opticum in das Gehirn ein. Während die Sehnerven bei der Flußform und der Kreuzungsform sehr kräftig ausgebildet sind (Abb. 3.3 und 3.5), ist die Reduktion der Sehnerven bei den Höhlenfischen offensichtlich (Abb.3.4). In der Dorsalansicht sind vom dorsalen Diencephalon die beidseitig symmetrisch vorgewölbte Habenulae sowie der Stiel des verhältnismäßig großen, ovalen Pinealorgans sichtbar. Letzteres legt sich nach rostral über die Mediane der telencephalen Hemisphären und reicht etwa bis zu deren Mitte (Abb. 3.3A, 3.4A, 3.5A). Beim Höhlenfisch sind durch die Hypotrophie des Tectum mesencephali (s. u.) wesentlich mehr dorsale diencephale Areale erkennbar (Abb. 3.4A).

Zusätzlich wird das Diencephalon lateral von den mesencephalen Loben weniger verdeckt als bei der Fluß- und Kreuzungsform, was besonders in der Lateralansicht deutlich wird (Abb. 3.3B, 3.4B, 3.5B). In dieser Ansicht sind auch die geringeren rostrocaudalen Ausmaße des optischen Traktes im Gehirn der Höhlenform erkennbar. Die Ventralansicht bietet ein entsprechendes Bild: das Diencephalon des Höhlenfisches ist im Vergleich zum Flußfisch und Hybrid verschmälert (Abb. 3.3C, 3.4C, 3.5C).

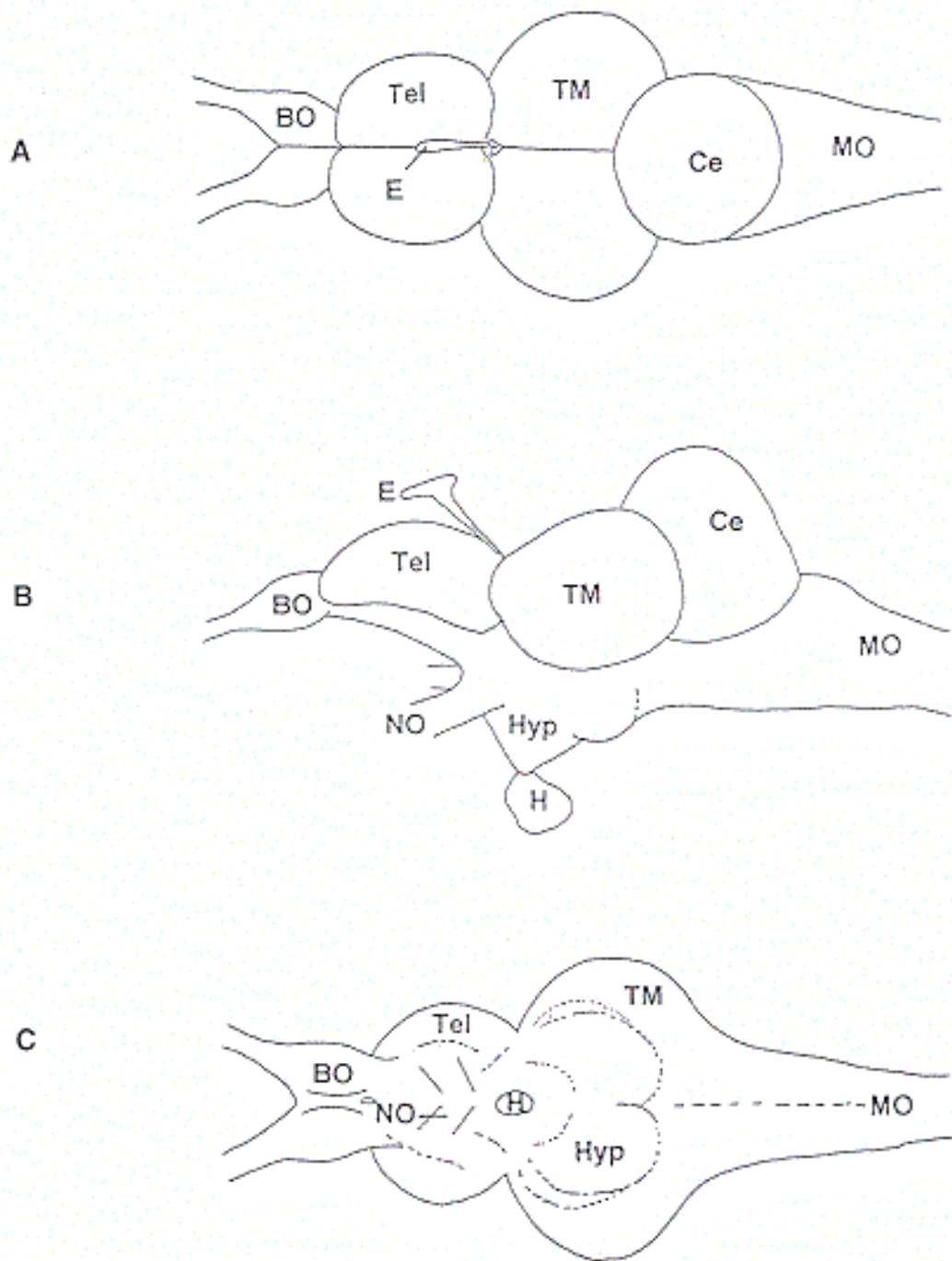
Der Hypothalamus ist in den drei Fischpopulationen durch seine ventrale und caudale Ausdehnung mächtig entwickelt und reicht bis zum metencephalen Hirnstamm (Abb. 3.3-3.5). Die in allen untersuchten Phänotypen ebenfalls stark ausgebildete Hypophyse (H) ist ventral des rostralen Hypothalamus lokalisiert (Abb. 3.3-3.5).



**Abb. 3.3** *Astyanax mexicanus*-Flußform. Dorsal- (A), Lateral- (B) und Ventralansicht (C) des Gehirns. BO: Bulbus olfactorius; Ce: Cerebellum; E: Epiphyse; H: Hypophyse; Hyp: Hypothalamus; NO: Nervus opticus; Tel: Telencephalon; TM: Tectum mesencephali. 13-fache Vergrößerung.



**Abb. 3.4** *Astyanax mexicanus*- Höhlenform. Dorsal- (A), Lateral- (B) und Ventralansicht (C) des Gehirns. BO: Bulbus olfactorius; Ce: Cerebellum; E: Epiphyse; H: Hypophyse; Hyp: Hypothalamus; NO: Nervus opticus; Tel: Telencephalon; TL: Torus longitudinalis; TM: Tectum mesencephali. 13-fache Vergrößerung.



**Abb. 3.5** *Astyanax mexicanus*-Hybrid. Dorsal- (A), Lateral- (B) und Ventralansicht (C) des Gehirns. BO: Bulbus olfactorius; Ce: Cerebellum; E: Epiphyse; H: Hypophyse; Hyp: Hypothalamus; NO: Nervus opticus; Tel: Telencephalon; TM: Tectum mesencephali. 13-fache Vergrößerung.

### **Mesencephalon**

In der Dorsalansicht des Mittelhirns tritt ein morphologischer Unterschied zwischen den Phänotypen des Silbersalmlers besonders deutlich hervor. Während der Flußfisch sehr große mesencephale Loben aufweist (Abb. 3.3), die in der Medianen zusammenstoßen und sowohl das Telencephalon als auch das Cerebellum longitudinal stauchen, sind die Lobi mesencephali des Höhlenfisches soweit reduziert, daß sie in der Medianen auseinanderweichen und vom Vorderhirn abgerückt sind (Abb. 3.4). Beim Flußfisch überwölben die mesencephalen Loben rostral das Diencephalon, so daß lediglich das Pinealorgan sowie die Habenulae von diesem Gehirnteil zu sehen sind. Bei der Höhlenform hingegen sind in der Dorsalansicht wesentlich größere diencephale Areale sowie der in der mesencephalen Mediane liegende Torus longitudinalis sichtbar. In der Lateralansicht überwölben die Mittelhirnloben beim Flußfisch das Diencephalon wesentlich stärker als bei dem Höhlenfisch (Abb. 3.3B und 3.4B).

Die morphologische Ansicht des Mesencephalon beim Hybrid entspricht der des Flußfisches (Abb. 3.3 und 3.5).

Morphologische Unterschiede in der Ausprägung des Tegmentum zwischen den *Astyanax mexicanus*-Populationen wurden nicht beobachtet.

### **Metencephalon und Myelencephalon**

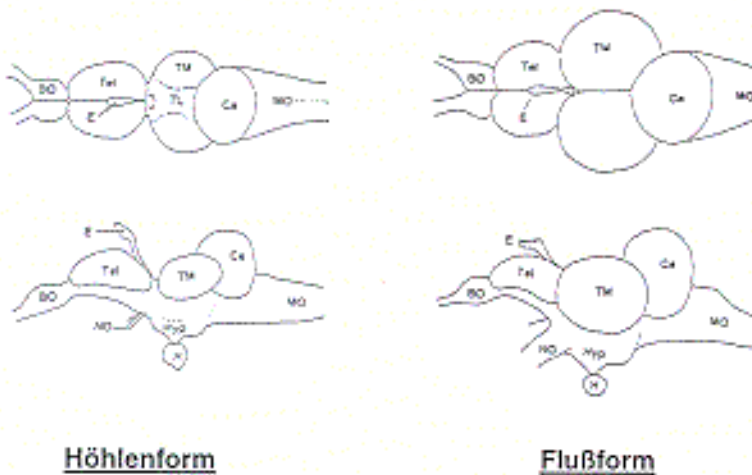
Das metencephale Cerebellum erscheint bei allen untersuchten Phänotypen in Relation zum Gesamthirn gleich groß zu sein (Abb. 3.3-3.5), obwohl es durch die reduzierten mesencephalen Lobi beim Höhlenfisch hier zu einem scheinbar dominierenden Gehirnabschnitt wird. Caudal überragt es geringfügig die Rautengrube des Myelencephalons, lateral die stark ausgedehnte Medulla oblongata.

Die myelencephalen vagalen und facialem Loben weisen bei allen Phänotypen, im Gegensatz zu denen einiger Vertreter der nahe verwandten Cypriniden (z. B. Goldfisch, Karpfen) und Siluriden (Welse), keine Hypertrophierung auf.

#### **3.2.1 Zusammenfassung**

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß charakteristische Unterschiede im äußeren Gehirnaufbau zwischen den untersuchten Phänotypen des *Astyanax mexicanus* zwischen der Fluß- und Höhlenform bestehen, während das Gehirn der Hybriden dem des Flußfisches entspricht. Die Unterschiede zwischen der Fluß- und der Höhlenpopulation sind vor allem mit dem primären optischen System gekoppelt.





Vergleich der Dorsal- und Lateralansichten der Gehirne der Fluß- und Höhlenform aus Abb. 3.3 und 3.4.

Dies wird bei dem Vergleich der Dorsal- und Lateralansichten der Gehirne der Fluß- und Höhlenform aus Abb. 3.3 - 3.4 besonders deutlich (s. links). So sind beim Höhlenfisch sowohl die optischen Nerven (NO) als auch die mesencephalen Tecta (TM) reduziert. Durch die Größenabnahme

dieser Gehirnteile beim Höhlenfisch entstehen deutlich erkennbare Proportionsveränderungen im Vergleich zum Flußfisch. Zusätzlich ist das Gehirn der Höhlenform, im Vergleich zur Flußform und den Hybriden, bei gleicher Körperlänge insgesamt verkleinert.

### 3.3 Cytoarchitektur

Bei der Fluß- und Höhlenform des *Astyanax mexicanus* wurde eine detaillierte, vergleichende cytoarchitektonische Analyse der im allgemeinen an der visuellen Vermittlung beteiligten diencephalen Regionen vorgenommen, um die Ergebnisse der retinalen Tracing-Experimente (Abschnitt 3.5) sicher Bereichen des zentralen Nervensystems zuordnen zu können und um vergleichbare Daten mit anderen Teleosterguppen zu erhalten. Im Anschluß werden die Schichten des Tectum mesencephali dargestellt. Die verwendete Nomenklatur ist im Abschnitt 2.2.2.6 aufgeführt.

#### 3.3.1 Das Diencephalon

In Anlehnung an die Analyse von Braford und Northcutt (1983) wird das Diencephalon in dorsoventraler Richtung in Epithalamus, dorsalen Thalamus, ventralen Thalamus, posteriores Tuberculum und Hypothalamus gegliedert. Wie im Abschnitt 1.2.1 beschrieben, werden aus morphologischen und funktionellen Gründen die Übergangsbereiche zum rostroventralen Telencephalon (präoptische

Region), dorsocaudalen Mesencephalon (Synencephalon) sowie zum mesencephalen Tectum (Prätectum) dem Diencephalon zugeordnet.

### **Präoptische Region**

Die rostrale präoptische Area ist sehr gefäßreich, und das Ependym (Ep) erscheint bei beiden Phänotypen durch die sehr eng aneinanderliegenden, langgestreckten und sehr dunkel gefärbten Zellen spezialisiert (Flußfisch: Abb. 3.6-3.7; Höhlenfisch: Abb. 3.18-3.19). Die Neurone der präoptischen Region umgeben den präoptischen Rezeß des diencephalen Ventrikels (DiV). Der rostral lokalisierte Nucleus praeopticus parvocellularis pars anterior (PPa) liegt dem Ependym direkt an. Seine Zellen zeichnen sich in seinem vordersten Bereich bei beiden Phänotypen durch eine große Diversität bezüglich Größe, Form und Anfärbbarkeit aus (Flußfisch: Abb. 3.6; Höhlenfisch: Abb. 3.18). Caudalwärts nimmt die Variabilität der Zellen ab, und es überwiegen kleine und dunkel gefärbte Neurone (Flußfisch: Abb. 3.7; Höhlenfisch: Abb. 3.19). Der Nucleus praeopticus parvocellularis pars anterior erstreckt sich von der rostral liegenden Commissura anterior (Cant) caudalwärts und geht direkt in den Nucleus praeopticus parvocellularis pars posterior (PPp) über, der dorsal des Chiasma opticum (CO) und rostralen Hypothalamus zu sehen ist (Flußfisch: Abb. 3.8-3.14; Höhlenfisch: Abb. 3.20-3.26). Beide periventriculären Nuclei weisen eine mehrere Zellen starke laterale Ausdehnung auf, in denen bei beiden Fischformen einige größere und heller gefärbte Perikaryen lokalisiert sind. Der caudale Anteil des Nucleus praeopticus parvocellularis pars posterior weist nur noch zwei bis drei Zellagen auf, und die Zellen sind größer und heller angefärbt (Flußfisch: Abb. 3.13-3.14; Höhlenfisch: Abb. 3.26). Dies tritt beim Flußfisch deutlicher hervor als beim Höhlenfisch.

Dorsal der parvozellulären präoptischen Nuclei und caudal der Commissura anterior sind die Neurone des Nucleus praeopticus magnocellularis (PM) zu sehen (Flußfisch: Abb. 3.7-3.11; Höhlenfisch: Abb. 3.19-3.23). In seinem rostralen Bereich sind nur wenige einzelne magnozellanuläre Zellen lokalisiert, während caudalwärts die Zellanzahl zunächst zunimmt, die überwiegende Anzahl seiner Zellen aber nur geringfügig größer ist als die des ventral gelegenen Nucleus praeopticus parvocellularis pars anterior. In dieser Region sind die Zellen des Nucleus praeopticus magnocellularis deutlich heller gefärbt als die der ventral lokalisierten parvozellulären präoptischen Nuclei, liegen verstreuter und sind von einzelnen großen Zellen durchsetzt (Flußfisch: Abb. 3.7-3.8; Höhlenfisch: Abb. 3.19-3.20). Weiter caudalwärts nimmt die Anzahl seiner Zellen dagegen ab, während ihre Größe zunimmt (Flußfisch: Abb. 3.9-3.11; Höhlenfisch: Abb. 3.22-3.23). Einige, ventrolateral des Nucleus praeopticus magnocellularis und lateral der parvozellulären präoptischen Nuclei lokalisierte, magnozellanuläre Neurone könnten ventrale Ausläufer

des erstgenannten darstellen (s. a. o. anteriorer und posteriorer Anteil des Nucleus praeopticus parvocellularis). Der Nucleus praeopticus magnocellularis erstreckt sich bis zum rostralen ventralen Thalamus. In diesem caudalen Bereich sind bei beiden Fischtypen nur noch einzelne und verstreut liegende großzellige Perikaryen des Nucleus praeopticus magnocellularis erkennbar (Flußfisch: Abb. 3.11; Höhlenfisch: Abb. 3.23). Ein in einigen Teleostern beschriebener ventral liegender parvozellulärer Teil des Nucleus praeopticus magnocellularis konnte weder in der Flußform noch im Höhlensalmmler identifiziert werden.

Ventral und lateral des Nucleus praeopticus parvocellularis pars posterior liegt der Nucleus suprachiasmaticus (SC) (Flußfisch: Abb. 3.8-3.14; Höhlenfisch: Abb. 3.20-3.23), der sich vom erstgenannten durch seine etwas heller gefärbten Perikaryen unterscheidet. Rostral wird der Nucleus suprachiasmaticus durch den Nucleus praeopticus parvocellularis pars anterior und ventral durch das Chiasma opticum begrenzt. Die Zellen des ovalen Nucleus suprachiasmaticus liegen rostral eng beieinander. Caudal hat der Nucleus eine größere laterale Ausdehnung und seine Zellen sind größer und liegen verstreuter. Unterschiede in dieser Gehirnregion zwischen der Fluß- und der Höhlenform wurden nicht beobachtet.

### **Epithalamus**

Im Epithalamus sind bei beiden Phänotypen die Strukturen der Habenulae symmetrisch entwickelt (Flußfisch: Abb. 3.10-3.15; Höhlenfisch: Abb. 3.21-3.26). Die Habenula der Höhlenform wirkt aber in Relation zum Gesamtquerschnitt wesentlich größer als die der Flußform. Die Habenula ist in einen dorsalen (Had) und einen ventralen (Hav) Nucleus unterteilt. Die Zellen des ventralen Nucleus unterscheiden sich von denen des dorsalen durch ihre geringere Größe und dunklere Färbung.

Die Epiphyse (E) und der Saccus dorsalis (SD) scheinen in beiden Fischpopulationen gleich groß ausgeprägt zu sein (Flußform: Abb. 3.10, 3.13; Höhlenform: Abb. 3.22-3.23).

### **Ventraler Thalamus**

Direkt unterhalb der rostralen Habenulae und dorsal der präoptischen Region ist der rostrale Teil des ventralen Thalamus lokalisiert. Der Nucleus ventromedialis thalami (VM) erscheint bereits rostroventral der Habenulae und bildet zunächst eine periventriculäre Zellanhäufung, dessen Zellen größer sind als die der Ependymschicht. Hier weisen die Zellen des Nucleus ventromedialis bei der Flußform eine fusiforme und bei der Höhlenform eine eher runde Gestalt auf. Wenig weiter caudalwärts sind die Zellen in zwei länglichen, periventriculären Schichten angeordnet, die ein umgedrehtes „V“ bilden. Der eine Schenkel des „V“ liegt dem Ependym direkt an, während der zweite von dorsomedial (der Verbindung beider

Schenkel) nach ventrolateral verläuft (Flußform: Abb. 3.9-3.13; Höhlenform: Abb. 3.21-3.24). Caudalwärts nehmen die Zellen der Flußform eine mehr ovale Form an, liegen bei beiden Phänotypen unregelmäßiger verteilt und es ist nur noch eine dünne Zellschicht sichtbar (Flußform: Abb. 3.14-3.15; Höhlenform: Abb. 3.25-3.26). Der Nucleus ventromedialis erstreckt sich über die gesamte Länge des ventralen Thalamus bis zum posterioren Tuberculum (s. u.).

Eine weitere periventriculäre Zellgruppe, die aber auf den rostralen ventralen Thalamus beschränkt bleibt, ist der Nucleus intermedius thalami (I) (Flußform: Abb. 3.13-3.15; Höhlenform: Abb. 3.23-3.24). Seine Zellen grenzen eng an die des ventral gelegenen Nucleus ventromedialis thalami, sind aber kleiner, runder, dunkler gefärbt und liegen verstreuter. In Transversalschnitten bilden sie in beiden Salmmerformen eine kleine, kreisförmige Fläche.

Lateral des Nucleus ventromedialis thalami schließen sich die unregelmäßig verteilt liegenden Zellen des Nucleus ventrolateralis thalami (VL) an (Flußform: Abb. 3.10-3.15; Höhlenform: Abb. 3.21-3.26), dessen Zellen bei beiden Phänotypen etwas größer und heller gefärbt sind als die des erstgenannten. Während der Nucleus ventrolateralis in seinem rostralen Anteil ventrolateral des Nucleus ventromedialis lokalisiert ist, liegen seine Zellen caudalwärts eher dorsolateral dieses Nucleus. Bei der Höhlenform besteht der Nucleus ventrolateralis aus wesentlich weniger Zellen als bei der Flußform.

Im übrigen lateralen ventralen Thalamus liegen weitere vereinzelte Perikaryen. Ein lateral lokalisierter Nucleus rostralateralis (Butler und Saidel 1991), wie er in einigen Teleostern beschrieben wurde, konnte aus diesen lateral lokalisierten Zellen in *Astyanax mexicanus* nicht abgegrenzt werden, da keine Anhäufung oder Größenunterschiede der Perikaryen erkennbar waren.

### **Dorsaler Thalamus**

In der Schnittebene des caudalen Nucleus intermedius thalami tritt der rostrale Anteil des dorsalen Thalamus hervor. Ventral der Habenulae und dorsal des Nucleus intermedius thalami ist der Nucleus anterior thalami (A) erkennbar (Flußform: Abb. 3.14-3.15; Höhlenform: Abb. 3.25-3.26), der sich caudal bis zur Commissura posterior (Cpost) und damit über die erste Hälfte des periventriculären dorsalen Thalamus erstreckt. Bei der Flußform sind die kleinen Zellen des rostralen Nucleus anterior in zwei periventriculären Schichten angeordnet, die dorsal zusammenlaufen und eine Zellansammlung bilden (Abb. 3.15). Die mediale Schicht ist zwei bis drei Zellen dick und schließt sich dem Ependym direkt an. Die weiter lateral liegende Schicht umfaßt sechs bis acht Zellenlagen und weist caudal in ihrem ventralen Bereich eine geringe ventrolaterale Ausrichtung auf. Der zwischen beiden Schichten liegende Bereich ist weitgehend zellfrei. Caudal löst sich diese Anordnung und zerfällt in eine

zusammenhängende Zellgruppe. Lateral der rostralen Zellreihen und caudalen Zellgruppen sind weitere, verstreut liegende Zellen lokalisiert. Bei der Höhlenform hingegen bildet der thalamische Nucleus anterior zunächst eine große Zellanhäufung, um dann eine ausgedehnte ovale Form anzunehmen, die sich weit in den diencephalen Ventrikel vorschiebt (Abb. 3.25). Seine kleinen Zellen umgeben in dieser Schnittebene ein zentrales, zellarmes Neuropil.

Caudal zerfällt diese Anordnung und wird in beiden Phänotypen durch den Nucleus centralis posterior thalami (CP) verdrängt (Flußform: Abb. 3.16-3.17; Höhlenform: Abb. 3.27-3.28). Dieser weist in Transversalschnitten eine charakteristische Ausrichtung von dorsomedial nach ventrolateral auf. Beim Flußfisch wird diese Ausrichtung besonders an der caudal hervortretenden, im dorsalen Bereich des Nucleus lokalisierten, dichten Zellsäule deutlich, die vom medianen Ventrikel nach ventrolateral verläuft. Im ventrolateralen Bereich des Nucleus centralis posterior sind einige größere Zellen sichtbar. Weitere Zellen liegen vereinzelt ventral der charakteristischen Zellsäule.

Der Nucleus dorsalis posterior thalami (DP) ist dorsal des thalamischen Nucleus centralis posterior lokalisiert und von letzterem in beiden Phänotypen durch seine etwas kleineren Zellen zu unterscheiden (Flußform: Abb. 3.16-3.17; Höhlenform: Abb. 3.27-3.28). Rostral bilden die Zellen des Nucleus dorsalis posterior eine periventriculäre Verdichtung. Seine lateral liegenden Zellen weisen vor allem ventral des Fasciculus retroflexus (FR) eine ventrolaterale Ausrichtung auf. Caudal nimmt die Zellanzahl der lateralen Ausdehnung zu.

Die Zellen dieser beiden caudal im dorsalen Thalamus liegenden Nuclei bilden rostrocaudale Zellsäulen, die sich caudalwärts verjüngen und rostral des Nucleus fasciculi longitudinalis medialis enden. Letztgenannter ist deutlich an seinen sehr großen Zellen erkennbar.

### **Synencephalon**

Im rostralen Synencephalon (Flußform: Abb. 3.16-3.17; Höhlenform: Abb. 3.27-3.28) ist in beiden Fischpopulationen der spezialisierte Ependymbereich des Organum subcommissurale (SCO) deutlich erkennbar. Dorsal des Organum subcommissurale verlaufen die Fasern der Commissura posterior (Cpost) (s. u.: diencephale Fasersysteme), ventral bilden die dem Ependym anliegenden, sehr kleinen und dicht gepackten Zellen den Nucleus praetectalis periventricularis pars ventralis (PPv). Lateral dieses Nucleus ist der Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis (PPd) lokalisiert. Seine Zellen sind etwas größer, heller gefärbt und liegen weiter auseinander als die des ventralen Nucleus praetectalis periventricularis. Im Höhlenfisch besteht der dorsale Bereich des Nucleus praetectalis periventricularis aus nur sehr wenigen Zellen.

Dorsal der periventriculären prätectalen Nuclei liegen die Zellen des prätectalen, Nucleus paracommissuralis (PCN), durch den die Fasern der Commissur posterior verlaufen. Rostral grenzen Fasern des Fasciculus retroflexus das periventriculäre Prätectum vom dorsalen Thalamus ab. Caudalwärts erstreckt es sich bis dorsal des beginnenden Nucleus fasciculi longitudinalis medialis (NMLF) (Abb. 3.29), der die caudale Grenze des Synencephalons definiert.

### **Prätectum**

Das Prätectum kann in einen superfiziellen, einen zentralen und einen periventriculären (s. Synencephalon) Bereich unterteilt werden. Die akzessorischen optischen Nuclei sowie der Nucleus corticalis werden ebenfalls dem Prätectum zugeordnet (s. Abschnitt 1.2.1).

Das superfizielle Prätectum liegt innerhalb des optischen Traktes (OT) nahe der lateralen Gehirnoberfläche. Der rostral lokalisierte Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis (PSp) (Flußform: Abb. 3.10, 3.13) teilt bei der Flußform den optischen Trakt in den lateral verlaufenden ventralen (VOT) und den medial ziehenden dorsalen (DOT) optischen Trakt (s. u.: diencephale Trakte und Commissuren). Seine kleinen, runden Zellen sind um eine längliches, caudalwärts entsprechend der dorsolateralen Oberfläche des superfiziellen Prätectum geformtes Neuropil lokalisiert. Bei der Höhlenform ist cytoarchitektonisch kein Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis vorhanden.

Medial des rostralen parvozellulären Nucleus praetectalis superficialis in der Flußform bzw. mit Beginn des superfiziellen Prätectum in der Höhlenform, erscheint der Nucleus praetectalis posterior (PO) (Flußform: Abb. 3.10, 3.13-3.16; Höhlenform: Abb. 3.23, 3.26-3.27), der sich wesentlich weiter nach caudal ausdehnt als der parvozelluläre Anteil des superfiziellen Prätectum. Er hat eine auffallend große, ovale Form und seine vorwiegend kleinen Zellen sind um ein zentrales, zellarmes Neuropil herum angeordnet. In der Höhlenform scheint das Neuropil etwas mehr Zellen zu beinhalten als in der Flußform. In seinem caudalen Drittel ist die Begrenzung des Nucleus praetectalis posterior unregelmäßig und seine Zellen sind innerhalb des gesamten Kerngebietes in Gruppen angeordnet, die von dicken Faserbündel durchsetzt werden (Flußform: Abb. 3.14-3.16; Höhlenform: Abb. 3.27). In seinem caudalen Ende sind bei beiden Salmierformen nur noch medial des absteigenden Tractus Zellen lokalisiert.

In Transversalschnitten durch das caudale superfizielle Prätectum ist zwischen dem Nucleus praetectalis posterior und dem dorsal an der ventromedialen Basis des mesencephalen Tectum lokalisierten Nucleus corticalis (s. u.) in beiden Salmierformen ein zellarmer Bereich zu sehen (Flußform: Abb. 3.14, 3.15B; Höhlenform: Abb. 3.30B). Dieses Gebiet könnte dem Nucleus praetectalis accessorius

entsprechen. Vereinzelt magnozellige Zellen, rostral in seinem lateralen und caudal in seinem medialen Abschnitt, weisen in beiden Fischpopulationen auf die Existenz des Nucleus praetectalis superficialis pars magnocellularis hin.

Ein weiteres auffallendes Kerngebiet tritt caudodorsal des Nucleus praetectalis posterior hervor und besteht aus mittelgroßen Zellen, die sich ventral der Basis des Tectum mesencephali, von medial des ventralen optischen Traktes dorsomedialwärts bis lateral der Commissura posterior erstrecken und cytoarchitektonisch nicht identifiziert werden konnten (s. Abschnitt 3.4.1) (Flußform: Abb. 3.16; Höhlenform: Abb. 3.27).

Der Nucleus praetectalis centralis (CPN) (Flußform: Abb. 3.13-3.15; Höhlenform: Abb. 3.26, 3.30B) ist in seinem rostralen Anteil dorsomedial des superfiziellen Prätectum lokalisiert und grenzt caudal an das medial liegende periventriculäre Prätectum (s. Synencephalon). Seine mittelgroßen Zellen liegen rostral innerhalb des dorsalen optischen Traktes und sind in der Höhlenform, durch die zellärmere Umgebung, deutlicher begrenzt. Caudal ist der Nucleus in beiden Salmlerpopulationen schwer von den umliegenden Zellen abzugrenzen. In der Höhlenform erscheint der Nucleus praetectalis centralis wesentlich kleiner als in der Flußform.

Im Flußfisch sind ventromedial der caudalen Hälfte des Nucleus praetectalis posterior einige beieinander liegende kleine Zellen innerhalb der Fasern des aufsteigenden optischen Traktes lokalisiert, die vermutlich den Nucleus opticus accessorius dorsalis (DAO) darstellen (Abb. 3.14-3.15). Im Höhlenfisch sind in dieser Region ebenfalls Neurone erkennbar, die sich aber nicht von den umgebenden Perikaryen abgrenzen lassen.

Der Nucleus opticus accessorius ventralis konnte anhand der gefärbten Paraffinschnitte weder im Fluß- noch im Höhlensalmler identifiziert werden.

In Transversalschnitten durch das superfizielle Prätectum sind die großen Perikaryen des Nucleus corticalis (C) zu sehen (Flußform: Abb. 3.13-3.15; Höhlenform: Abb. 3.27, 3.30B), die innerhalb des rostroventralen Tectum mesencephali lokalisiert sind. Rostral liegen die zum Teil sehr hell gefärbten Neurone zunächst verstreut innerhalb des ventralen Stratum griseum centrale. Mit dem rostralen Beginn des Stratum album centrale wird der Nucleus corticalis geteilt und es existiert für eine kurze rostrocaudale Distanz ein lateraler und ein medialer Abschnitt dieses Kerngebietes. Die Perikaryen des lateralen Anteils des Nucleus corticalis sind überwiegend an der Basis des Tectum mesencephali lokalisiert (Flußform: Abb. 3.15B; Höhlenform: Abb. 3.30B) und erstrecken sich caudalwärts bis rostral des Synencephalon.

## **Tuberculum posterior und Hypothalamus**

Das posteriore Tuberculum sowie der Hypothalamus sind ebenfalls Regionen des Diencephalon. Da beide keine retinofugalen Projektionen erhalten, werden diese Bereiche im Folgenden nur kurz beschrieben.

Das Tuberculum posterior ist wesentlich größer als der dorsale und der ventrale Thalamus. Sein periventrikulärer Anteil grenzt dorsal an den dorsalen Thalamus, caudoventral an den Hypothalamus und caudodorsal an den Nucleus fasciculi longitudinalis medialis.

Der Nucleus periventricularis tuberculi posterioris (TPp) (Flußform: Abb. 3.16-3.17, 3.29A; Höhlenform: Abb. 3.27-3.28, 3.29B) ist ventral des Nucleus centralis posterior des dorsalen Thalamus lokalisiert. Seine rostralen paraventriculären Bereiche sind durch eine dorsoventrale Ausrichtung charakterisiert. Caudalwärts nimmt die Größe seiner lateralen Ausdehnung ab. In seinem caudalen Abschnitt verschmilzt er ventral an seiner Mittellinie (Abb. 3.29). Unterschiede zwischen der Fluß- und der Höhlenform wurden nicht beobachtet.

Ventral des periventrikulären Nucleus des posterioren Tuberculum ist der Nucleus tuberis posterior (PTN) an seinen eng aneinanderliegenden Zellen deutlich erkennbar (Abb. 3.29). Caudalwärts fusioniert er in beiden Fischpopulationen in der Mittellinie und wölbt sich weit nach ventral in den diencephalen Ventrikel vor.

Lateral des posterioren tuberalen Nucleus ist eine deutliche Differenzierung des Ependyms erkennbar, das Organum paraventriculare. Seine Zellen sind sehr klein und dunkel gefärbt und an der ventrikulären Oberfläche des Recessus lateralis lokalisiert. Im Höhlenfisch erscheint er zellärmer zu sein als im Flußfisch.

Der laterale Bereich des posterioren Tuberculum beinhaltet die präglomeruläre Region. Sie stellt eine Zellsäule dar, die von rostralateral nach caudomedial durch den Großteil des Diencephalon verläuft. In ihrem rostralen Bereich erscheint in rostrocaudaler Richtung zuerst der Nucleus praeglomerulosus anterior (PGa) (Flußform: Abb. 3.14, 3.16; Höhlenform: Abb. 3.26-3.27), der in beiden Phänotypen aus kleinen, dunkel gefärbten und sehr dicht aneinander liegenden Zellen besteht. Rostral lagert sich ein Teil der Zellen an der lateralen Gehirnoberfläche in einer zwei bis drei Zellen starken Schicht zusammen. Diese Schicht ist medialwärts von den übrigen Zellen des Nucleus praeglomerulosus anterior, mit Ausnahme des ventralen Bereiches, in dem die Zellen zusammenlaufen, durch ein bandförmiges Neuropil getrennt. Caudal verlagert sich der Nucleus praeglomerulosus anterior nach medial und die charakteristische Anordnung seiner Zellen löst sich auf. In dieser Schnittebene liegen die Perikaryen verstreut innerhalb einer runden Fläche, die caudalwärts immer mehr an Größe abnimmt, während die Zellgröße geringfügig zunimmt.



Caudolateral des rostralen Nucleus praeglomerulosus anterior sind zwei weitere Kerngebiete lokalisiert. Das dorsolaterale besteht aus kleinen, verstreut liegenden und dunkel gefärbten Zellen und weitet sich caudal nach medial aus, so daß es bandförmig von dorsolateral wenig schräg nach ventromedial verläuft. Es weist aber nur eine geringe rostrocaudale Ausdehnung auf und endet caudal des Nucleus praeglomerulosus anterior. Der größere, ventrolaterale Bereich ist der Nucleus praeglomerulosus lateralis (PGl) (Flußform: Abb. 3.16; Höhlenform: Abb. 3.27). Er verläuft wesentlich weiter nach caudal als der Nucleus praeglomerulosus anterior und ist in beiden Phänotypen durch seine gleichmäßig verteilten, mittelgroßen Zellen gekennzeichnet. In der Höhlenform besteht er aus weniger Zellen als in der Flußform. Ventral zu ihm und ventrolateral des medialen Anteils des Nucleus praeglomerulosus anterior beginnt der Nucleus praeglomerulosus medialis (PGm) (Flußform: Abb. 3.16, 3.29A; Höhlenform: Abb. 3.27, 3.29B). Seine Zellen sind kleiner und liegen enger beieinander als die des Nucleus praeglomerulosus lateralis. Caudalwärts verlagern sich seine Zellen zunächst nach dorsomedial und dann nach medial. Caudal des lateralen und dorsolateral des medialen Nucleus praeglomerulosus ist der Nucleus posterior thalami (P) lokalisiert (Abb. 3.29). Seine Zellen sind sehr groß und dunkel gefärbt und von den Fasern der nach dorsal aufsteigenden Commissura horizontalis (Chor) umgeben. Bei der Höhlenform besteht der Nucleus posterior thalami aus nur sehr wenigen Zellen im Vergleich zu der Flußform. Dem Nucleus praeglomerulosus medialis liegt, je nach Schnittebene ventral bis ventrolateral, der Nucleus gustatorius tertius (TGN) an (Abb. 3.29), der sich von erstgenanntem durch seine kleineren Zellen unterscheidet. Lateral dieser Zellanhäufung ist der Nucleus subglomerulosus lokalisiert, der eine sehr geringe rostrocaudale Ausdehnung aufweist. Caudomedial geht der Nucleus praeglomerulosus medialis in den Nucleus praeglomerulosus caudalis über, der in seinem caudalen Abschnitt in der Mittellinie fusioniert.

Ventral des Nucleus praeglomerulosus caudalis ist das sogenannte Corpus mamillare an seinen dicht gepackten, sehr kleinen Zellen erkennbar, die ein lateral gelegenes Neuropil umgeben.

Der Torus lateralis (TLa) bildet eine große Ausbuchtung laterocaudal des Nucleus praeglomerulosus lateralis.

Der Hypothalamus beider *Astyanax mexicanus*-Phänotypen ist die größte diencephale Region. In Transversalschnitten beginnt er caudoventral des Chiasma opticum. Vom ventralen Thalamus ist er durch die Zona limitans diencephali (ZL) abgegrenzt (Abb. 3.27) und sein caudaler Anteil liegt ventral des Tegmentum.

Im rostralen Hypothalamus wird zunächst die ventrale Zone des Hypothalamus (Hv) sichtbar, die den diencephalen Ventrikel umgibt (Flußform: Abb. 3.14, 3.16-3.17;

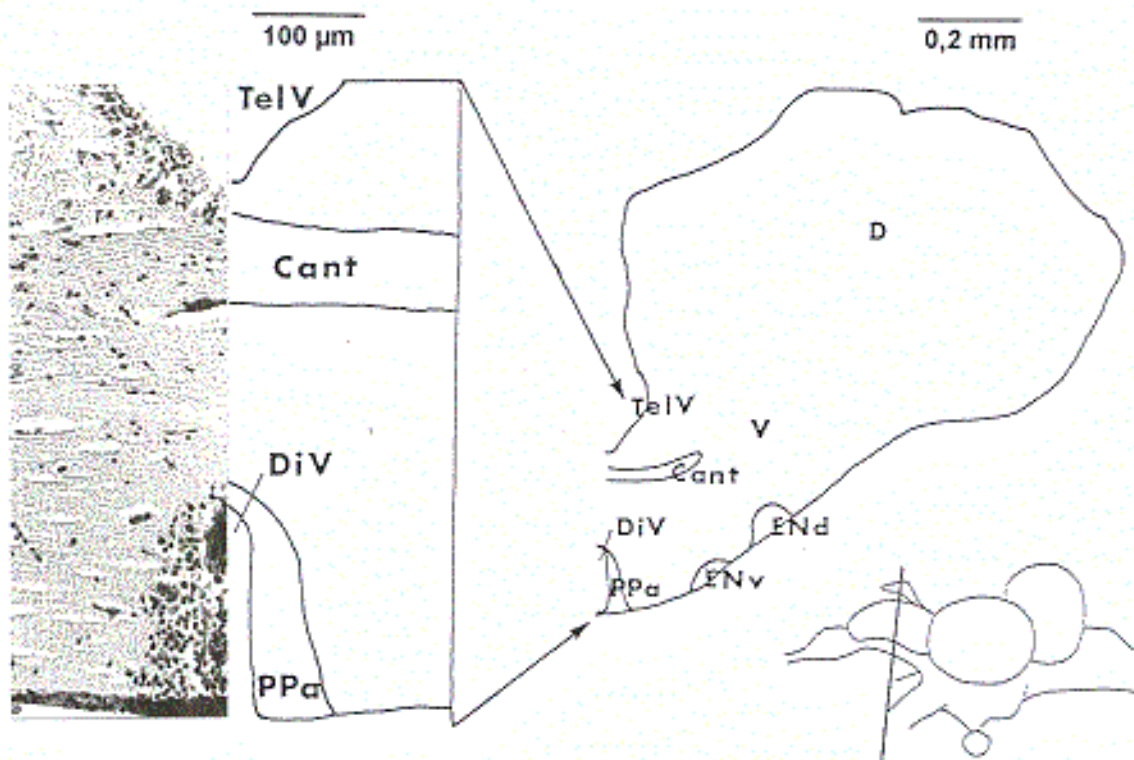


Abb. 3.6 *Astyanax mexicanus*-Flußform. Spiegelbildliche Zeichnung eines Transversalschnittes durch das linke Telencephalon in Höhe der Commissura anterior (rechts) und der vergrößerten präoptischen Region (Mitte). Die Pfeile kennzeichnen die ventrale und dorsale Grenze der Vergrößerung. Dorsal ist oben, medial links. Der Lateralansicht (unten rechts) ist die Schnittebene zu entnehmen. Links: Photo des vergrößerten Transversalschnittes (Klüver Barrera-Färbung).

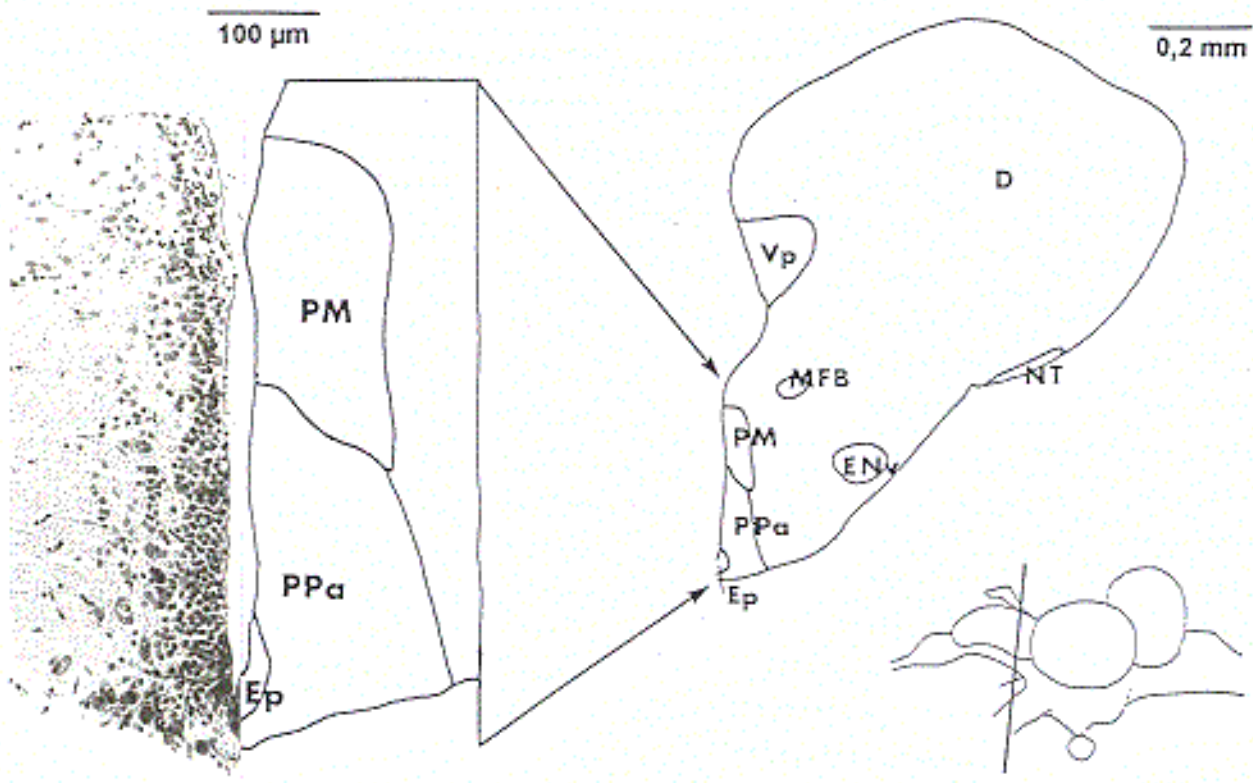
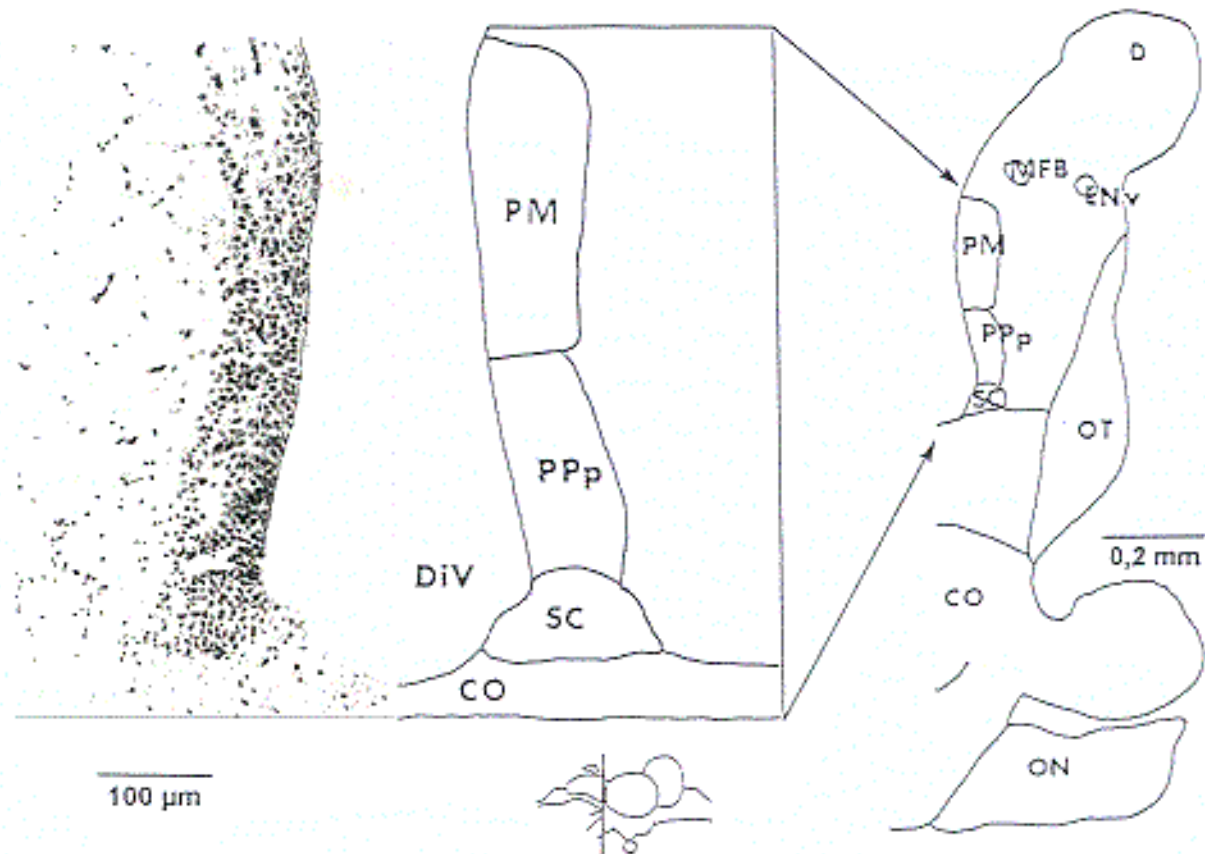
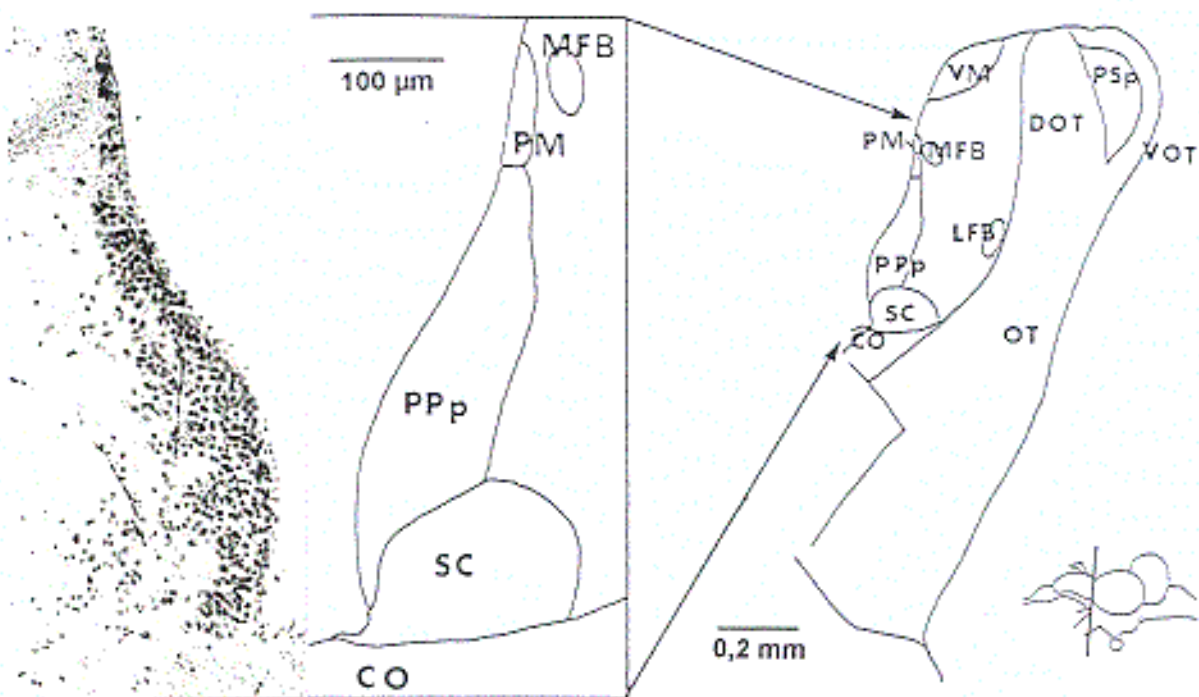


Abb. 3.7 *Astyanax mexicanus*-Flußform. Spiegelbildliche Zeichnung eines Transversalschnittes durch das linke caudale Telencephalon (rechts) und der vergrößerten präoptischen Region (Mitte). Die Pfeile kennzeichnen die ventrale und dorsale Grenze der Vergrößerung. Dorsal ist oben, medial links. Der Lateralansicht (unten rechts) ist die Schnittebene zu entnehmen. Links: Photo des vergrößerten Transversalschnittes (Klüver Barrera-Färbung).



**Abb. 3.8** *Astyanax mexicanus*-Flußform. Spiegelbildliche Zeichnung eines Transversalschnittes durch die linke präoptische Region in Höhe des rostralen Chiasma opticum (rechts) und der vergrößerten präoptischen Region (Mitte). Die Pfeile kennzeichnen die ventrale und dorsale Grenze der Vergrößerung. Dorsal ist oben, medial links. Der Lateralansicht (unten Mitte) ist die Schnittebene zu entnehmen. Links: Photo des vergrößerten Transversalschnittes (Klüver Barrera-Färbung).



**Abb. 3.9** *Astyanax mexicanus*-Flußform. Spiegelbildliche Zeichnung eines Transversalschnittes durch den linken rostralen ventralen Thalamus (rechts) und der vergrößerten präoptischen Region (Mitte). Die Pfeile kennzeichnen die ventrale und dorsale Grenze der Vergrößerung. Dorsal ist oben, medial links. Der Lateralansicht (unten rechts) ist die Schnittebene zu entnehmen. Links: Photo des vergrößerten Transversalschnittes (Klüver Barrera-Färbung).

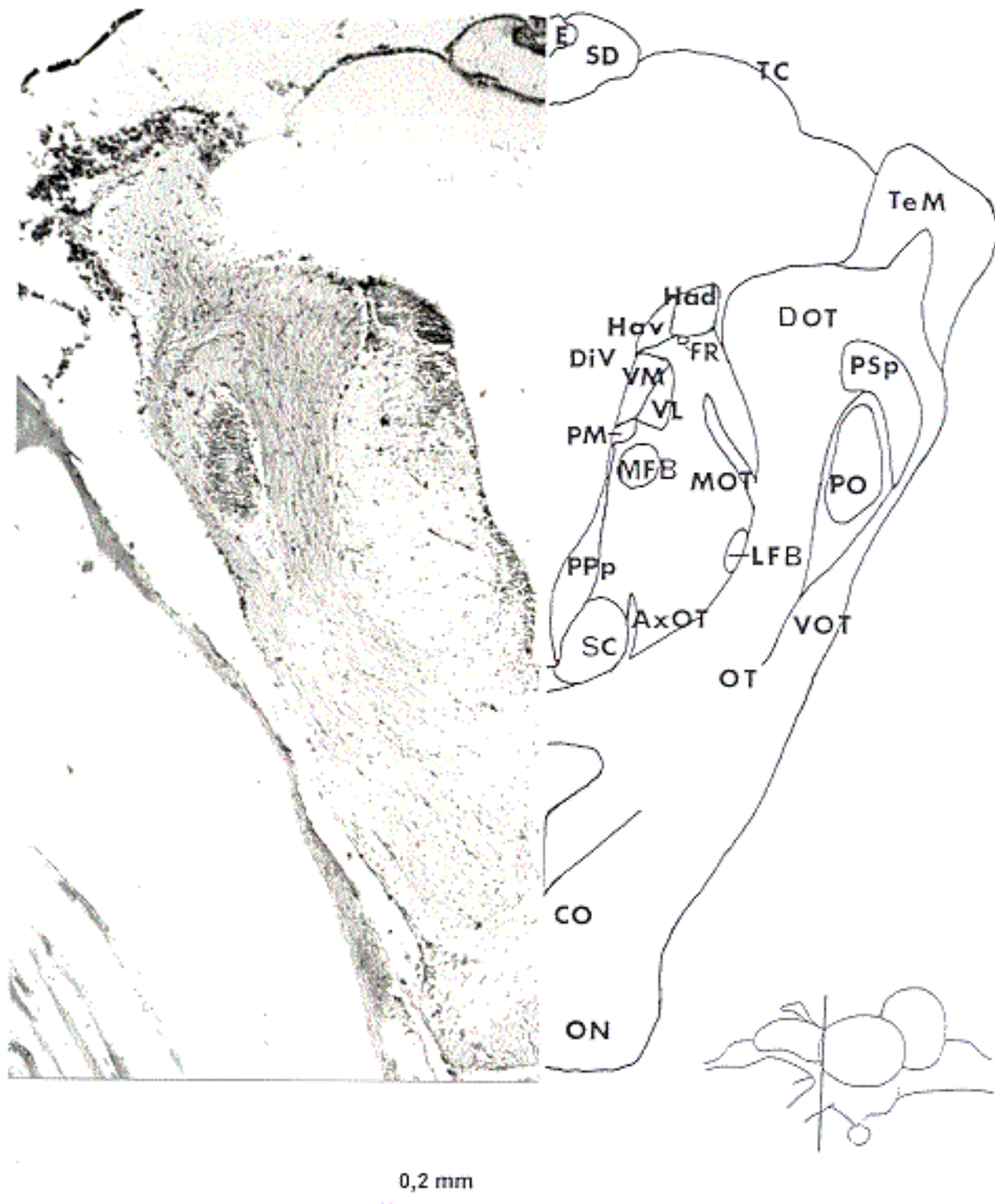


Abb. 3.10 *Astyanax mexicanus*-Flußform. Spiegelbildliche Zeichnung eines Transversalschnittes durch das linke rostrale Diencephalon einschließlich der rostralen Habenulae und des rostralen superfiziellen Prätectum (rechts). Dorsal ist oben, medial links. Der Lateralansicht (unten rechts) ist die Schnittebene zu entnehmen. Links: Photo des Transversalschnittes (Klüver Barrera-Färbung).

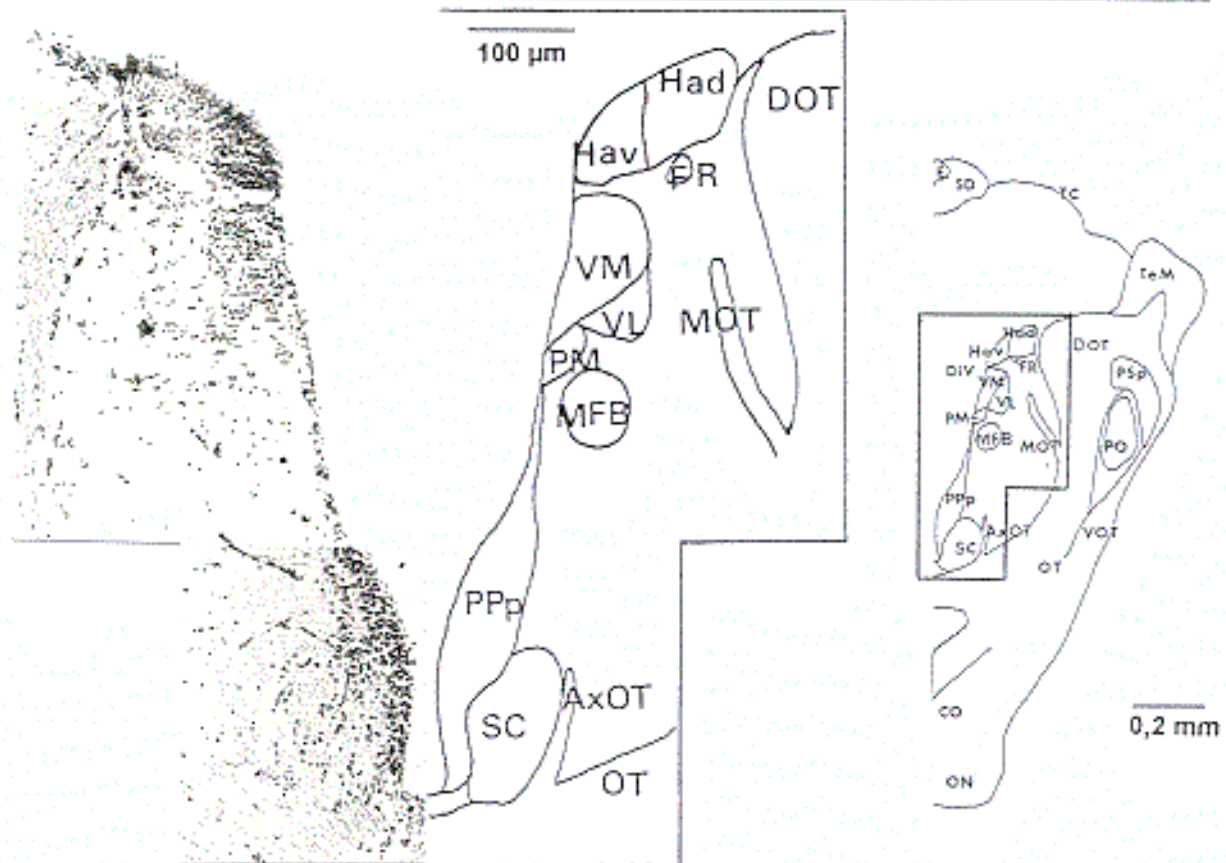


Abb. 3.11 *Astyanax mexicanus*-Flußform. Rechts: Verkleinerung der spiegelbildlichen Zeichnung aus Abb. 3.10. Der eingezeichnete Kasten entspricht dem in der Mitte gezeigten Vergrößerungsausschnitt des Diencephalon. Links: Photo des vergrößerten Transversalschnittes.

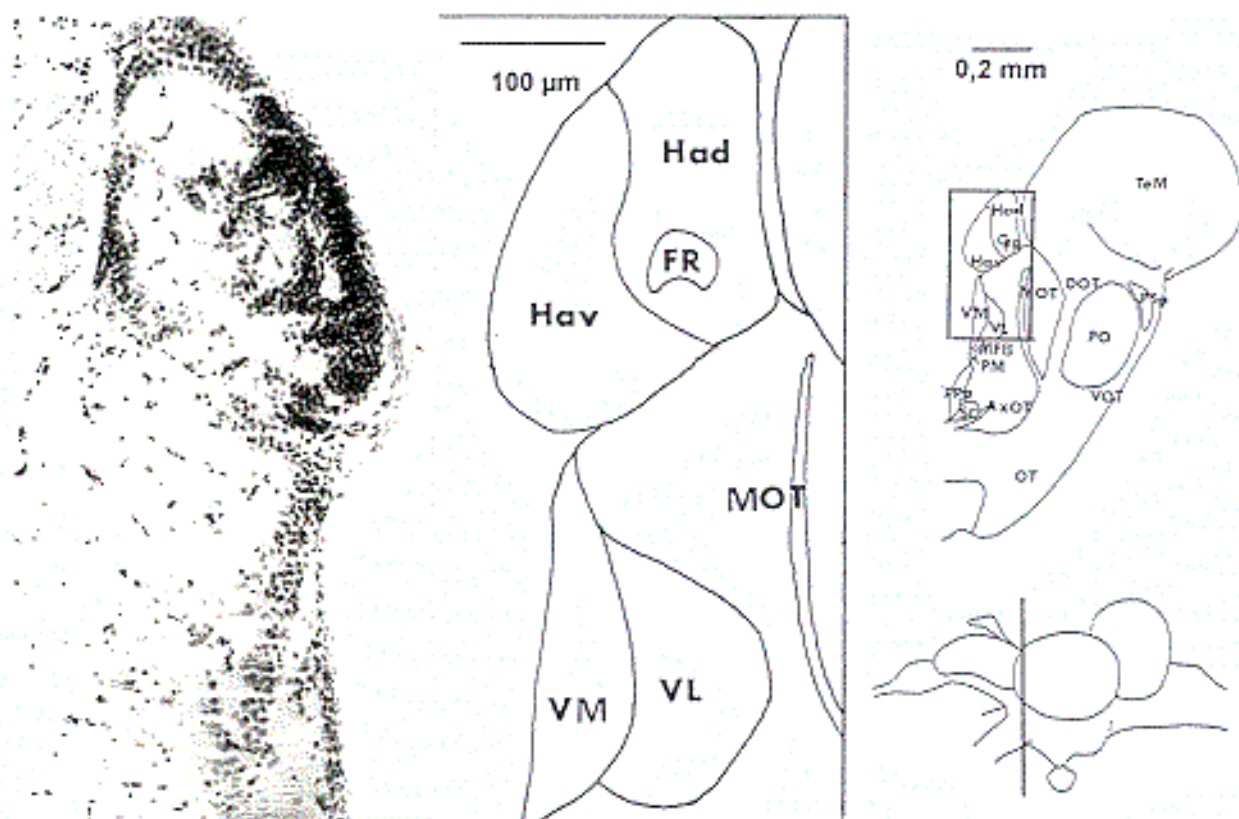


Abb. 3.12 *Astyanax mexicanus*-Flußform. Spiegelbildliche Zeichnung eines Transversalschnittes durch das linke superfizielle Prätectum (rechts). Dorsal ist oben, medial links. Der Lateralansicht (unten rechts) ist die Schnittebene zu entnehmen. Der Kasten entspricht dem in der Mitte gezeigten Vergrößerungsausschnitt. Mitte: Vergrößerung der Habenulae und des ventralen Thalamus. Links: Photo des vergrößerten Transversalschnittes (Klüver Barrera-Färbung).

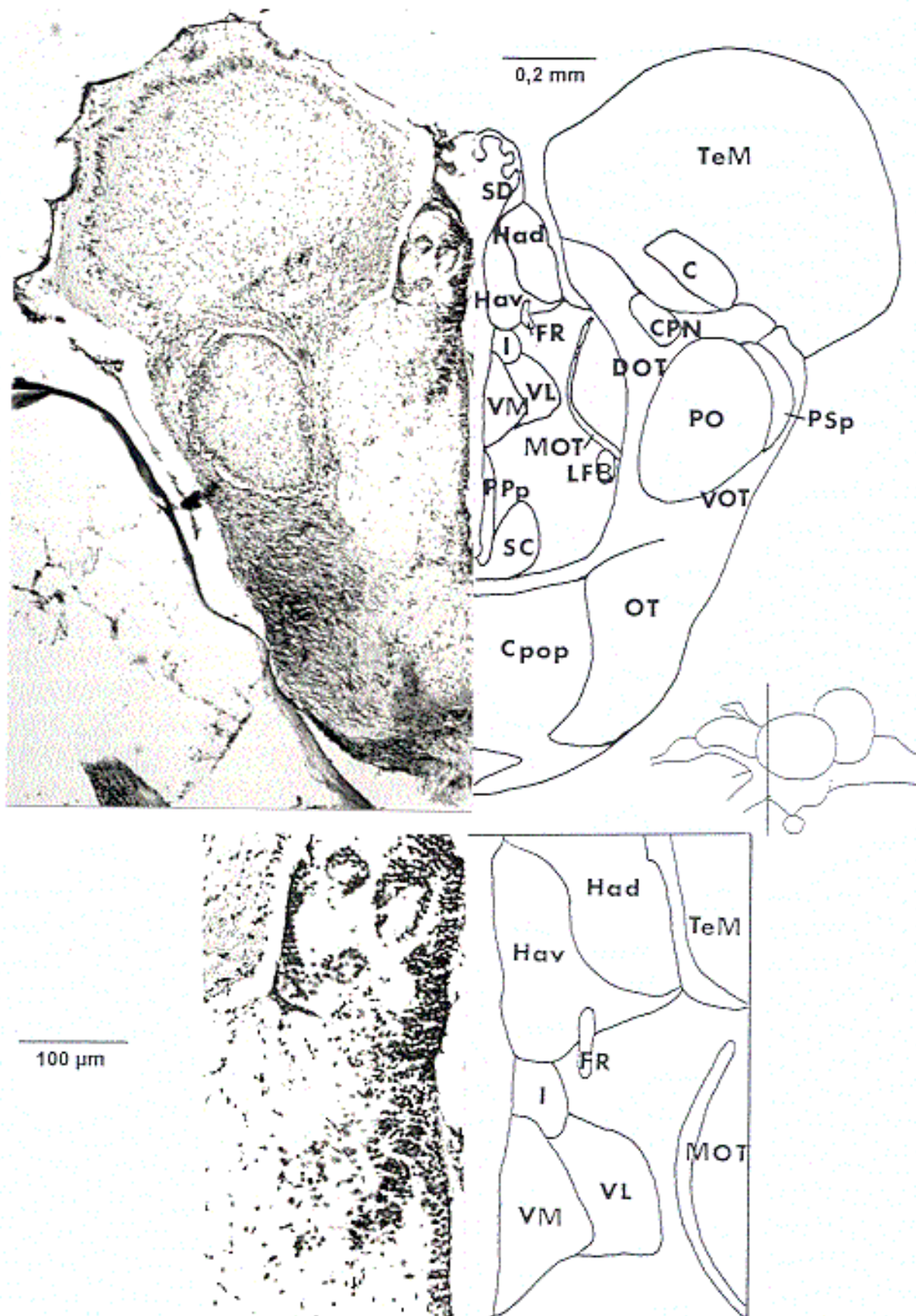


Abb. 3.13 *Astyanax mexicanus*-Flußform. Spiegelbildliche Zeichnung eines Transversalschnittes durch das linke Diencephalon in Höhe der postoptischen Commissur (oben rechts). Dorsal ist oben, medial links. Der Lateralansicht (Mitte rechts) ist die Schnittebene zu entnehmen. Oben links: Photo des Transversalschnittes (Klüver Barrera-Färbung). Unten rechts: Spiegelbildliche Zeichnung der vergrößerten Habenulae und des ventralen Thalamus. Unten links: Photo des vergrößerten Transversalschnittes.

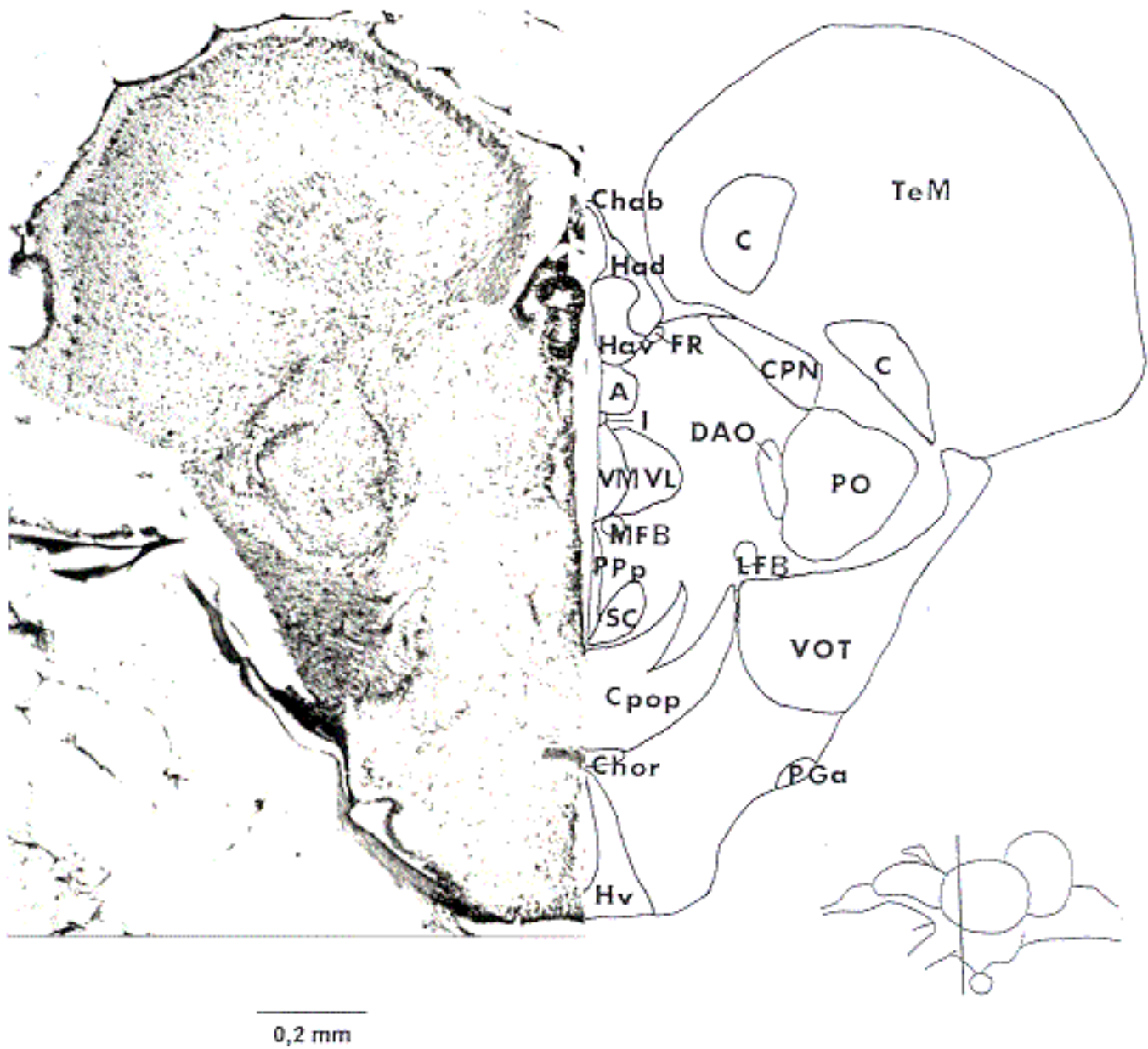
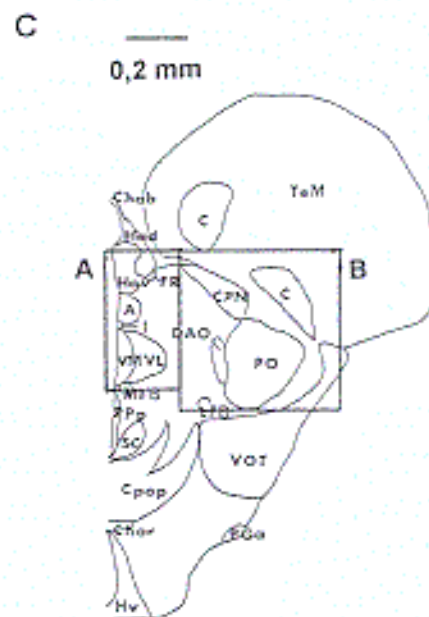
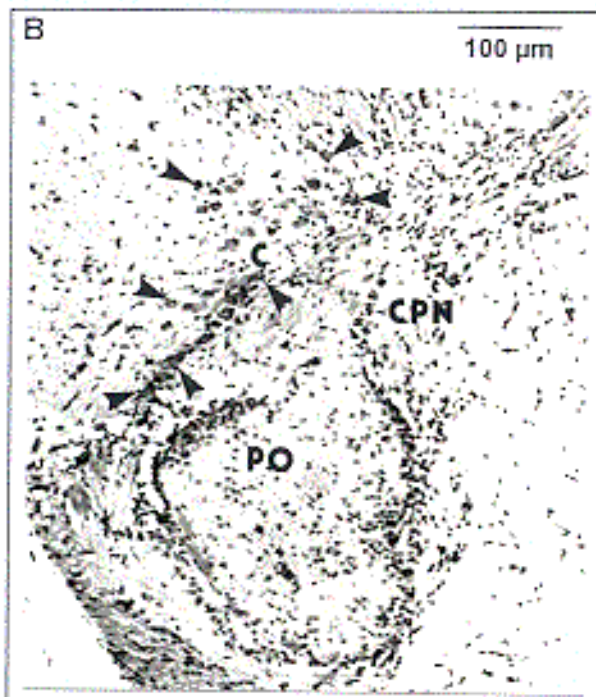
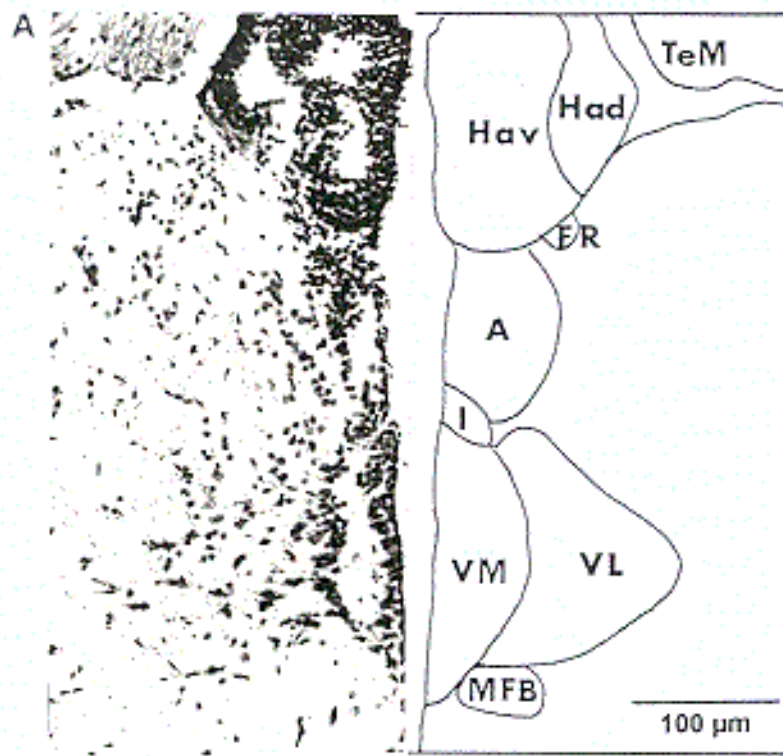


Abb. 3.14 *Astyanax mexicanus*-Flußform. Spiegelbildliche Zeichnung eines Transversalschnittes durch das linke Diencephalon in Höhe des rostralen dorsalen Thalamus (rechts). Dorsal ist oben, medial links. Der Lateralansicht (unten rechts) ist die Schnittebene zu entnehmen. Links: Photo des Transversalschnittes (Klüver Barrera-Färbung).



**Abb. 3.15** *Astyanax mexicanus*-Flußform. **A:** Spiegelbildliche Zeichnung des vergrößerten ventralen und rostralen dorsalen Thalamus (rechts) aus Abb. 3.14 mit dem entsprechenden Photo des Transversalschnittes (links). **B:** Vergrößertes Photo des superfiziellen (PO) und zentralen (CPN) Prätectum aus Abb. 3.14. Dorsal ist oben, medial rechts. Die Pfeile verdeutlichen die Ausmaße des lateralen Anteils des großzelligen Nucleus corticalis (C) **C:** Verkleinerte spiegeldliche Zeichnung des Transversalschnittes aus Abb. 3.14. Die eingezeichneten Kästen geben die Vergrößerungsausschnitte wieder.



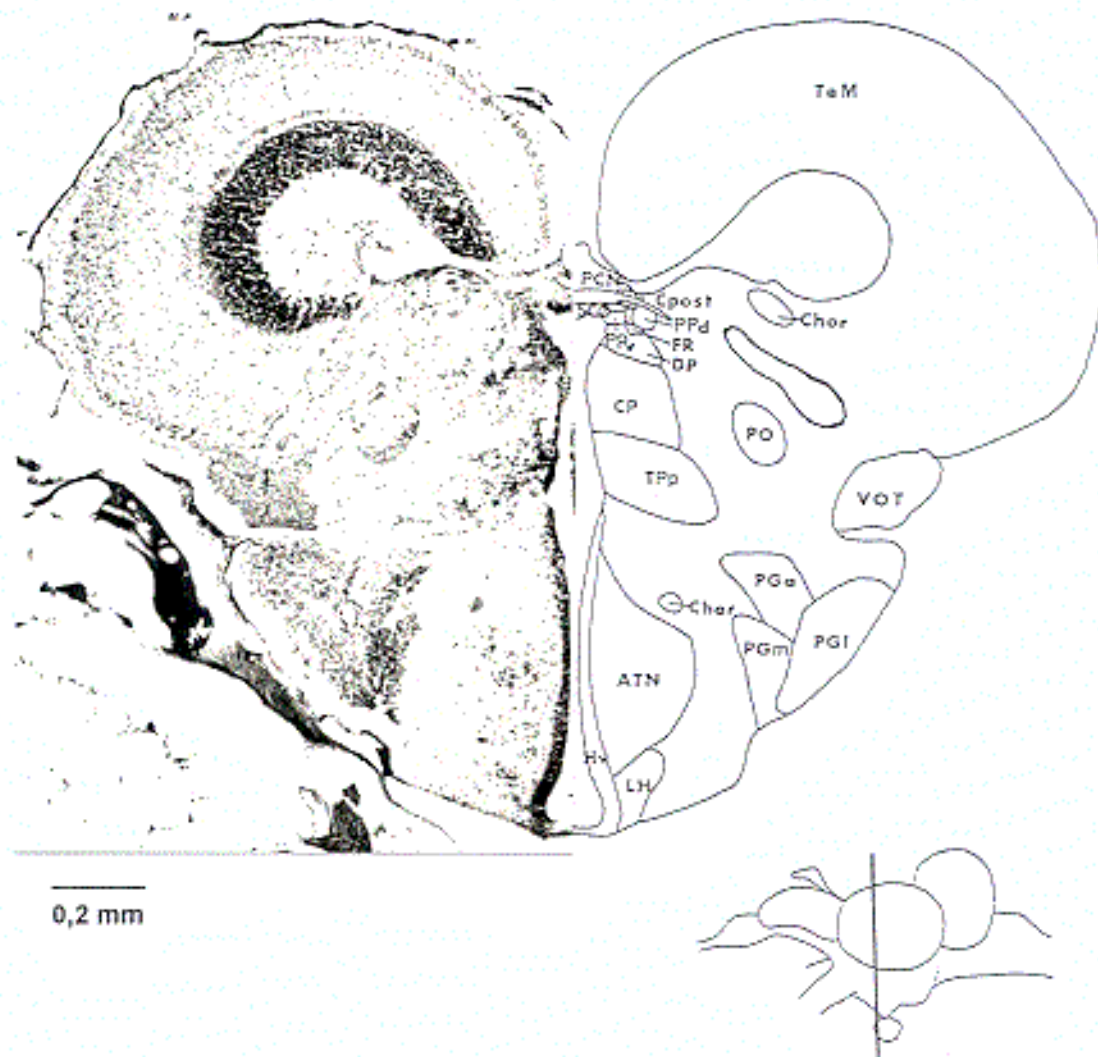


Abb. 3.16 *Astyanax mexicanus*-Flußform. Spiegelbildliche Zeichnung eines Transversalschnittes durch das linke Diencephalon in Höhe der rostralen Commissura posterior (rechts). Dorsal ist oben, medial links. Der Lateralansicht (unten rechts) ist die Schnittebene zu entnehmen. Links: Photo des Transversalschnittes (Klüver Barrera-Färbung).

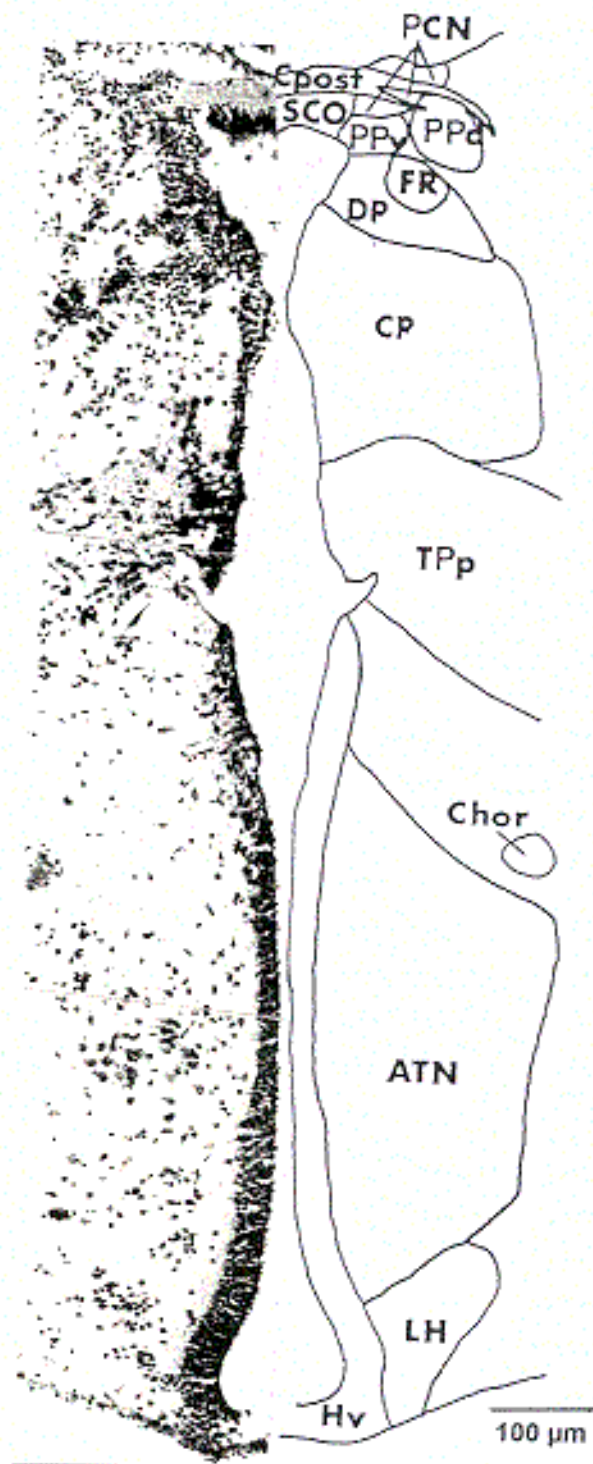


Abb. 3.17 *Astyanax mexicanus*-Flußform. Rechts: Spiegelbildliche Zeichnung des vergrößerten periventriculären Diencephalon aus Abb. 3.16. Links: Photo des vergrößerten Transversalschnittes.

Höhlenform: Abb. 3.27-3.28). Caudalwärts ist die ventrale Zone auch ventral des Recessus lateralis (LR) lokalisiert, während dem dorsalen und lateralen Bereich des Recessus lateralis die dorsale Zone des Hypothalamus (Hd) anliegt (Abb. 3.29). Dorsal wird die periventrikuläre Zone des dorsalen Hypothalamus vom posterioren Tuberculum begrenzt.

Im ventromedialen Bereich des rostralen ventralen Hypothalamus beginnt der Nucleus tuberis anterior (ATN), der medial und caudalwärts mediodorsal an die ventrale Zone, dorsal an den Recessus lateralis und dorsolateral an den dorsalen Hypothalamus grenzt (Flußform: Abb. 3.16-3.17, 3.29A; Höhlenform: Abb. 3.27-3.28, 3.29B). Ventral des Nucleus tuberis anterior und ventrolateral der ventralen Zone des Hypothalamus liegt der Nucleus lateralis hypothalami (LH), der aus kleinen Zellen besteht, die von ventromedial nach dorsolateral verlaufen (Abb. 3.16-3.17, 3.29).

Im dorsalen Hypothalamus sind in seiner lateralen Ausdehnung, dem Lobus inferior hypothalami, zwei weitere Zellgruppen erkennbar: Der kleinzellige Nucleus diffusus lobi inferioris hypothalami (DIL) besteht entsprechend seines Namens aus zerstreut liegenden Zellen (Abb. 3.29), und weiter caudal ist der Nucleus centralis lobi inferioris hypothalami an seinen wesentlich größeren Zellen erkennbar.

Die caudale hypothalamische Zone umgibt den caudalen Anteil des Recessus posterior.

Ventral des ventralen und caudalen Hypothalamus liegt die Hypophyse (H), die in beiden Phänotypen stark ausgeprägt ist (Abb. 3.29).

Im Hypothalamus der Fluß- und Höhlenform scheinen keine cytoarchitektonischen Unterschiede zu bestehen.

### **Diencephale Fasersysteme**

Das laterale (LFB) und mediale (MFB) Vorderhirnbündel, die ihren Ursprung im Telecephalon haben, verlaufen in das Diencephalon. Das laterale Vorderhirnbündel wurde im rostralen Diencephalon mit der Klüver Barrera-Färbung schwach angefärbt und verläuft direkt medial des optischen Traktes, im lateralen Bereich der präoptischen Region, caudalwärts bis zum posterioren Tuberculum (Flußform: Abb. 3.10, 3.13-3.14; Höhlenform: Abb. 3.23). Das mediale Vorderhirnbündel hat einen großen Durchmesser und ist deutlicher sichtbar (Flußform: Abb. 3.7-3.11, 3.14-3.15; Höhlenform: Abb. 3.19-3.28). Im Diencephalon verlaufen seine Fasern in rostrocaudaler Richtung direkt lateral der periventrikulären Nuclei zunächst in der präoptischen Region, dann direkt ventral des ventralen Thalamus und caudal ventrolateral des Nucleus des posterioren Tuberculum bis zum Nucleus tuberis

posterior. Es wurden keine Unterschiede im Ausmaß und Verlauf der Vorderhirnbündel in den Phänotypen beobachtet.

Im Epithalamus ist bei beiden Phänotypen die Commissur der Habenulae (Chab) zu sehen, die die beiden dorsalen Nuclei der Habenulae miteinander verbindet (Flußform: Abb. 3.14; Höhlenform: Abb. 3.25-3.26). Auch der Fasciculus retroflexus (FR) verläuft in beiden Salmierformen ohne erkennbare Unterschiede von der Habenulae durch den Thalamus bis in das mesencephalen Tegmentum (Flußform: Abb. 3.10-3.17; Höhlenform: Abb. 3.21-3.28).

Die optischen Nerven (ON) bilden ventral der anterioren präoptischen Region die Sehnervenkreuzung (CO), die in der Höhlenform durch den geringeren Durchmesser der optischen Nerven wesentlich kleiner ist als in der Flußform. Mit Eintritt der optischen Nerven in das Gehirn werden die Fasern als optischer Trakt (OT) bezeichnet (Flußform: Abb. 3.8-3.11, 3.13, 3.31; Höhlenform: Abb. 3.20, 3.22-3.23, 3.31). Dies sind bei der Flußform die auffallensten Fasern des Diencephalon. Bei der Höhlenform hingegen ist die Menge der optischen Fasern auf ein dünnes Band reduziert, so daß das gesamte Diencephalon stark verschmälert ist.

Bei dem Flußsalmier verlassen einige wenige Fasern rostromedial den optischen Trakt und bilden den axialen optischen Trakt (AxOT) (Abb. 3.10-3.11). Einige Fasern des axialen optischen Traktes ziehen in den Nucleus suprachiasmaticus, während der Hauptanteil der Fasern entlang der lateralen Oberfläche dieses Nucleus zunächst dorsalwärts verläuft, sich caudal nach lateral wendet, wobei das laterale Vorderhirnbündel dorsal umrundet wird, und dann sowohl den dorsalen (DOT) als auch den medialen optischen Trakt (MOT) erreicht. Bei der Höhlenform konnte mit der Klüver Barrera-Färbung kein axialer optischer Trakt identifiziert werden.

Im Bereich des superfiziellen Prätectum teilt sich der optische Trakt in den ventrolateral (VOT), den dorsomedial (DOT) und den kleineren medial (MOT) verlaufenden optischen Trakt (Flußform: Abb. 3.10, 3.13; Höhlenform: Abb. 3.23, 3.26). Der ventrale optische Trakt verläuft zunächst lateral und dann caudodorsal des superfiziellen Prätectum entlang der ventralen Grenze des Tectum mesencephali. Somit erreicht er hauptsächlich die caudalen Anteile der optischen Loben. Bei der Höhlenform konnten mit der Klüver Barrera-Färbung keine Fasern entlang der Lateralseite des superfiziellen Prätectum nachgewiesen werden. Der dorsale optische Trakt verläuft lateral der posterioren präoptischen Region und des ventralen und dorsalen Thalamus bis in das optische Tectum. Hier scheinen sie das Stratum opticum und caudal das Stratum album centrale des mesencephalen Tectum zu erreichen. Die Fasern des dorsalen optischen Traktes konnten auch bei

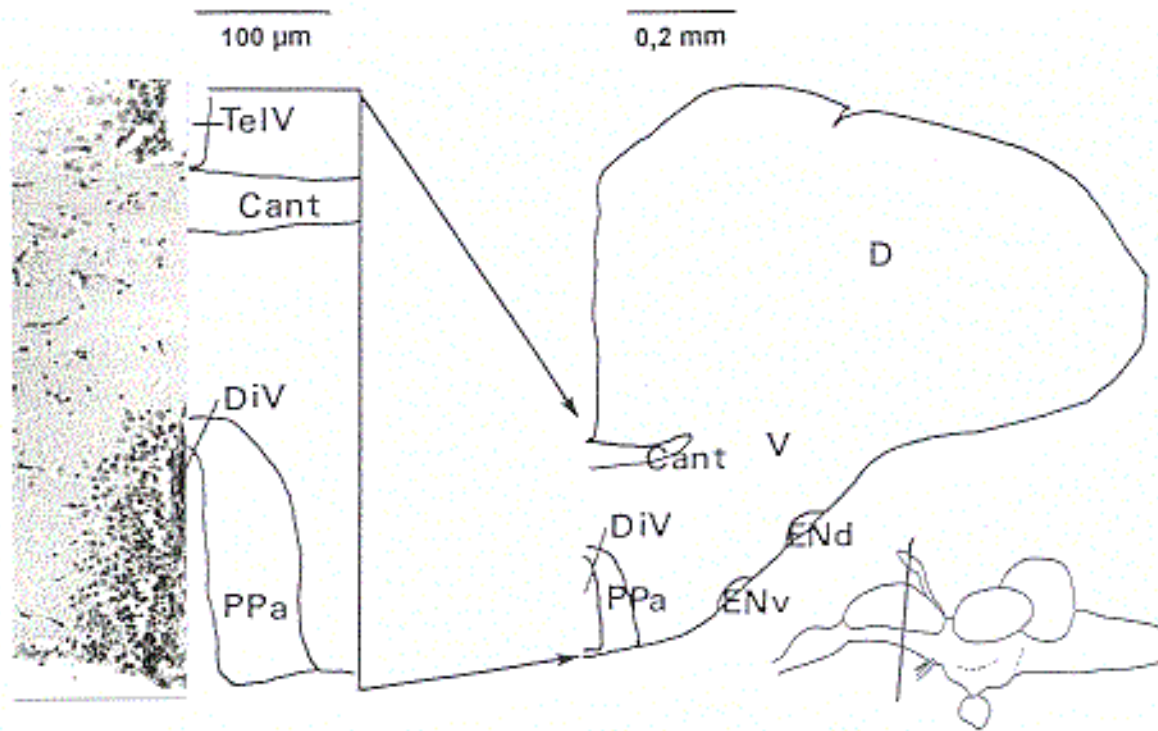


Abb. 3.18 *Astyanax mexicanus*-Höhlenform. Spiegelbildliche Zeichnung eines Transversalschnittes durch das linke Telencephalon in Höhe der Commissura anterior (rechts) und der vergrößerten präoptischen Region (Mitte). Die Pfeile kennzeichnen die ventrale und dorsale Grenze der Vergrößerung. Dorsal ist oben, medial links. Der Lateralansicht (unten rechts) ist die Schnittebene zu entnehmen. Links: Photo des vergrößerten Transversalschnittes (Klüver Barrera-Färbung).

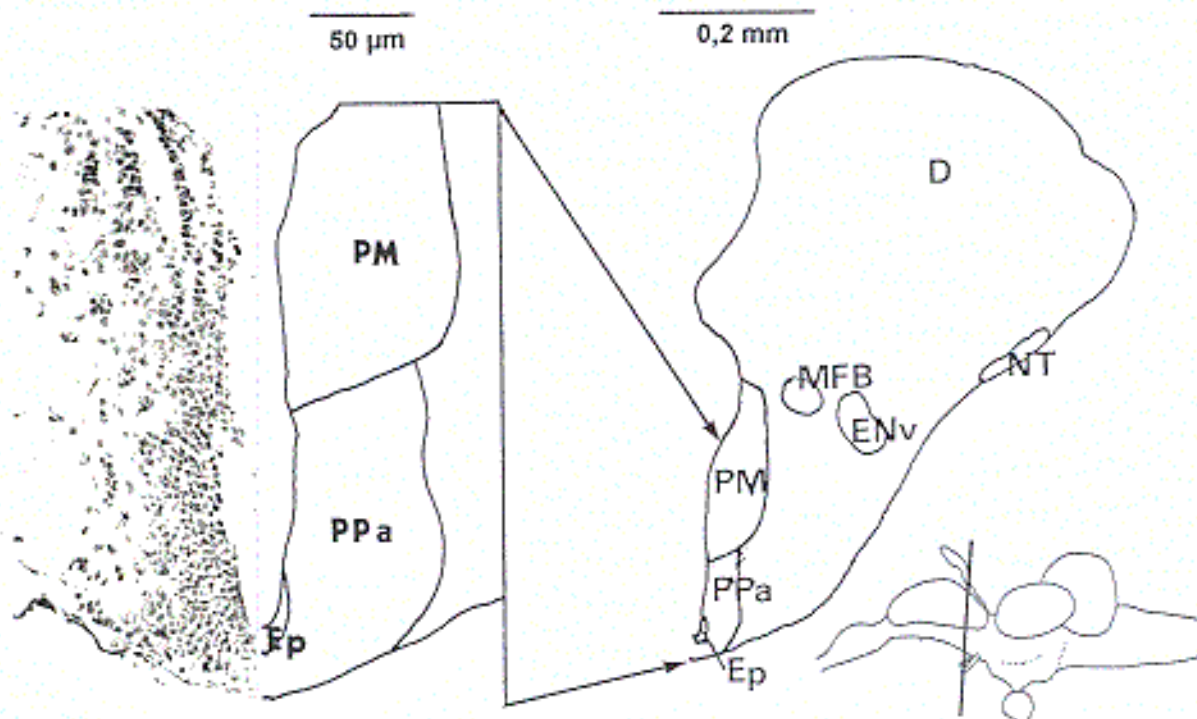


Abb. 3.19 *Astyanax mexicanus*-Höhlenform. Spiegelbildliche Zeichnung eines Transversalschnittes durch das linke caudale Telencephalon (rechts) und der vergrößerten präoptischen Region (Mitte). Die Pfeile kennzeichnen die ventrale und dorsale Grenze der Vergrößerung. Dorsal ist oben, medial links. Der Lateralansicht (unten rechts) ist die Schnittebene zu entnehmen. Links: Photo des vergrößerten Transversalschnittes (Klüver Barrera-Färbung).

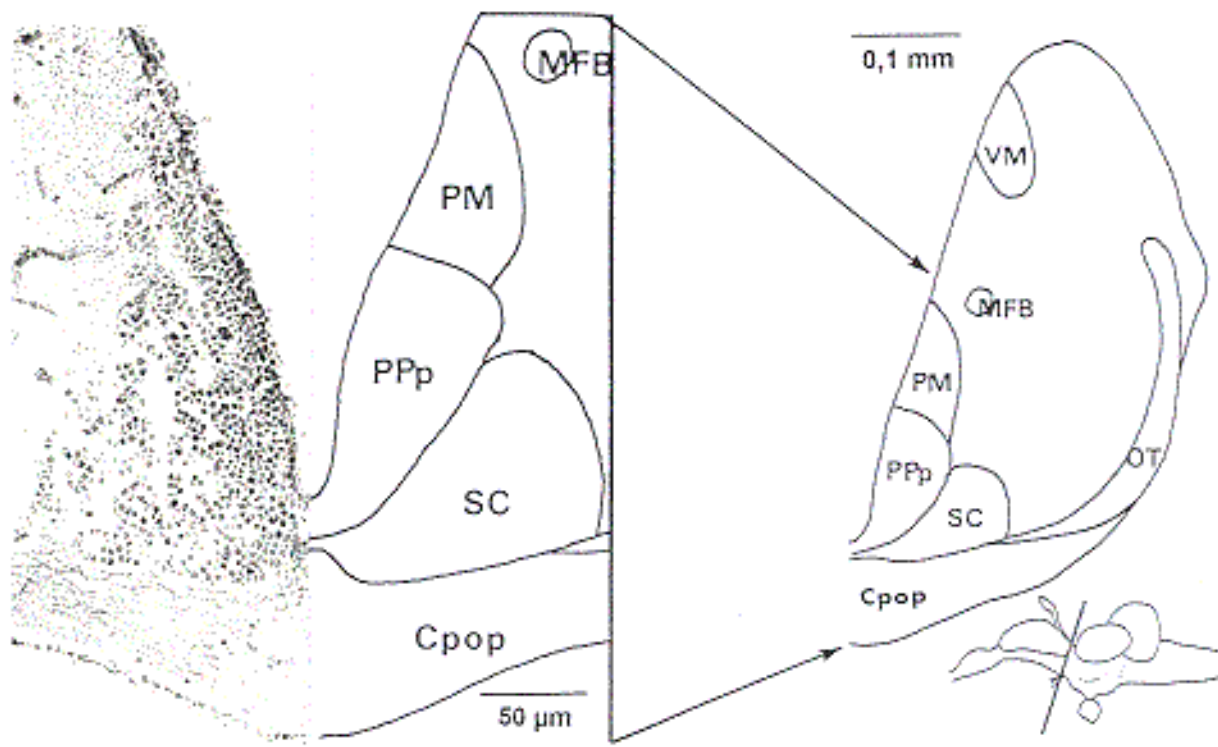


Abb. 3.20 *Astyanax mexicanus*-Höhlenform. Spiegelbildliche Zeichnung eines Transversalschnittes durch die linke präoptische Region in Höhe des rostralen Chiasma opticum (rechts) und der vergrößerten präoptischen Region (Mitte). Die Pfeile kennzeichnen die ventrale und dorsale Grenze der Vergrößerung. Dorsal ist oben, medial links. Der Lateralansicht (unten Mitte) ist die Schnittebene zu entnehmen. Links: Photo des vergrößerten Transversalschnittes (Klüver Barrera-Färbung).

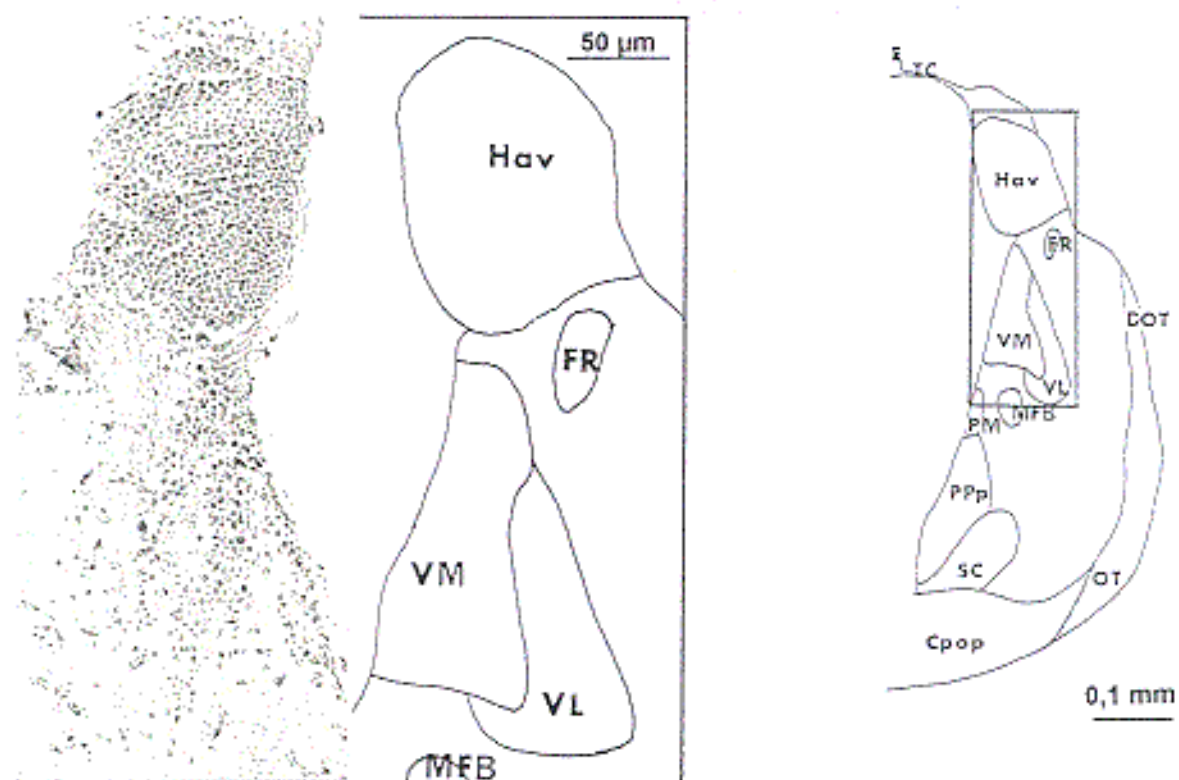
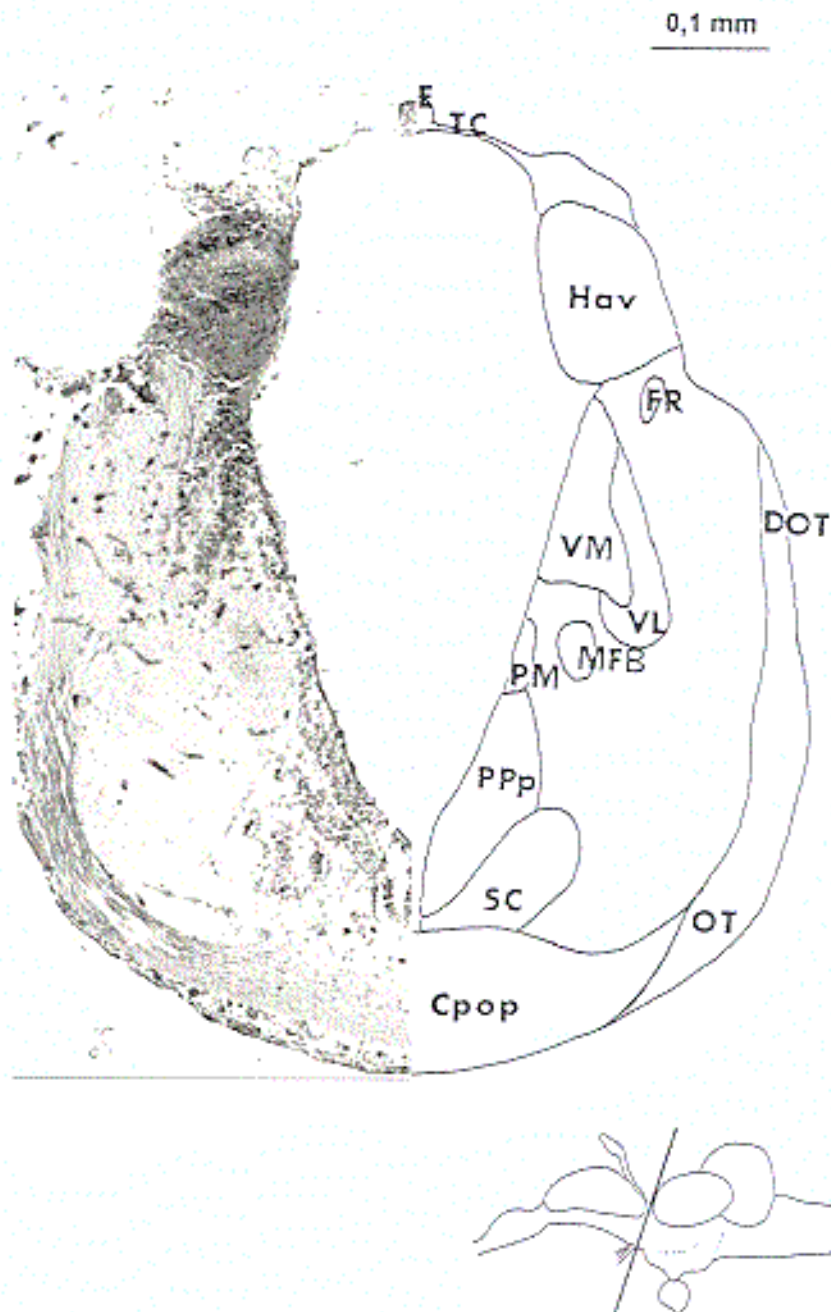
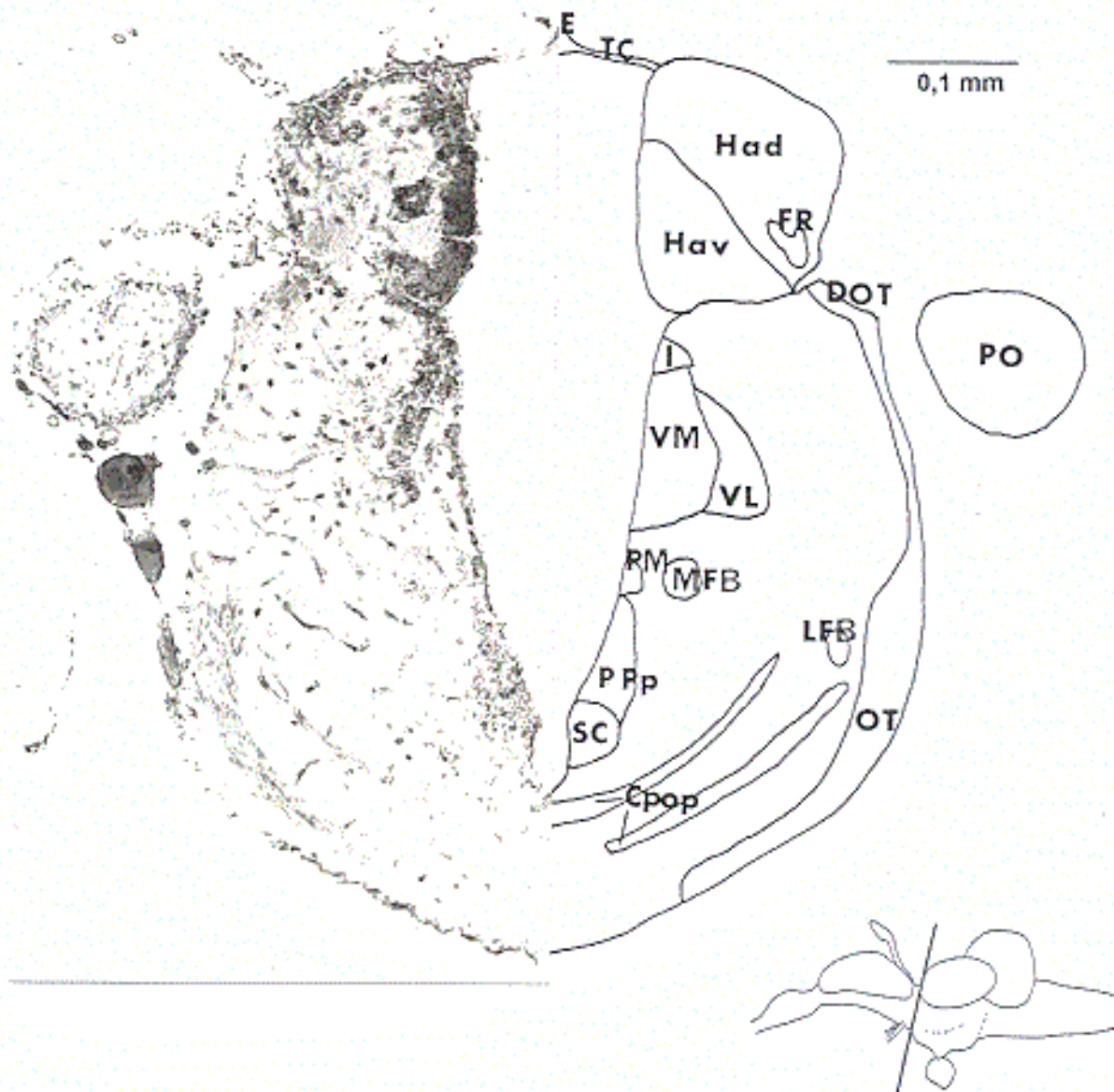


Abb. 3.21 *Astyanax mexicanus*-Höhlenform. Spiegelbildliche Zeichnung der vergrößerten Habenulae und des ventralen Thalamus (Mitte) aus Abb. 3.22 mit dem entsprechenden Photo (links) des Transversalschnittes. Rechts: Verkleinerte Spiegelbildliche Zeichnung des Transversalschnittes aus Abb. 3.22. Der eingezeichnete Kasten gibt den Vergrößerungsausschnitt wieder.



**Abb. 3.22** *Astyanax mexicanus*-Höhlenform. Spiegelbildliche Zeichnung eines Transversalschnittes durch das linke rostrale Diencephalon einschließlich der rostralen Habenulae und des rostralen ventralen Thalamus (rechts). Dorsal ist oben, medial links. Der Lateralansicht (unten rechts) ist die Schnittebene zu entnehmen. Links: Photo des Transversalschnittes (Klüver Barrera-Färbung).



**Abb. 3.23** *Astyanax mexicanus*-Höhlenform. Spiegelbildliche Zeichnung eines Transversalschnittes in Höhe des linken rostralen superfiziellen Prätectum und der postoptischen Commissur (rechts). Dorsal ist oben, medial links. Der Lateralansicht (unten rechts) ist die Schnittebene zu entnehmen. Links: Photo des Transversalschnittes (Klüver Barrera-Färbung).



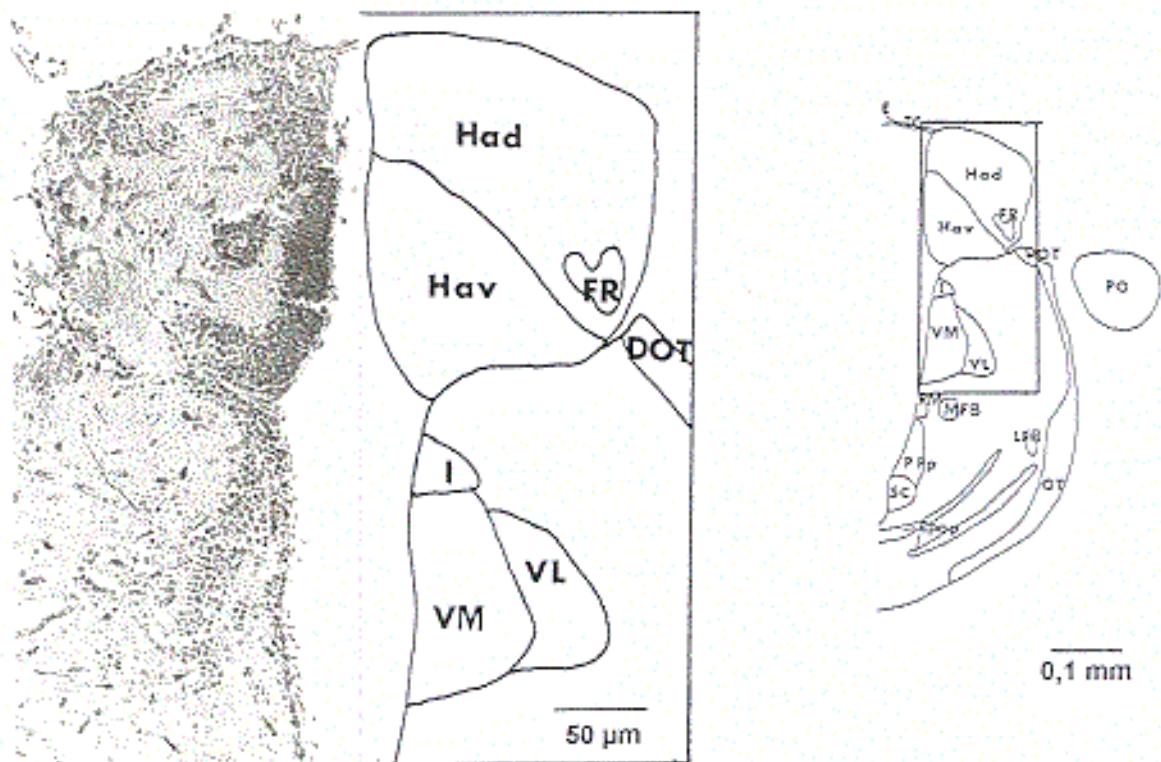


Abb. 3.24 *Astyanax mexicanus*-Höhlenform. Spiegelbildliche Zeichnung der vergrößerten Habenulae und des ventralen Thalamus (Mitte) aus Abb. 3.23 mit dem entsprechenden Photo des vergrößerten Transversalschnittes (links). Rechts: Der eingezeichnete Kasten in der verkleinerten spiegeltbildlichen Zeichnung des Transversalschnittes aus Abb. 3.23 gibt den Vergrößerungsausschnitt wieder.

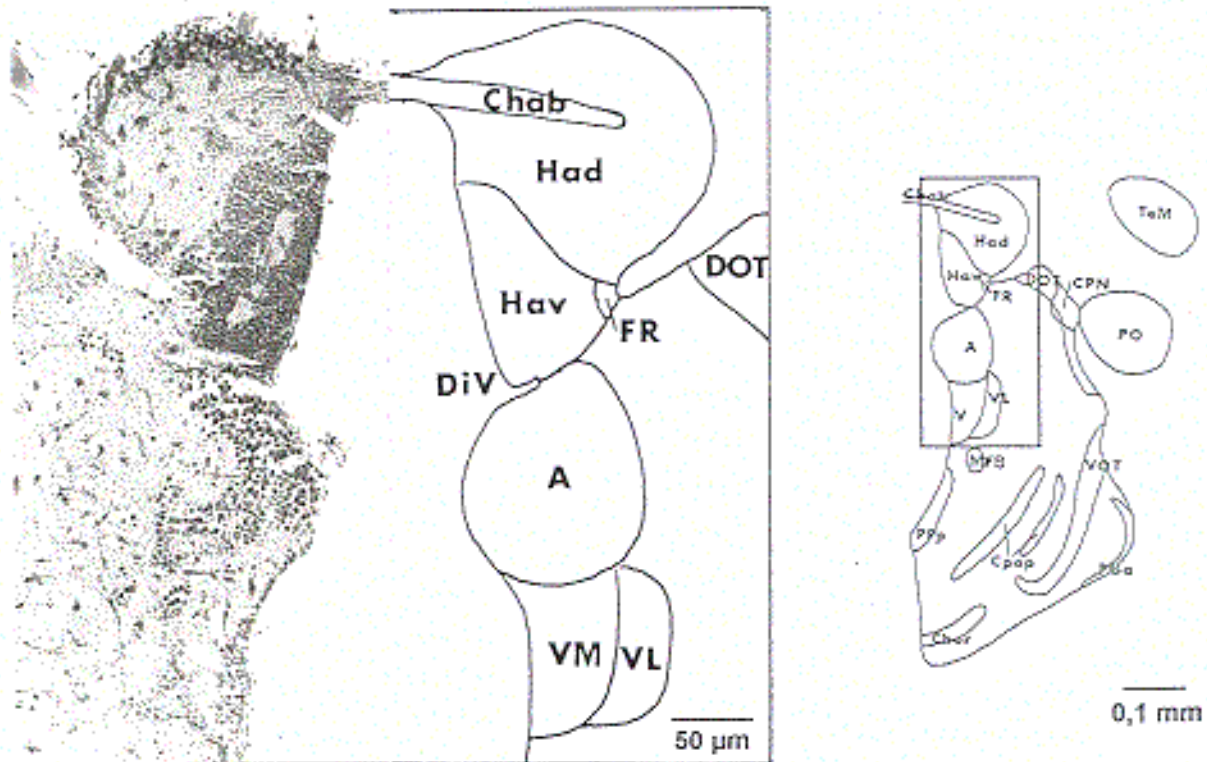
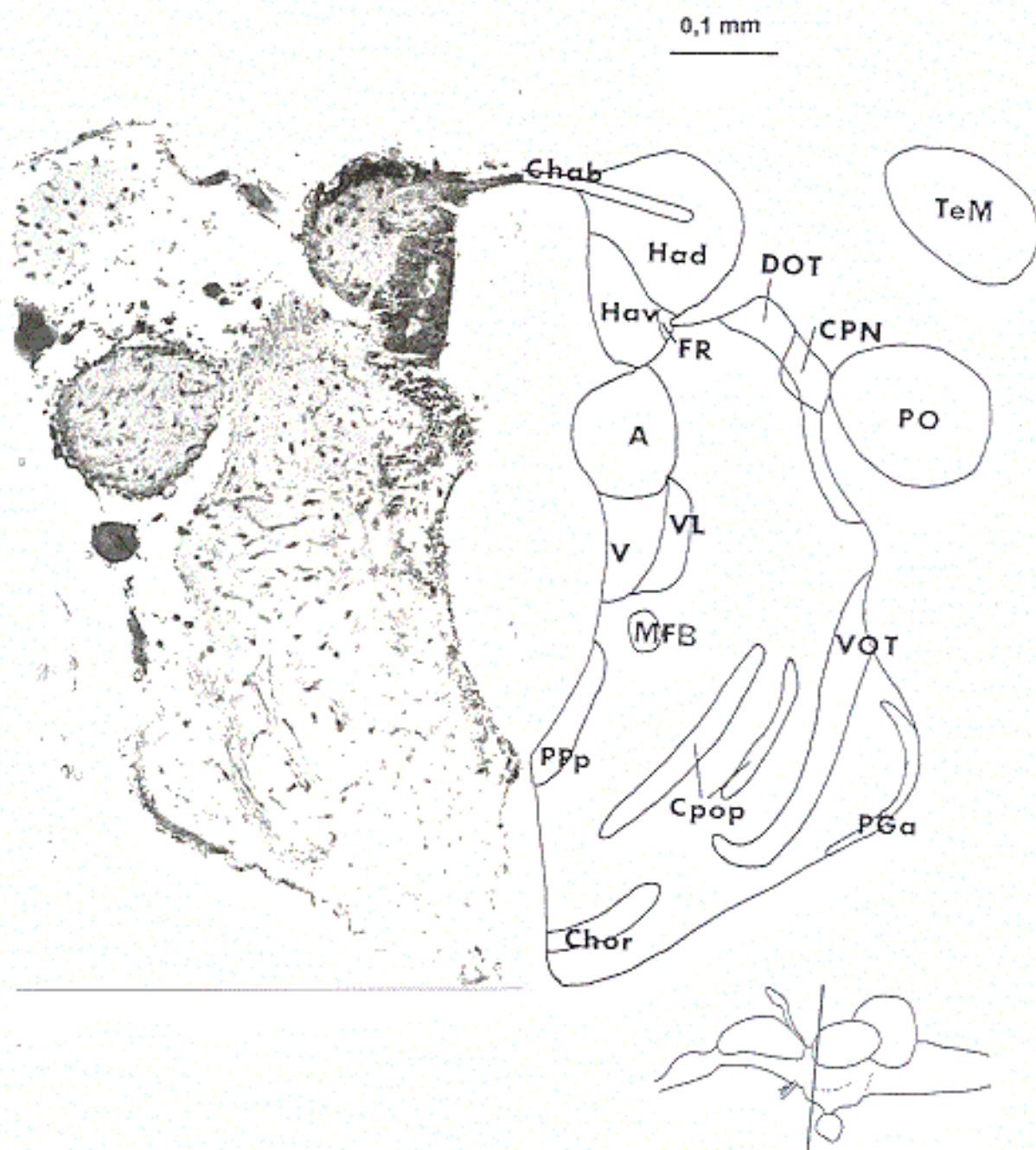


Abb. 3.25 *Astyanax mexicanus*-Höhlenform. Spiegelbildliche Zeichnung der vergrößerten Habenulae und des dorsalen Thalamus (Mitte) aus Abb. 3.26 mit dem entsprechenden Photo des vergrößerten Transversalschnittes (links). Rechts: Der eingezeichnete Kasten in der verkleinerten spiegeltbildlichen Zeichnung des Transversalschnittes aus Abb. 3.26 gibt den Vergrößerungsausschnitt wieder.



**Abb. 3.26** *Astyanax mexicanus*-Höhlenform. Spiegelbildliche Zeichnung eines Transversalschnittes durch das linke Diencephalon in Höhe des dorsalen Thalamus (rechts). Dorsal ist oben, medial links. Der Lateralansicht (unten rechts) ist die Schnittebene zu entnehmen. Links: Photo des Transversalschnittes (Klüver Barrera-Färbung).

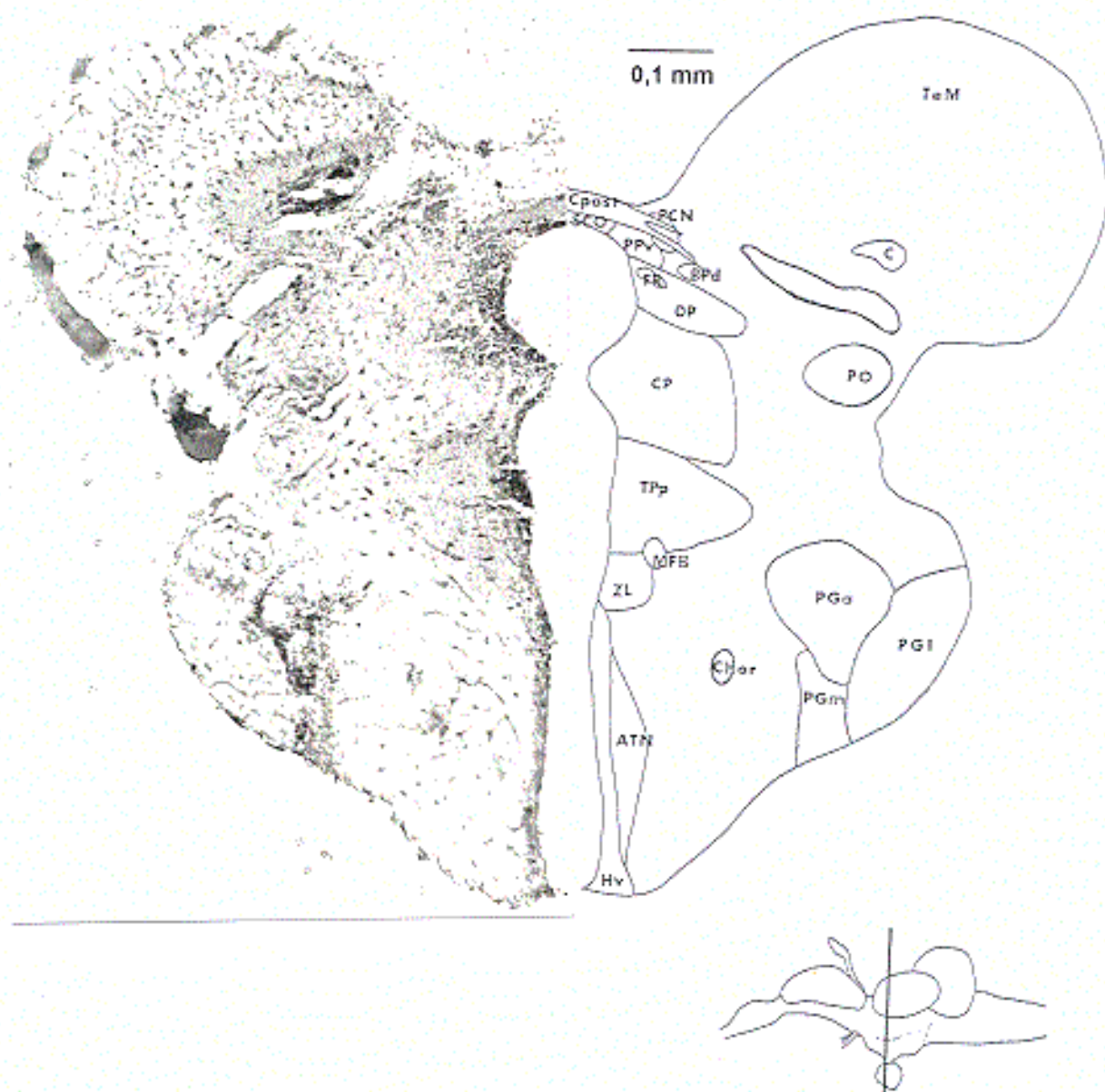
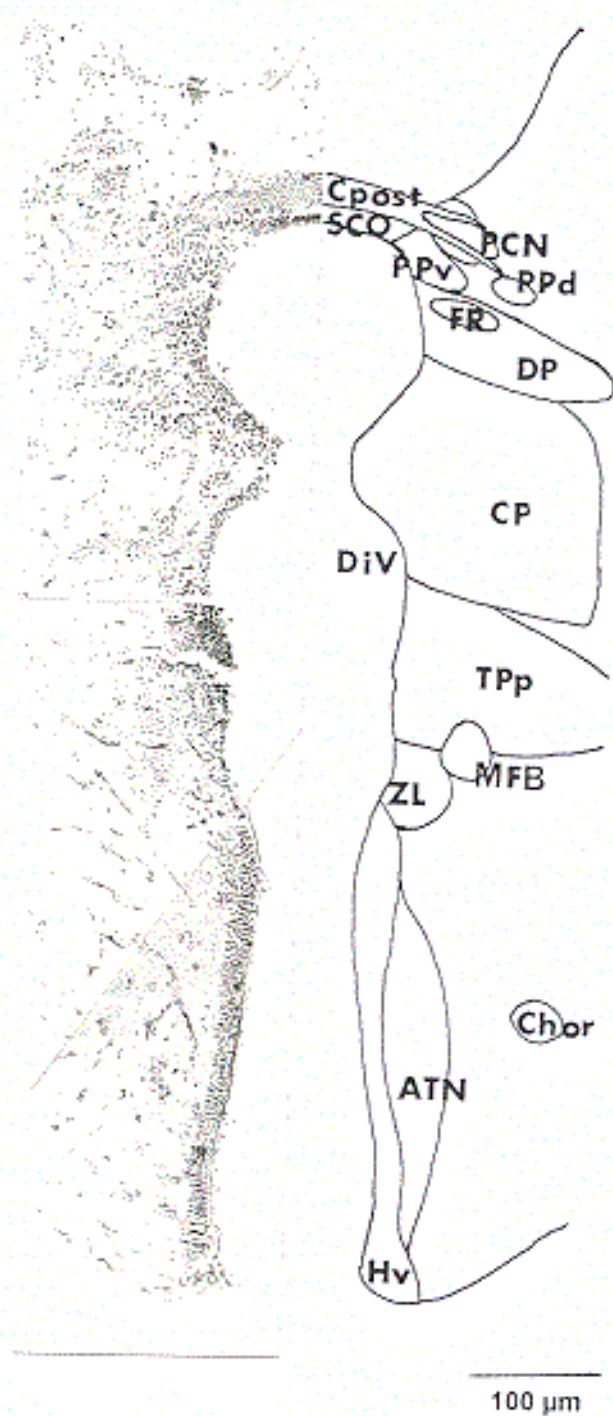


Abb. 3.27 *Astyanax mexicanus*-Höhlenform. Spiegelbildliche Zeichnung eines Transversalschnittes durch das linke Diencephalon in Höhe der Commissura posterior (rechts). Dorsal ist oben, medial links. Links: Photo des Transversalschnittes (Klüver Barrera-Färbung). Der Lateralansicht (unten rechts) ist die Schnittebene zu entnehmen.



**Abb. 3.28** *Astyanax mexicanus*-Höhlenform. Spiegelbildliche Zeichnung des vergrößerten periventriculären Diencephalon aus Abb. 3.27 (rechts) mit dem entsprechenden Photo des Transversalschnittes (links).

der Höhlenform deutlich angefärbt werden, ihre Anzahl ist aber wesentlich geringer als bei der Flußform.

Bei der Flußform konnten, im Gegensatz zur Höhlenform, auch Fasern des medialen optischen Traktes (MOT) angefärbt werden, der sich medial auf der Höhe der Abspaltung des dorsalen optischen Trakt vom optischen Haupttrakt trennt und lateral der periventrikulären Nuclei des ventralen und dorsalen Thalamus caudodorsalwärts verläuft (Flußform: Abb. 3.10-3.13).

Caudal des Chiasma opticum verläuft die breite Commissura postoptica (Cpop), die sich laterocaudal in beiden Fischpopulationen in mehrere Äste aufspaltet (Flußform: Abb. 3.13-3.14; Höhlenform: Abb. 3.20,3.22-3.23, 3.26).

Die Commissura horizontalis (Chor) kreuzt ventral der postoptischen Commissur die Mediane (Flußform: Abb. 3.14; Höhlenform: Abb. 3.26). Sie verläuft zunächst caudalwärts ventral der präglomerulären Region, durchquert diese dann dorsalwärts und zieht schließlich nach rostral um das Tectum mesencephali zu erreichen (Flußform: Abb. 3.16-3.17; Höhlenform: Abb. 3.27-3.28).

Ein weiterer deutlich sichtbarer Trakt des Diencephalon in beiden Salmirpopulationen ist derjenige, der den Nucleus praetectalis posterior caudal verläßt und zum Lobus inferior des Hypothalamus zieht. Er entspricht topographisch dem prätecto-mammilären Trakt anderer Teleostee, der aber den Nucleus praetectalis superficialis magnocellularis mit dem Corpus mammillare des Hypothalamus verbindet.

Die Commissura posterior (Cpost) verläuft im Synencephalon und ist in beiden Fischformen deutlich erkennbar (Flußform: Abb. 3.16-3.17; Höhlenform: Abb. 3.27-3.28). Ihre lateralen Ausläufer spalten sich in zwei Hauptäste auf.

### **3.3.2 Das Mesencephalon**

Das Mesencephalon besteht aus dem dorsal lokalisierten Tectum mesencephali sowie dem ventral liegenden Torus semicircularis und Tegmentum (Abb. 3.29).

Bereits die Dorsal- und Lateralansichten der Gehirne der Fluß- und Höhlenform (Abb. 3.3-3.4) verdeutlichen die Reduktion des Tectum mesencephali beim Höhlenfisch, die unabhängig von der Gesamtverkleinerung des Gehirns ist (s. Abschnitt 3.2). Auch in Transversalschnitten durch die Gehirne beider Fischformen

wird die Reduktion besonders an den weit in der Medianen auseinanderweichenden mesencephalen Tecta der Höhlensalmmler (Abb. 3.27, 3.29) sowie in ihrer verringerten rostrocaudalen Ausdehnung deutlich. Abb. 3.26 zeigt die wesentlich weiter caudal beginnenden mesencephalen Loben des Höhlenfisches im Vergleich zu denen des Flußfisches (Abb. 3.10).

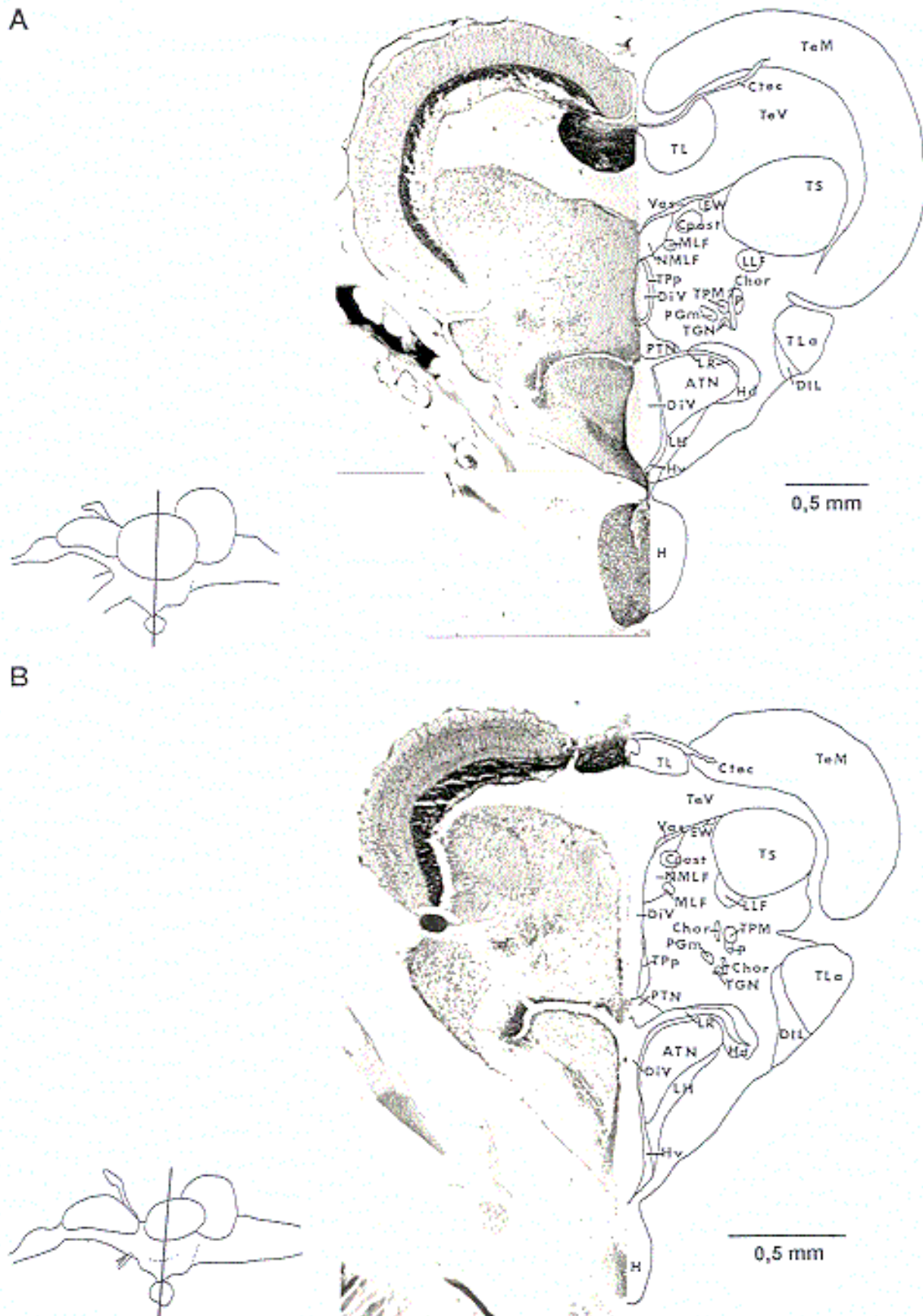
Das Tectum mesencephali ist in Transversalschnitten, je nach Schnittebene, eine ovale, halbkreis- oder kreisförmige Struktur (Flußform: Abb. 3.10, 3.13- 3.14, 3.16, 3.29A; Höhlenform: Abb. 3.26-3.27, 3.29B), deren konzentrische Schichtung besonders anhand der transversalen Schnittserien deutlich wird, indem die tectalen Schichten in rostrocaudaler Richtung nacheinander erscheinen bzw. enden. In beiden Salmmlerformen können folgende Schichten unterschieden werden: Stratum fibrosum marginale (SM), Stratum opticum (SO), Stratum fibrosum et griseum superficiale (SFGS), Stratum griseum centrale (SGC), Stratum album centrale (SAC) und Stratum periventriculare (SPV) (Abb. 3.30A).

Die Fasern des Stratum fibrosum marginale sind vermutlich nicht myelinisiert, da sie mit dem Farbstoff Luxol Fast Blue nicht angefärbt wurden. Im Gegensatz dazu sind die Fasern des Stratum opticum deutlich gefärbt. Beide Schichten sind sowohl in der Fluß- als auch in der Höhlenform deutlich ausgebildet, weisen im Höhlensalmmler aber weniger Perikaryen auf. Im Stratum fibrosum et griseum superficiale sind in beiden Fischformen Fasern sowie unterschiedlich große Perikaryen zu sehen. Das Stratum griseum centrale, das ebenfalls Perikaryen als auch Fasern beinhaltet, ist zellärmer als das darüberliegende Stratum fibrosum et griseum superficiale. In der Höhlenform sind in diesen beiden Schichten weniger Zellen lokalisiert als in der Flußform. Die Fasern dieser beiden Schichten sind wesentlich schwächer angefärbt als die des Stratum opticum. In der tiefen weißen Schicht überwiegen angefärbte Fasern, obwohl auch hier verstreut Neurone lokalisiert sind. Einige der hier verlaufenden Fasern können durch das Stratum periventriculare und die Commissura tecti (Ctec) bis in das Stratum album centrale des gegenüberliegenden Tectum mesencephali verfolgt werden (Abb. 3.29). Die periventrikuläre Zone des mesencephalen Tectum besteht in beiden Fischformen aus eng beieinander liegenden, granulierten Zellen. In seinem caudalen Bereich wird diese Schicht zunehmend von angeschnittenen Faserbündeln durchsetzt.

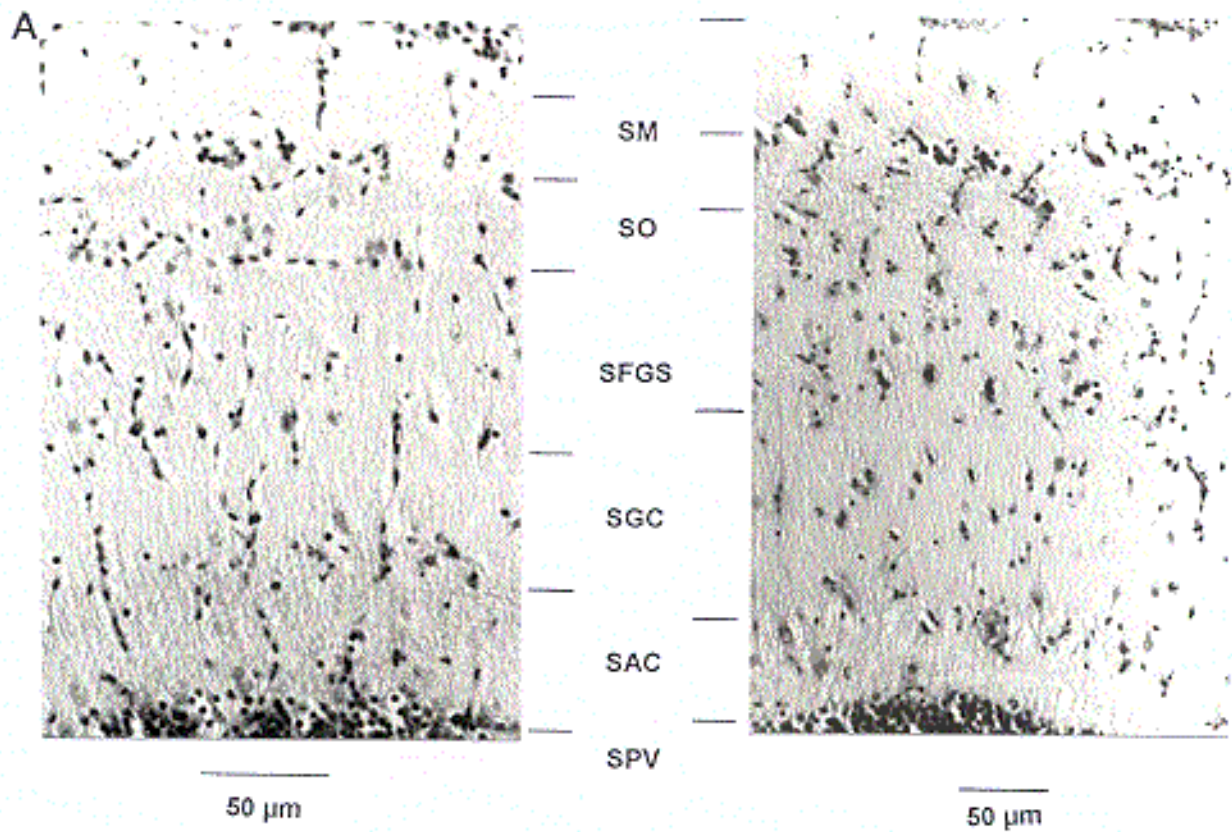
Die Stärke der einzelnen Schichten ist von der gewählten Schnittebene, dem Schnittwinkel sowie dem Ausschnitt abhängig.

Die übrigen mesencephalen Bereiche erhalten keinen retinalen Input und werden deshalb im Folgenden nur kurz beschrieben.

Der Torus longitudinalis (TL) ist eine gepaarte, in rostrocaudaler Richtung langgestreckte Struktur, die ventral der Commissura tecti (Ctec) in der Mittellinie des



**Abb. 3.29** *Astyanax mexicanus*. Transversalschnitte (Klüver-Barrera-Färbung) durch das linke rostrale Mesencephalon mit den ergänzenden, spiegelbildlichen Zeichnungen der gezeigten Strukturen (rechts). Dorsal ist oben, ventral unten. Den Lateralansichten (links) sind die Schnittebenen zu entnehmen. **A:** Flußform. **B:** Höhlenform.



B

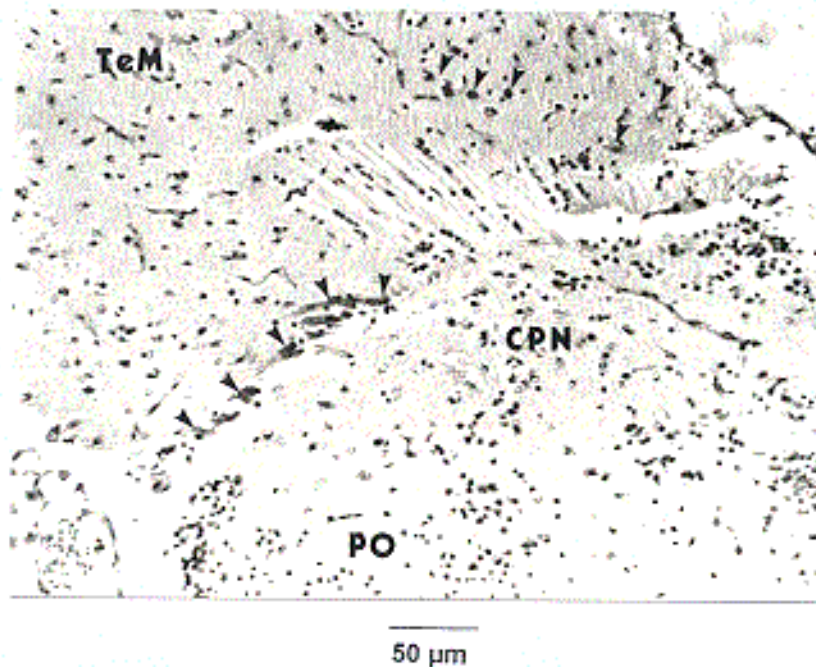


Abb. 3.30 *Astyanax mexicanus*. **A:** Transversalschnitte (Klüver-Barrera-Färbung) durch das linke Tectum mesencephali der Fluß- (rechts) und Höhlenform (links) in Höhe der in Abb. 3.29 dargestellten Schnittebenen. Die Peripherie liegt oben, der tectale Ventrikel unten. Die Abbildung entspricht keiner quantitativen Darstellung. **B:** Transversalschnitt (Klüver-Barrera-Färbung) durch den linken Nucleus corticalis des Höhlensalmers. Die Pfeile kennzeichnen einige Neurone dieses Nucleus.



tectalen Ventrikels (TeV) verläuft (Abb. 3.29). Sie besteht aus dicht aneinander gelagerten Zellen, die in Ventrikelnähe kleiner und dunkler gefärbt sind und enger beieinander liegen als im Inneren und an der Dorsalseite des Torus. Dorsomedial sind einige großzellige Perikaryen lokalisiert. Caudalwärts verlaufen zunehmend myelinisierte Fasern innerhalb des Torus longitudinalis. Im Gegensatz zum Flußfisch wird der Torus longitudinalis bei der Höhlenform nicht vollständig von den mesencephalen Loben bedeckt (Abb. 3.29).

Das ventrale Mesencephalon liegt unterhalb des tectalen Ventrikels und besteht aus dem Tegmentum und dem Torus semicircularis (TS) (Abb. 3.29). Der Torus semicircularis liegt auf dem obersten Teil des lateralen Tegmentum und ragt in den tectalen Ventrikel vor. Das Tegmentum beinhaltet u. a. den Edinger-Westphal Nucleus (EW) und die Nuclei des oculomotorischen (N.III) und trochlearen (N.IV) Nerven, die in beiden Fischpopulationen vorhanden sind. Die Axone des Nucleus nervi oculomotorii verlassen das Gehirn ventral zwischen Tegmentum und dem Lobus inferior hypothalami. Der Nervus trochlearis tritt caudal zwischen Torus semicircularis und der Medulla oblongata des Metencephalon aus.

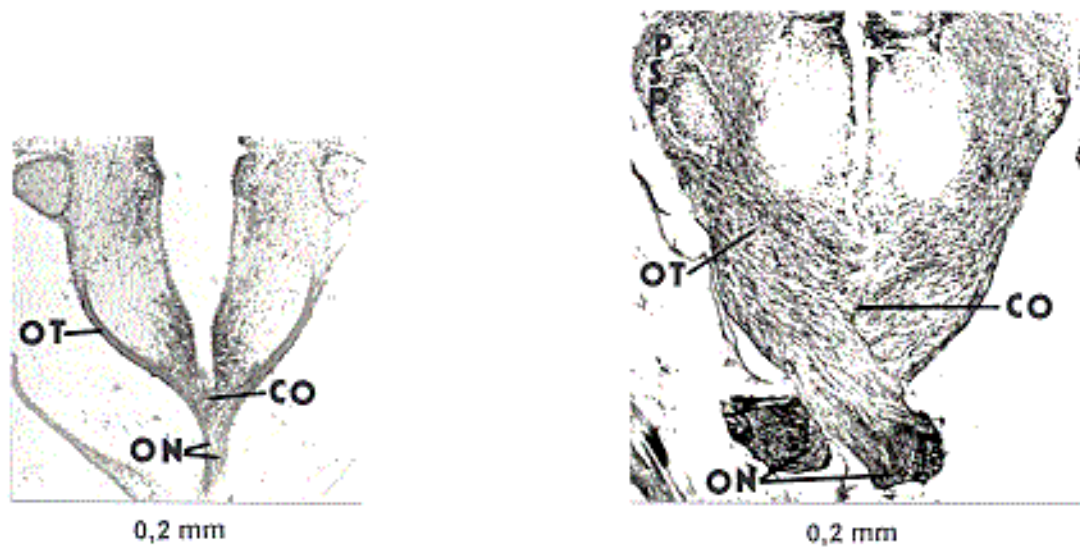
### 3.3.3 Zusammenfassung

Die Gegenüberstellung der untersuchten Gehirnregionen der Fluß- und Höhlenform des *Astyanax mexicanus* anhand der gefärbten Schnittserien zeigt - bis auf das Fehlen des Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis bei der Höhlenform sowie morphologische Variationen im Nucleus anterior thalami - einen vergleichbaren Aufbau beider Gehirne.

Allgemein läßt sich feststellen, daß die Anzahl der angefärbten Perikaryen im Höhlenfischgehirn geringer ist als im Flußfisch. Dies trifft für Kerngebiete (Nucleus ventrolateralis thalami, Nucleus praetectalis centralis, Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis, Nucleus opticus accessorius dorsalis, Nucleus praeglomerulosus lateralis, Nucleus posterior thalami) und die umliegenden Regionen (lateraler Thalamus, Prätectum, posteriore Tuberculum) ebenso zu wie für die mesencephalen Tectumschichten.

Cytoarchitektonische Unterschiede zwischen beiden Phänotypen des *Astyanax mexicanus* bestehen in der Anordnung der Zellen im Nucleus anterior des dorsalen Thalamus und seiner Vergrößerung bei der Höhlenform.

Die auffallendsten Unterschiede zwischen beiden Phänotypen sind aber, wie die Gesamtansichten der Gehirne bereits zeigten, an das primäre optische System gekoppelt. So weisen die optischen Nerven der Höhlenform einen wesentlich



**Abb. 3.31** Vergleich des Nervus opticus (ON), Chiasma opticum (CO) und Tractus opticus (OT) der Fluß- (rechts) und Höhlenform (links) des *Astyanax mexicanus* anhand von Transversalschnitten (Klüver Barrera-Färbung) durch die rostrale präoptische Region. Dorsal ist oben, ventral unten.

geringeren Durchmesser auf als die der Flußform, woraus auch sowohl die kleinere Sehnervenkreuzung als auch der schmalere optische Trakt der Höhlenform resultiert (Abb. 3.31). Caudal setzen sich diese Unterschiede in einer Reduktion der mesencephalen Loben bei der Höhlenform im Vergleich zur Flußform fort (Abb. 3.29). Diese betrifft nicht nur eine geringere rostrocaudale sondern auch eine geringere laterale Ausdehnung, wodurch die Tecta mesencephali bei der Höhlenform in der Medianen auseinanderweichen und so den Torus longitudinalis freilegen.

### 3.4 Prätectales Organisations- und Verschaltungsmuster

Um einige prätectale Kerngebiete, die sich cytoarchitektonisch nur ungenau abgrenzen oder lokalisieren lassen, hodologisch zu charakterisieren, wurde Dil in das caudale Corpus cerebelli appliziert. Die Dil-Applikationen in den Lobus inferior hypothalami und den Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis dienen der Identifizierung prätectaler Verschaltung und die Markierung des Nucleus praetectalis posterior und des Tectum mesencephali der Darstellung des Nucleus corticalis.

### 3.4.1 Efferenzen und Afferenzen des Cerebellum

Wie die cytoarchitektonische Analyse der akzessorischen optischen Nuclei (Abschnitt 3.3.1) zeigt, läßt sich der Nucleus opticus accessorius dorsalis (DAO) in der Flußform nur schwer und in der Höhlenform gar nicht von den umliegenden Zellen abgrenzen. Der Nucleus opticus accessorius ventralis (VAO) konnte in keiner der beiden untersuchten Phänotypen anhand gefärbter Paraffinschnitte gezeigt werden. Zusätzlich sind die Grenzen des Nucleus praetectalis centralis (CPN) in beiden Fischformen nur ungenau bestimmbar.

Da das caudale Cerebellum Efferenzen aus diesen drei Kerngebieten erhält (Finger 1978, Finger und Karten 1978, Luiten 1981, Wullimann 1985, Northcutt und Wullimann 1988, Wullimann und Northcutt 1988), wurde Dil in das unilaterale caudale Corpus cerebelli (CCe) appliziert, um die genannten Kerngebiete hodologisch zu identifizieren. Die Applikationsorte sind in Abb. 3.32C (Flußform) und Abb. 3.33C (Höhlenform) dargestellt.

Die afferenten und efferenten cerebellären Zielgebiete sind in beiden *Astyanax mexicanus*-Phänotypen identisch. Unterschiede bestehen lediglich in der Anzahl der gefärbten Neurone und die Größe der Terminationsgebiete, die in der Höhlenform, entsprechend des kleineren und zellärmeren Gehirns, verringert bzw. kleiner sind. Zunächst werden die Verbindungen des caudalen, unilateralen Corpus cerebelli zu den akzessorischen optischen Nuclei und dem zentralen Prätectum dargestellt. Im Anschluß daran folgt die Beschreibung der übrigen Kleinhirnverbindungen.

#### **Akzessorische optische Nuclei und zentrales Prätectum**

In der Schnittebene des medialen, ipsilateralen Nucleus praetectalis posterior (PO) sind ventromedial dieses Kerngebietes zunächst einzelne retrograd gefärbte Neurone innerhalb der Fasern des aufsteigenden optischen Traktes lokalisiert, die durch ihre Kleinhirnverbindungen als der rostrale Anteil des Nucleus opticus accessorius dorsalis charakterisiert werden konnten (Abb. 3.32A, 3.33A, 3.34, 3.35D-E). Caudodorsal des Nucleus praetectalis posterior dehnt sich der Nucleus opticus accessorius dorsalis enorm aus (s. a. Abschnitt 3.3.1 Prätectum) und die cerebellären Afferenzen erstrecken sich entlang der gesamten ventralen Basis des mesencephalen Tectum vom lateral liegenden ventralen optischen Trakt dorsomedialwärts bis ventral des Nucleus paracommissuralis (Abb. 3.32B, 3.33B, 3.36A, 3.37A).

Bis auf die Anzahl retrograd markierter Neurone, die im Höhlenfisch wenig geringer ist als in der Flußform, entsprechen sich die Ergebnisse in beiden Phänotypen.

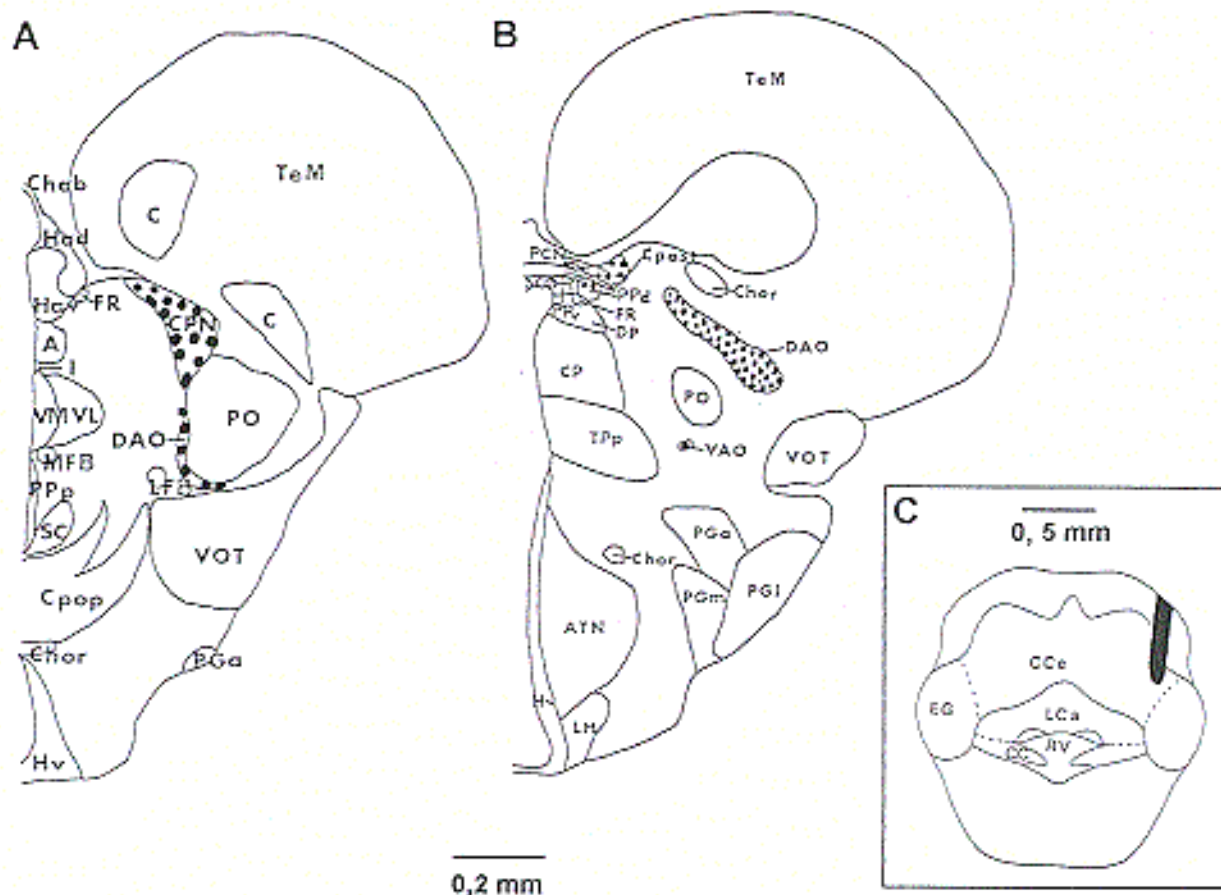
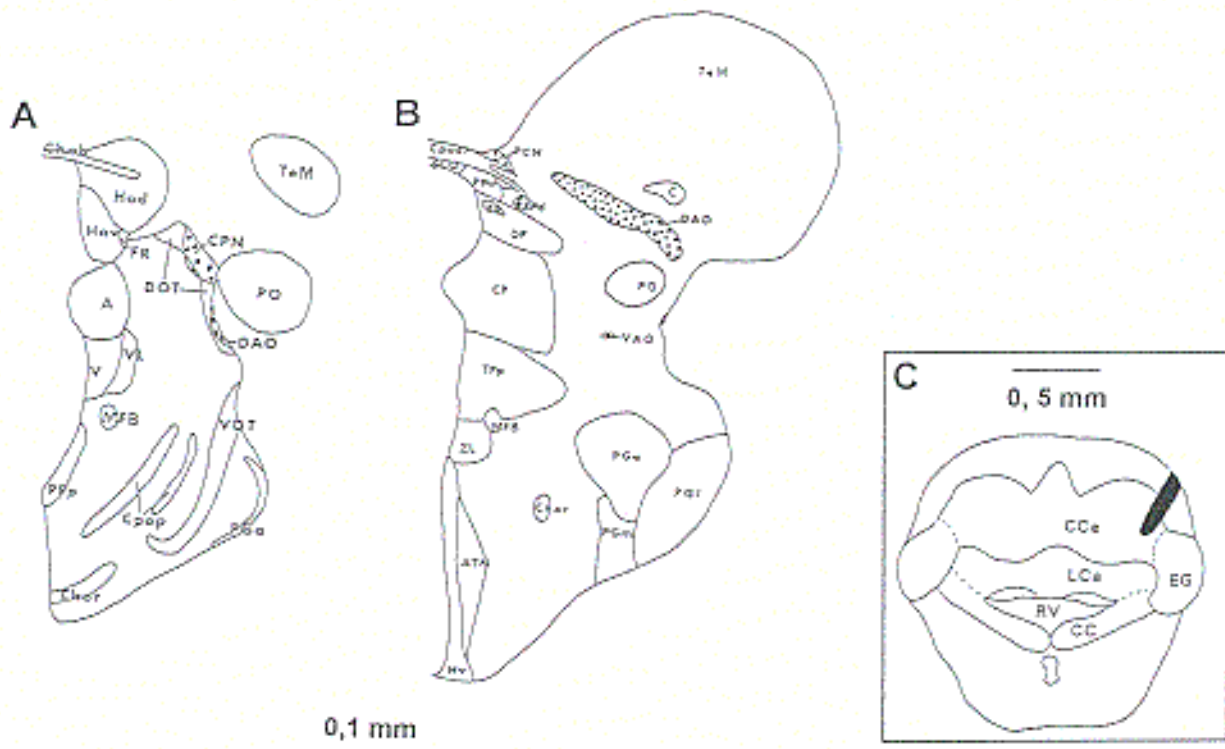


Abb. 3.32 *Astyanax mexicanus*-Flußform. Zeichnungen der cerebellären Afferenzen im ipsilateralen Prätectum (A: rostral; B: caudal). Die schwarzen Punkte stellen retrograd gefärbte Zellen nach Dil-Applikation in das unilaterale caudale Cerebellum dar. Dorsal ist oben, lateral rechts. Die Schwärzung in C zeigt den Applikationsort im caudalen Corpus cerebelli.

Somit ist der cytoarchitektonisch nur schwer abgrenzbare Nucleus opticus accessorius dorsalis nicht nur auch im Höhlenfisch vorhanden, sondern sein caudaler Anteil nimmt in beiden Fischformen gewaltige Ausmaße an.

Ventromedial des ipsilateralen, caudalen Nucleus praetectalis posterior, dorsal der präglomerulären Region (PG) und lateral des caudalen Nucleus ventromedialis thalami bzw. des rostralen Nucleus periventricularis tuberculi posterioris sind wenige einzelne, retrograd markierte Neurone lokalisiert. Bei der Flußform sind 2-3 cerebelläre Afferenzen über eine Distanz von ca. 150  $\mu\text{m}$  zu sehen, während sich bei der Höhlenform 1-2 markierte Perikaryen über eine Distanz von ca. 100  $\mu\text{m}$  erstrecken. Aufgrund seiner topographischen Lage und seiner cerebellären Verbindung entspricht dieses Gebiet vermutlich dem cytoarchitektonisch nicht identifizierten Nucleus opticus accessorius ventralis (Abb. 3.32B, 3.33B, 3.34, 3.35D-F).



**Abb. 3.33** *Astyanax mexicanus*-Höhlenform. Zeichnungen der cerebellären Afferenzen im ipsilateralen Prätectum (A: rostral; B: caudal). Die schwarzen Punkte stellen retrograd gefärbte Zellen nach Dil-Applikation in das unilaterale caudale Cerebellum dar. Dorsal ist oben, lateral rechts. Die Schwärzung in C zeigt den Applikationsort im caudalen Corpus cerebelli.

Der Nucleus praetectalis centralis des ipsilateralen zentralen Prätectum weist in beiden Fischformen ebenfalls viele retrograd gefärbte Neurone auf (Abb. 3.32A, 3.33A, 3.34, 3.35A-E). Rostral sind zunächst einige wenige markierte Perikaryen innerhalb des aufsteigenden dorsalen optischen Traktes, dorsomedial des Nucleus praetectalis posterior, lokalisiert. Caudalwärts nimmt die Anzahl der gefärbten Nuclei zu, und das Kerngebiet erstreckt sich vom Nucleus praetectalis posterior bis rostral der Commissura posterior. In der Schnittebene des rostralen Synencephalon sind nur noch wenige Neurone markiert, und es überwiegen Fasern. Diese sind vermutlich ausschließlich Efferenzen der rostral markierten Kerngebiete, die sich hier mit Fasern vor allem aus dem Torus longitudinalis (s. u.) zum Tractus mesencephalocerebellaris anterior (TMCa) (Abb. 3.36A-E, 3.37B-C und F) zusammenschließen und ins Kleinhirn verlaufen.

Entsprechend den cytoarchitektonischen Befunden ist die Anzahl der retrograd gefärbten Perikaryen im Nucleus praetectalis centralis im Höhlenfisch etwas geringer als in der Flußform. Entgegen den cytoarchitektonischen Ergebnissen beginnt dieses

Kerngebiet weiter rostral und erstreckt sich ebenso weiter nach caudal als im vorangegangenen Abschnitt identifiziert werden konnte.

Diese drei corpopetal markierten Zellgruppen, der Nucleus praetectalis centralis, der Nucleus opticus accessorius ventralis und der Nucleus opticus accessorius dorsalis, sind die am weitesten rostral identifizierten Afferenzen des caudalen Cerebellum.

Durch die hodologische Charakterisierung dieser rostralen Zellgruppen können die cytoarchitektonischen Befunde dieser Region bei der Flußform (Abb. 3.14 und 3.16) und bei der Höhlenform (Abb. 3.26-3.27) vervollständigt werden (Abb. 3.32A-B, 3.33A-B).

### **Weitere cerebelläre Verbindungen**

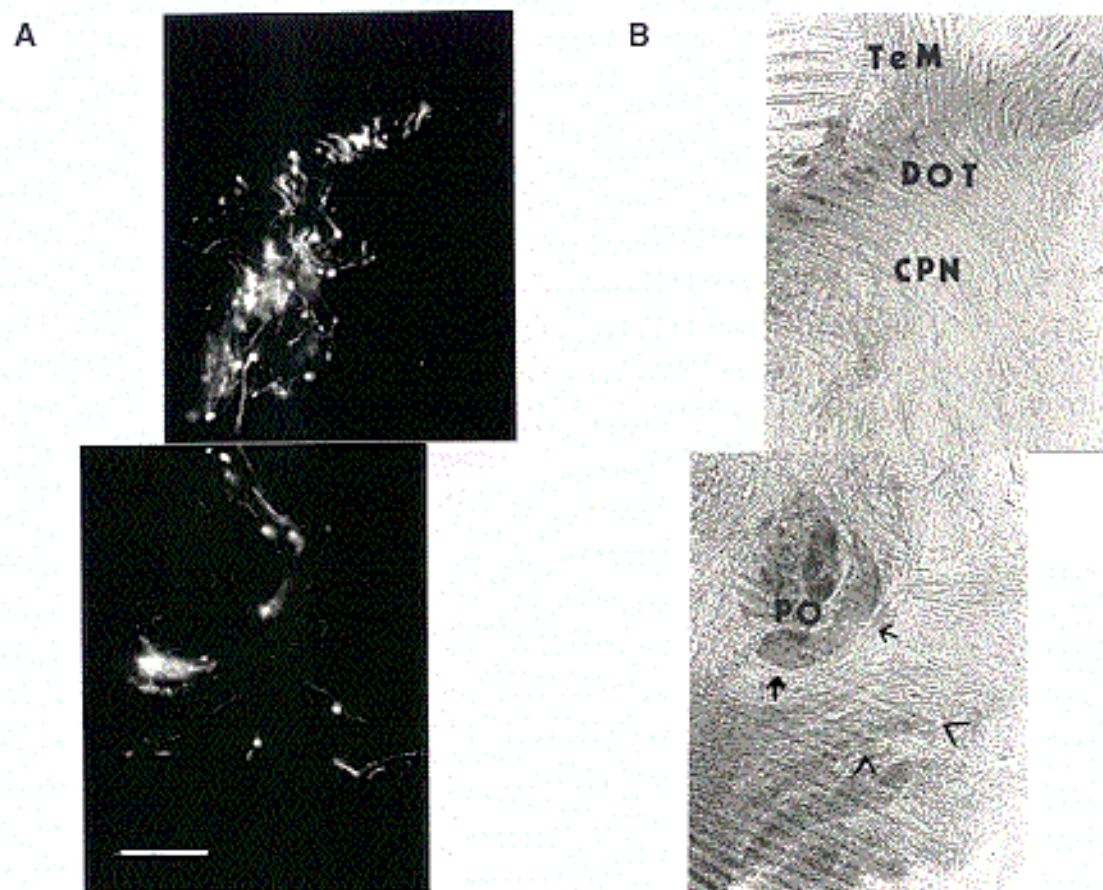
Da die Kleinhirnmarkierung der Darstellung prätectaler Kerne diente, wurde eine vollständige Erfassung der übrigen Kleinhirnverbindungen nicht angestrebt. Die folgende Beschreibung bezieht sich sowohl auf die Fluß- als auch auf die Höhlenform und nur auftretende Abweichungen werden betont.

Caudal ziehende Fasern verlassen das Cerebellum vor allem über den ipsilateralen Tractus cerebellaris posterior, der vom Corpus cerebelli durch die Eminentia granularis in die Medulla oblongata verläuft. Seine Fasern ziehen in den Nucleus octavolateralis medialis, den Nucleus octavus descendens und entlang der lateralen Gehirnoberfläche caudoventralwärts bis in die contralaterale Oliva inferior (Abb. 3.36F, 3.37D).

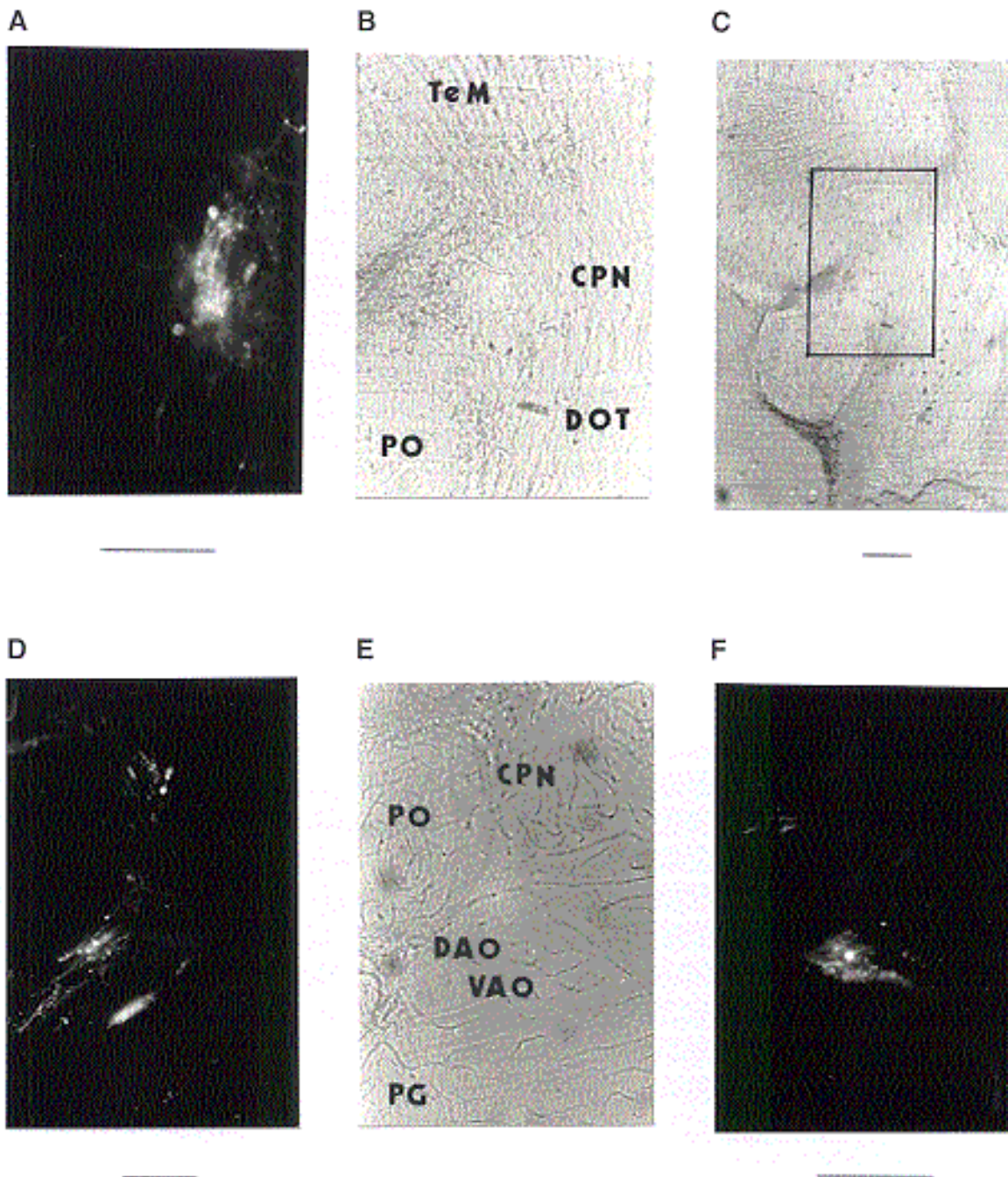
Cerebelläre Efferenzen enden im Nucleus octavolateralis medialis und Nucleus octavus descendens.

Wenige Fasern ziehen vom ipsilateralen Kleinhirn zum contralateralen Tractus cerebellaris posterior und erreichen so auch den contralateralen Nucleus octavolateralis medialis und Nucleus octavus descendens. Ein auffallendes Terminationsfeld weist der contralaterale Nucleus reticularis lateralis auf.

Caudal liegende, retrograd gefärbte Neurone waren, mit Ausnahme der Neurone der Oliva inferior, nur bei zwei Tieren (sowohl bei der Fluß- als auch bei der Höhlenform) nach den längsten Inkubationszeiten mit Dil sichtbar, während Fasern in den gleichen Schnittebenen bereits nach den mittleren Inkubationszeiten zu sehen waren. Cerebellopetal markierte Neurone liegen bilateral im Nucleus octavolateralis medialis und ipsilateral im Nucleus octavus descendens. Die Efferenzen der ausschließlich contralateral markierten Neurone der Oliva inferior (Abb. 3.36F, 3.37D) verlaufen über die ipsilaterale Oliva inferior zum Kleinhirn.



**Abb. 3.34** *Astyanax mexicanus*-Flußform. Photos von Transversalschnitten nach unilateraler Dil-Applikation in das caudale Corpus cerebelli. **A:** Bedingt durch die Schnittebene von rostrodorsal nach caudoventral sind in der ipsilateralen Gehirnhälfte retrograd markierte Neurone sowohl im rostralen Nucleus praetectalis centralis (CPN) als auch im Nucleus opticus accessorius dorsalis (←) sowie vermutlich im Nucleus opticus accessorius ventralis (→) zu sehen. **B:** Derselbe Ausschnitt wie in A unter Verwendung der Phasenkontrast-Fluoreszenz-Einstellung. Auf den Photos ist dorsal oben und lateral links. Der Balken stellt 0,1 mm dar.



**Abb. 3.35** *Astyanax mexicanus*-Höhlenform. Photos von Transversalschnitten nach unilateraler Dil-Applikation in das caudale Corpus cerebelli. **A:** Retrograd markierte Neurone im ipsilateralen rostralen Nucleus praetectalis centralis (CPN). **B:** Derselbe Ausschnitt wie in A unter Verwendung der Phasenkontrast-Fluoreszenz-Einstellung. **C:** Der schwarze Kasten gibt den in A und B dargestellten Vergrößerungsausschnitt wieder. **D:** Caudalwärts sind in einer anderen Schnittebene ipsilateral retrograd gefärbte Neurone im CPN und Nucleus opticus accessorius dorsalis (DAO) sowie Fasern im Nucleus opticus accessorius ventralis (VAO) zu sehen. **E:** Derselbe Ausschnitt wie in D unter Verwendung der Phasenkontrast-Fluoreszenz-Einstellung. **F:** Vergrößerung eines retrograd gefärbten Neurons im VAO 100  $\mu\text{m}$  caudal zu D. Auf allen Photos ist dorsal oben und lateral links. Die Balken stellen jeweils 0,1 mm dar.



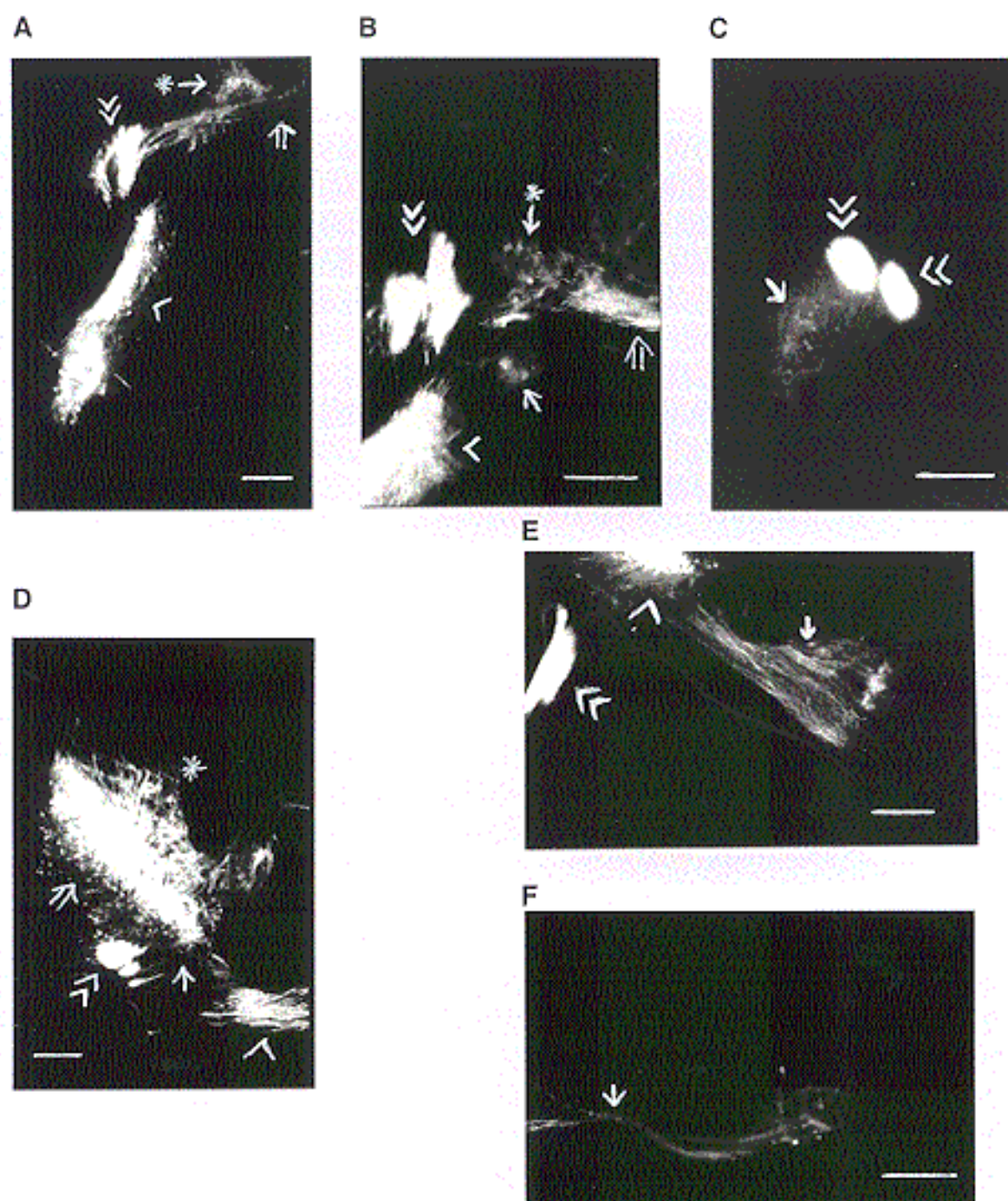
Nach anterior verlaufende Fasern verlassen das Corpus cerebelli innerhalb des bilateral markierten Tractus cerebellaris anterior (Abb. 3.37F), der Fasern des Tractus mesencephalocerebellaris anterior (Abb. 3.36A-E, 3.37B-C und F), Tractus mesencephalocerebellaris posterior und des Brachium conjunctivum (BC) (Abb. 3.36D-E, 3.37F-G) beinhaltet. Erste Terminationen sind in der Valvula cerebelli zu sehen (Abb. 3.36D, 3.37F), deren contralaterale Seite wesentlich schwächer markiert ist.

Ein Teil der ipsilateralen Fasern verläuft zunächst in rostroventraler Richtung und kreuzt ventral des medialen longitudinalen Faszikels und dorsal des Nucleus interpeduncularis ins contralaterale Tegmentum (Abb. 3.36D-E, 3.37F-G). Dieser als Brachium conjunctivum bezeichnet Trakt beinhaltet ausschließlich cerebelläre Efferenzen. Der Hauptanteil dieser Efferenzen zieht in der contralateralen Gehirnhälfte nach rostral und dorsal. Terminationen sind in der gesamten peri- und paraventriculären mesencephalen Region einschließlich des Nucleus nervi oculomotorii und Nucleus fasciculi longitudinalis medialis zu sehen (Abb. 3.37E). Einige Fasern ziehen bis in den dorsomedialen Anteil des Torus semicircularis. Vier der untersuchten Flußfische und fünf der Höhlentiere zeigten zusätzliche Efferenzen im periventriculären Diencephalon wie dem Nucleus periventricularis tuberculi posterioris, Nucleus centralis posterior thalami, Nucleus ventromedialis thalami und Nucleus ventrolateralis thalami. In zwei dieser Fluß- und vier dieser Höhlenfische erreichten Efferenzen auch den dorsomedialen Bereich des Recessus lateralis des Hypothalamus. Die genannten mesencephalen und diencephalen Zielgebiete wiesen, mit Ausnahme des ventralen Thalamus, des Torus semicircularis und des dorsomedialen Bereiches des Recessus lateralis, in den entsprechenden Tieren auf der ipsilateralen Gehirnseite ebenfalls wenige Terminationen auf.

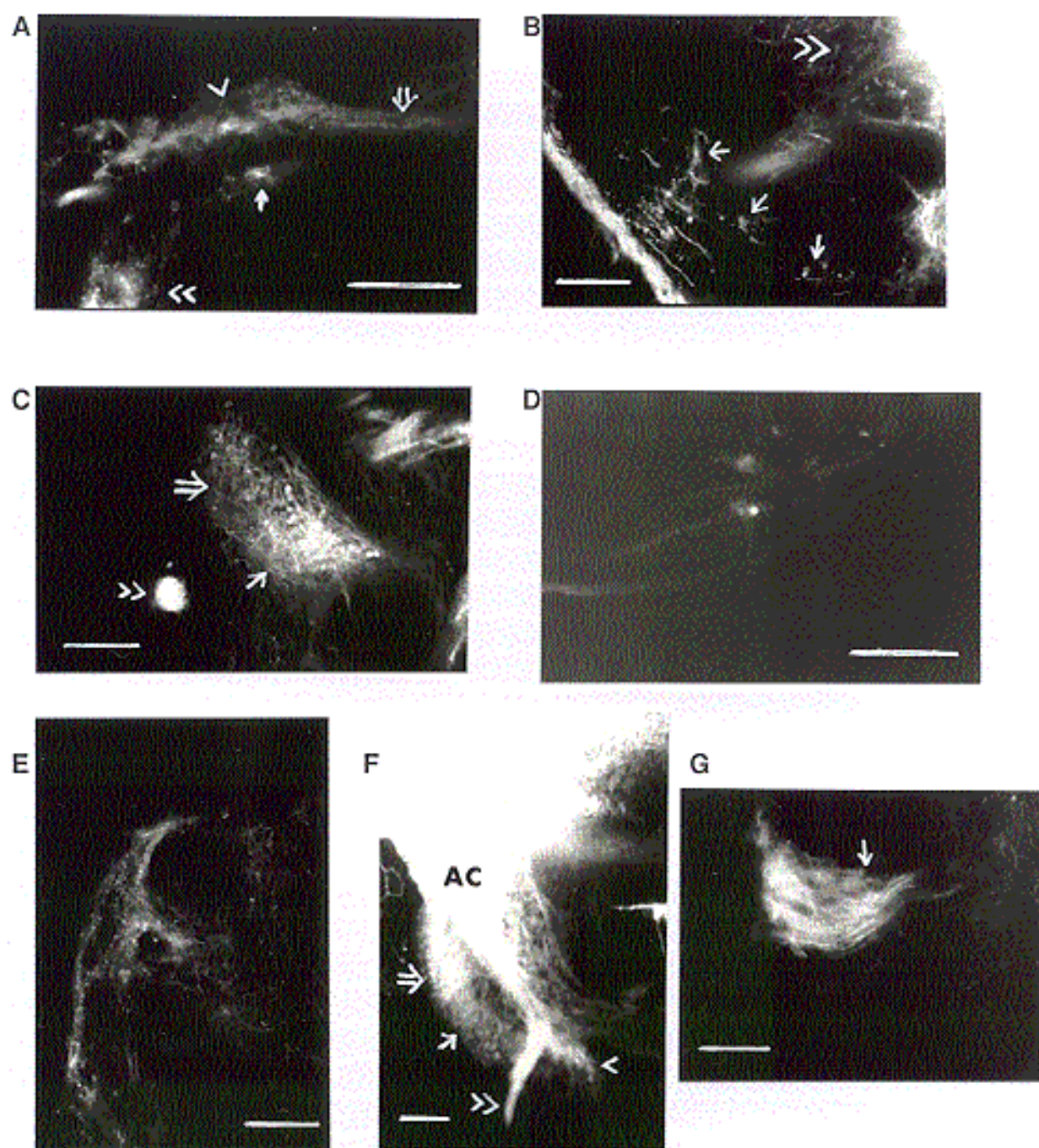
Andere Fasern des Brachium conjunctivum ziehen nach lateroventral und caudal und terminieren hauptsächlich contralateral in der mesencephalen Formatio reticularis pars superior.

Der Tractus mesencephalocerebellaris posterior verläuft entlang der Valvula cerebelli und beinhaltet die Axone des Nucleus lateralis valvulae (NLV) (Abb. 3.36D-E, 3.37C und F).

Wenig rostralwärts sind auch die benachbarten Neurone des Nucleus tegmentalis dorsalis (DTN) (Abb. 3.36D, 3.37C und F) cerebellopetal markiert, wobei die contralaterale Seite, wie beim Nucleus lateralis valvulae, eine geringfügig schwächere Färbung aufweist. Diese Region wird von den Faszikeln des Tractus mesencephalocerebellaris anterior durchsetzt, der die Projektionen dieses Kerngebietes zum Kleinhirn leiten könnte.



**Abb. 3.36** *Astyanax mexicanus*-Flußform. Photos von Transversalschnitten nach unilateraler Dil-Applikation in das caudale Corpus cerebelli. **A:** Ventral der Basis des mesencephalen Tectum ist der caudale Anteil des Nucleus opticus accessorius dorsalis retrograd markiert ( $\leftarrow$ ).  $\llcorner$  = Tractus mesencephalocerebellaris anterior (TMCa);  $\leftarrow*$  = Nucleus paracommissuralis (PCN);  $\llcorner$  = Commissura posterior (Cpost). **B:** Caudalwärts zeigt die Vergrößerung des ipsilateralen Synencephalon gefärbte Fasern und Neurone im PCN ( $\leftarrow*$ ) und Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis ( $\leftarrow$ ). Einige Fasern kreuzen in der Cpost ( $\llcorner$ ) zur contralateralen Seite. Dorsal der Cpost sind Terminationen im Torus longitudinalis zu sehen. Die übrigen Symbole entsprechen denen in A. **C:** Im ipsilateralen Tegmentum verlassen einige Fasern den TMCa ( $\llcorner$ ) und markieren Neurone des Nucleus tegmentalis ventralis ( $\leftarrow$ ). **D:** Retrograd gefärbte Neurone im ipsilateralen Nucleus lateralis valvulae (NLV) ( $\leftarrow$ ) und Nucleus tegmentalis dorsalis ( $\llcorner$ ). Viele Fasern ziehen in die Valvula cerebelli (\*).  $\llcorner$  = TMCa;  $\leftarrow$  = Brachium conjunctivum (BC). **E:** Kreuzung des BC in der Medianen ( $\llcorner$ ).  $\llcorner$  = TMCa;  $\leftarrow$  = NLV. **F:** Cerebellopetal markiertes Neuron in der contralateralen Olivaria inferior im caudobasalen Hirnstamm.  $\leftarrow$  = Mediane. In A-F ist dorsal oben, in A-E lateral links und in F ist lateral rechts. Die Balken stellen jeweils 0,1 mm dar.



**Abb. 3.37** *Astyanax mexicanus*-Höhlenform. Photos von Transversalschnitten nach unilateraler Dil-Applikation in das caudale Corpus cerebelli. **A:** In der Schnittebene des Synencephalli sind markierte Fasern und retrograd gefärbte Neurone im Nucleus paracommissuralis (<), Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis (←) sowie im caudalen Anteil des Nucleus opticus accessorius dorsalis (<<) lokalisiert. Einige Fasern kreuzen in der Commissura posterior (⇐) zur contralateralen Seite. **B:** Im ipsilateralen Tegmentum verlassen einige Fasern den TMCa (<<) und markieren Neurone des Nucleus tegmentalis ventralis (←). **C:** Der ipsilaterale Nucleus lateralis valvulae (NLV) (←) und Nucleus tegmentalis dorsalis (DTN) (⇐) weisen sehr viele retrograd gefärbte Neurone auf. „<<“ kennzeichnet den TMCa. **D:** Cerebellopetal markiertes Neuron in der contralateralen Olivia inferior (IO) im caudobasalen Hirnstamm. Die IO projiziert über die ipsilaterale IO zum Kleinhirn. **E:** Contralaterale Terminationen in der dorsomedialen periventriculären mesencephalen Region. Links im Bild ist der dritte und oben der tectale Ventrikel lokalisiert. **F:** Das Photo zeigt die Aufspaltung des ipsilateralen Tractus cerebellaris anterior (AC) in den TMCa (<<) und das Brachium conjunctivum (BC) (<). Lateral (links) des absteigenden AC sind die gefärbten Neurone des DTN (⇐) und NLV (←) zu sehen, medial Terminationen in der Valvula cerebelli. **G:** Übertritt des BC in die contralaterale Hirnhälfte. Der Pfeil kennzeichnet die Mediane. In A-G ist dorsal oben, in A-D und F lateral links und in E ist lateral rechts. Die Balken stellen jeweils 0,1 mm dar.

Weitere, cerebellopetal gefärbten Neurone in dieser Region liegen im Bereich des ipsilateralen Nucleus isthmi und Nucleus perilemniscularis.

In der Schnittebene des Nucleus perilemniscularis sind die verschiedenen Faszikel des Tractus mesencephalocerebellaris anterior bei der Höhlenform zu einem einzigen Trakt vereint, der dorsomedial des Fasciculus longitudinalis lateralis verläuft. Bei der Flußform erfolgt der Zusammenschluß der einzelnen Faszikel weiter rostral. Der Tractus mesencephalocerebellaris anterior (Abb. 3.36A-E, 3.37B-C und F) zieht rostralwärts durch das gesamte Mesencephalon bis ins Prätectum und endet hauptsächlich im Torus longitudinalis. Im Tegmentum sind einige cerebelläre Afferenzen erkennbar, die sich vom Tractus mesencephalocerebellaris anterior abspalten und nach ventrolateral in den Nucleus tegmentalis ventralis (Abb. 3.36C, 3.37B) ziehen. Dieses Kerngebiet ist cytoarchitektonisch nicht abgrenzbar und wurde meines Wissens nach erstmals von Wullimann und Northcutt (1988) aufgrund seiner cerebellären Projektionen beschrieben. Der Nucleus tegmentalis ventralis erstreckt sich von seiner ventrolateralen Lage caudal, medial des Tractus tectobulbaris liegend, nach rostral, entlang der ventrolateralen Basis des mesencephalen Tectum, bis ins rostrale Tegmentum.

Andere cerebelläre afferente Fasern, die im ipsilateralen Tractus mesencephalocerebellaris anterior verlaufen, markieren Neurone des ipsilateralen Nucleus paracommissuralis (PCN) (Abb. 3.32B, 3.36A-B, 3.37A). Die retrograd gefärbten Neurone sind vor allem dorsal und innerhalb der Commissura posterior lokalisiert und nur einzelne auch ventral zu ihr. Diese ventral liegenden Perikaryen sind in unmittelbare Nähe des Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis (PPd) lokalisiert und vermutlich diesem Kerngebiet zuzuordnen (Abb. 3.32B, 3.33B, 3.36B, 3.37A).

Die meisten cerebellären Efferenzen, die im ipsilateralen Tractus mesencephalocerebellaris anterior verlaufen, enden im ipsilateralen Torus longitudinalis. Einige Fasern kreuzen in der Commissura posterior (Abb. 3.36A-B, 3.37A) zur gegenüberliegenden Gehirnseite und scheinen auch den contralateralen Torus longitudinalis zu erreichen.

### **3.4.2 Verbindungen des Lobus inferior hypothalami**

Eine Dil-Applikation in den Lobus inferior hypothalami markiert Neurone des Nucleus praetectalis posterior im Prätectum (Wullimann et al. 1991b, Rink und Wullimann 1998). Durch Verwendung dieser Methode kann der bereits cytoarchitektonisch identifizierte Nucleus praetectalis posterior zusätzlich hodologisch charakterisiert und

so vom Nucleus praetectalis superficialis pars magnocellularis durch seine Faserverbindung abgegrenzt werden. Weiterhin leistet diese Untersuchung einen Beitrag zur Aufklärung der prätectalen Organisation bei *Astyanax mexicanus*.

Nach Dil-Applikationen in den dorsolateralen Anteil des caudalen Lobus inferior hypothalami wurden in beiden Fischpopulationen folgende, ausschließlich ipsilaterale Afferenzen und Efferenzen Loben beobachtet.

### **Nucleus praetectalis posterior**

Der Nucleus praetectalis posterior zeigte in beiden Phänotypen retrograde Färbung (Abb. 3.38A-D). Während im rostralen Anteil des Nucleus vor allem Neurone markiert sind, die in der Peripherie liegen (Abb. 3.38A), nimmt caudalwärts die Anzahl der gelabelten Efferenzen zu und es sind zusätzlich angeschnittene Faserbündel markiert (Abb. 3.38C). Ins Innere des Nucleus praetectalis posterior ziehende Fasern, vermutlich Dendriten, färben den gesamten Nucleus und verdeutlichen das Ausmaß dieses Kerngebietes (Abb. 3.38C). An seinem caudalen Ende verläßt ein großes Faserbündel den Nucleus und zieht, vermutlich teilweise zusammen mit den Fasern des Tractus praetectomammillaris, zum Lobus inferior hypothalami.

Dieses Ergebnis deckt sich mit den bereits cytoarchitektonisch erhobenen Befunden bezüglich der Identifikation, Lage und des Ausmaßes des Nucleus praetectalis posterior.

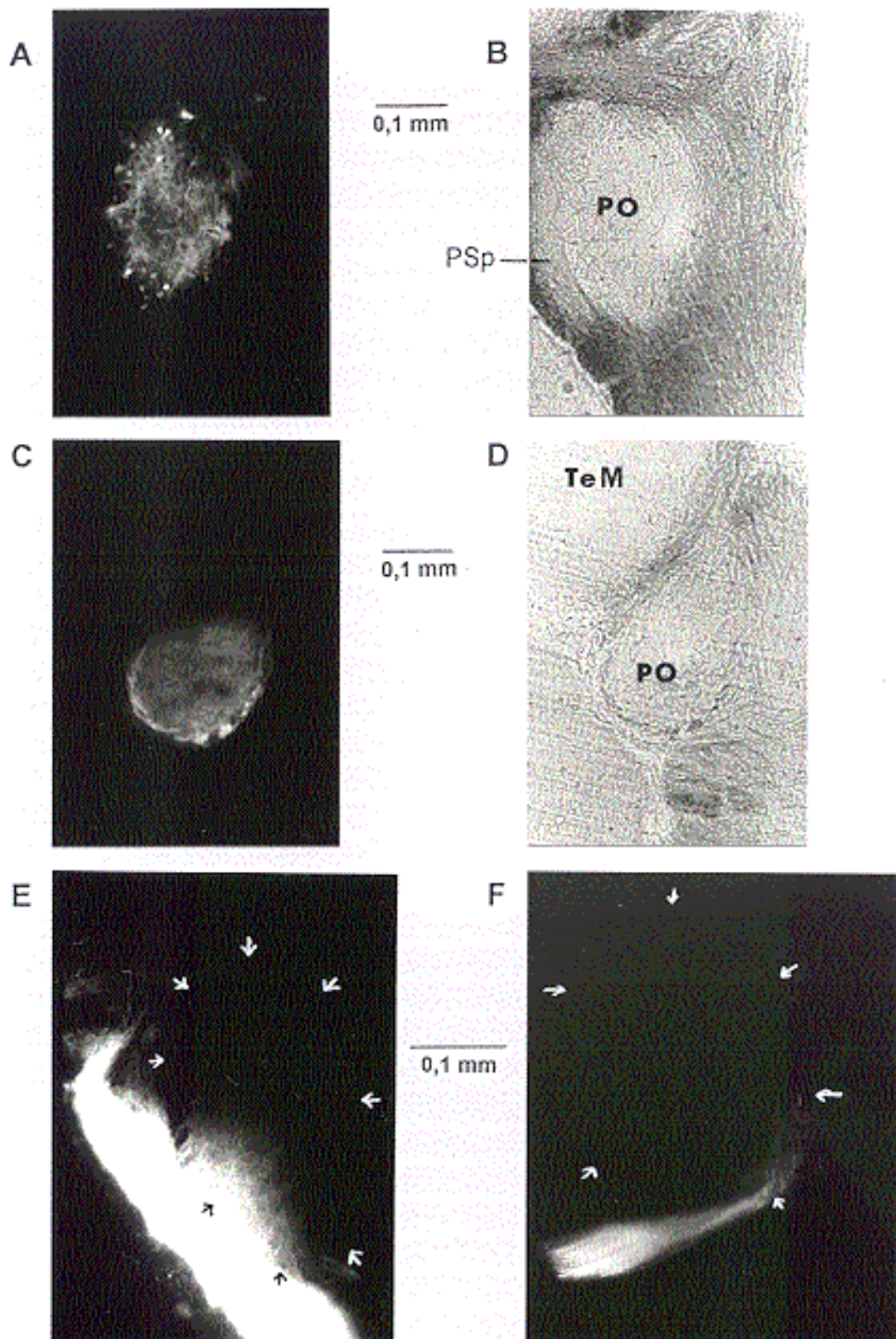
Nach bereits zehntägiger Inkubation färbten Dil-Applikationen in den Lobus inferior des Hypothalamus - über den Nucleus praetectalis posterior - in beiden Phänotypen auch Neurone im Bereich des Nucleus paracommissuralis, vermutlich transneuronal, an, die wesentlich weiter caudal lokalisiert sind als die Neurone des Nucleus corticalis.

### **Weitere Efferenzen und Afferenzen des Lobus inferior hypothalami**

Da die Untersuchung der Verbindungen des Lobus inferior hypothalami in erster Linie der hodologischen Charakterisierung des Nucleus praetectalis posterior diente, wurde kein Anspruch auf Vollständigkeit bezüglich der übrigen Verbindungen erhoben.

Im Lobus inferior zeigt der Nucleus diffusus lobi inferioris hypothalami und der Nucleus centralis lobi inferioris hypothalami gefärbte Nuclei und Fasern.

Caudalwärts verlaufende Fasern sind zunächst lateral des Tractus tectobulbaris rectus zu sehen. Afferenzen dieses Bündels markieren Neurone des medialen



**Abb. 3.38** Nach Dil-Applikationen in den unilateralen Lobus inferior hypothalami der Fluß- (A) und Höhlenform (C) des *Astyanax mexicanus* zeigt der ipsilaterale Nucleus praetectalis posterior (PO) gefärbte Fasern und Neurone, dargestellt durch Photos von Transversalschnitten. B und D zeigen die entsprechenden Gehirnregionen unter Verwendung der Phasenkontrast-Fluoreszenz-Einstellung. Die Schnittebene in A liegt im rostralen PO und zeigt vor allem markierte Neurone, während die Schnittebene in C weiter caudal liegt und neben gefärbten Neuronen (medial) auch angeschnittene Faserbündel (ventral) zeigt. Nach Dil-Applikation in den Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis (PSp) der Flußform sind Terminationsfelder im ipsi- (E) und contralateralen (F) ventrolateralen PO erkennbar. Die Pfeile kennzeichnen die Grenzen des PO. Dorsal ist oben, lateral in A-E links und in F rechts.

Anteils des Nucleus gustatorius secundarius im Hirnstamm während Efferenzen in die *Formatio reticularis pars superior* ziehen. Andere absteigende Fasern wurden nicht weiter verfolgt.

Nach rostral steigt vom Lobus inferior ein mächtiges Faserbündel zum Prätectum auf, das von Terminationsgebieten und retrograd gefärbten Neuronen begleitet wird. Afferenzen sind in allen untersuchten Tieren in der medialen präglomerulären Region und direkt medial des aufsteigenden Faserbündels im Tegmentum zu sehen. Im dorsalen Thalamus sind mehrere Neurone im Nucleus centralis thalami lokalisiert. Anterograd gefärbte Fasern bilden ein großes Terminationsgebiet an der Grenze des rostromedialen dorsalen Hypothalamus zum rostroventralen Anteil der präglomerulären Region. Weitere Efferenzen erreichen den medialen Anteil der präglomerulären Region.

Auch in der ventralen präoptischen Region sind in beiden Fischpopulationen einzelne gefärbte Fasern zu sehen. In der Flußform existieren hier zusätzlich wenige markierte Neurone.

Weitere markierte Fasern verlaufen im lateralen Vorderhirnbündel und setzen sich bis in das Telencephalon fort. Diese Fasern wurden nicht weiter verfolgt.

Die Faserverläufe des Lobus inferior hypothalami sind in beiden Salmmlerformen vergleichbar. Unterschiede bestehen in der geringeren Anzahl der markierten Nuclei und fehlender Afferenzen in der ventralen präoptischen Region beim Höhlenfisch.

### **3.4.3 Darstellung der Neurone des Nucleus corticalis**

Durch Dil-Applikationen in den Nucleus praetectalis posterior (Wullimann et al. 1991b) und in das Tectum mesencephali (Übersicht bei Northcutt und Wullimann 1988) sollten mögliche Faserverbindungen des Nucleus corticalis und somit seine Beteiligung an der höheren visuellen Verschaltung aufgezeigt werden.

Weder in der Fluß- noch in der Höhlenform konnten die Neurone des Nucleus corticalis retrograd gefärbt werden. Während bei den kürzesten Inkubationszeiten der Bereich des ipsilateralen Nucleus corticalis noch unmarkiert zu sehen war, wurde er bereits bei den mittleren bzw. im Fall der Tectummarkierung des Flußfisches bei den längsten Inkubationszeiten von mit angefärbten auf- bzw. absteigenden Fasern völlig überdeckt. Auch der contralaterale Nucleus corticalis zeigte nach keiner der gewählten Inkubationszeiten retrograd gefärbte Perikaryen, obwohl andere Bereiche der Schnittebene markiert waren.

Da der Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis der Flußform durch die Dil-Applikation in den Nucleus praetectalis posterior zerstört wurde, konnten weiterhin mögliche Faserverbindungen zwischen beiden Nuclei nicht erfaßt werden.

#### **3.4.4 Prätectale Verbindungen des Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis der Flußform**

Entsprechend den cytoarchitektonischen Befunden (Abschnitt 3.3.1) erfolgte die Dil-Applikation nur in den Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis des Flußfisches, da dieses Kerngebiet in der Höhlenform nicht vorhanden ist. Diese Untersuchung diente der Charakterisierung des Prätectum und der Identifizierung der höheren visuellen Verschaltung (Striedter und Northcutt 1989, Wullimann und Northcutt 1989, Wullimann et al. 1991), um weitere Informationen für einen phylogenetischen Vergleich zu erhalten.

Nach Dil-Applikation in den unilateralen, rostralen Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis wurden erste Terminationen im ipsilateralen, ventrolateralen rostralen Nucleus praetectalis posterior beobachtet (Abb. 3.38E). Auch auf der contralateralen Gehirnseite zeigte der rostrale Nucleus praetectalis posterior in seinem ventrolateralen Anteil ein korrespondierendes, schwächeres Terminationsgebiet (Abb. 3.38F). Die Fasern erreichen dieses Gebiet über die Commissura postoptica.

Im Tectum mesencephali wurden Terminationsgebiete und retrograd gefärbte Neurone beobachtet. Während die Terminationsgebiete ausschließlich auf bei der Dil-Applikation mitangefärbte optische Fasern zurückzuführen sein könnten, stellen die markierten Neurone vermutlich Afferenzen des Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis dar.

Weitere Afferenzen ziehen über den Tractus isthmopraetectalis (Striedter und Northcutt 1989) caudalwärts zum Nucleus isthmi und markieren dort retrograd Neurone.

Weitere Fasern verlaufen caudalwärts durch das Tegmentum und wurden nicht weiter verfolgt.

Da der Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis innerhalb der Fasern des ventralen optischen Traktes lokalisiert ist, wurden zusätzlich diese optischen Fasern markiert. Die entsprechenden Zielgebiete dieser retinalen Projektionen sind nicht Gegenstand dieser Untersuchung und werden entsprechend nicht innerhalb dieses Abschnittes dargestellt.

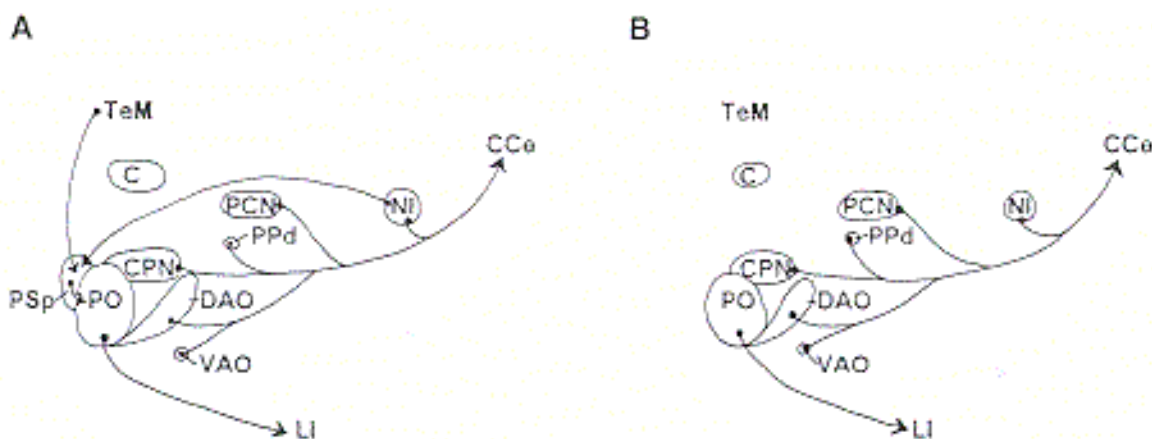


### 3.4.5 Zusammenfassung

Dil-Applikationen in das caudale Cerebellum (CCe) markieren in beiden untersuchten Salmmlerformen identische afferente und efferente Zielgebiete. Unterschiede bestehen lediglich in der Größe der Terminationsgebiete bzw. der Anzahl der markierten Neurone. Im ipsilateralen Prätectum sind Neurone des Nucleus opticus accessorius dorsalis (DAO), Nucleus opticus accessorius ventralis (VAO) und Nucleus praetectalis centralis (CPN) retrograd gefärbt. Durch diese hodologische Charakterisierung konnte die große caudale Ausdehnung des Nucleus opticus accessorius dorsalis und die Existenz des cytoarchitektonisch nicht identifizierten Nucleus opticus accessorius ventralis gezeigt werden. Weitere cerebelläre Afferenzen wurden u. a. in dem an der visuellen Verschaltung beteiligten Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis (PPd) und Nucleus isthmi (NI) beobachtet.

Eine Fluoreszenzmarkierung des Lobus inferior hypothalami (LI) färbt in beiden Fischformen Neurone des Nucleus praetectalis posterior (PO) retrograd und zeigt somit die Faserverbindung beider Gehirnbereiche.

Durch Dil-Applikationen in das Tectum mesencephali (TeM) sowie den Nucleus praetectalis posterior der Fluß- und Höhlenform wurden keine Neurone des Nucleus corticalis (C) angefärbt.



**Abb. 3.39** Die schematischen Seitenansichten der ipsilateralen Gehirnhälften der Fluß- (A) und der Höhlenform (B) des *Astyanax mexicanus*. fassen vereinfacht die Ergebnisse der Dil-Applikationen in das caudale Cerebellum (CCe), den Lobus inferior hypothalami (LI), den Nucleus praetectalis posterior (PO) und den Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis (PSp) im Prätectum zusammen. Rostral ist links und dorsal oben. Die Abb. gibt weder die exakten Größenverhältnisse der Kerngebiete noch die genauen Abzweigungen der Faserverbindungen wieder.

Eine Markierung des Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis (P<sub>Sp</sub>) der Flußform mit Dil zeigt Efferenzen dieses Kerngebietes im ipsi- und contralateralen ventrolateralen Nucleus praetectalis posterior. Afferenzen ziehen in das Tectum mesencephali und über den Tractus isthmopraetectalis zum medullären Nucleus isthmi.

Abb. 3.39 zeigt eine schematische Darstellung dieser Ergebnisse.

### **3.5 Retinale Projektionen bei *Astyanax mexicanus***

Die Zuordnung der Ergebnisse der retinalen Dil-Markierung zu Kerngebieten und Regionen des zentralen Nervensystems erfolgt auf der Basis der in den beiden vorangegangenen Kapiteln beschriebenen cytoarchitektonischen Analyse (Abschnitt 3.3) sowie der hodologischen Charakterisierung diencephaler Nuclei (Abschnitt 3.4).

Es wurde kein Hinweis auf ein retinopetales System bei den Phänotypen des *Astyanax mexicanus* entdeckt. Einige mit Dil markierte Faserbündel (optische Trakte) und wenige Terminationsgebiete (Schichten des mesencephalen Tectum) waren teilweise so stark gefärbt, daß eventuell vorhandene retinale Afferenzen nicht identifiziert werden konnten.

Im folgenden wird das Muster der retinofugalen Projektionen zunächst beim Flußfisch (Abschnitt 3.5.1) und im Anschluß beim Höhlensalmmler (Abschnitt 3.5.2), getrennt nach contra- und ipsilateralen Verbindungen beschrieben.

#### **3.5.1 Retinale Projektionen der Flußform**

##### **Contralaterale Projektionen**

Die Fasern des gefalteten, unilateral markierten Nervus opticus (NII) (Abb. 3.40A und B, 3.41A) verlaufen in dorsocaudaler Richtung von der Retina zur Gehirnbasis. Der Hauptanteil der optischen Fasern kreuzt im Chiasma opticum (CO) (Abb. 3.40A und B, 3.41B) zur gegenüberliegenden Gehirnhälfte. Nur sehr wenige Fasern ziehen von der Sehnervenkreuzung in den ipsilateralen Gehirnbereich (s. u.: Ipsilaterale Projektionen).

Vom Chiasma opticum verläuft der überwiegende Teil der gefärbten Fasern caudolateralwärts entlang der Oberfläche der contralateralen präoptischen Region als optischer Trakt (OT) (Abb. 3.40A-D, 3.41C). Nur sehr wenige Fasern spalten sich vom caudalomedialen optischen Trakt in der Schnittebene der rostralen Commissura

postoptica (Cpop) ab und bilden den axialen optischen Trakt (AxOT) (Abb. 3.40C-E, 3.41C, 3.42A). Dieser zieht ventral und lateral des Nucleus suprachiasmaticus (SC) nach dorsocaudal, und einige seiner Fasern terminieren im ventrolateralen Bereich des medialen und caudalen Nucleus suprachiasmaticus, während andere durch das Kerngebiet nach dorsal in den Nucleus praeopticus parvocellularis pars posterior (PPp) aufsteigen und hier enden (Abb. 3.40C-E, 3.41C, 3.42A). Ein Teil der Terminationen im Nucleus suprachiasmaticus und der periventriculären präoptischen Region könnte zusätzlich von Fasern des optischen Traktes selber stammen. Caudalwärts wendet sich der axiale optische Trakt nach lateral und vereinigt sich dorsal des lateralen Vorderhirnbündels (LFB) mit dem optischen Trakt sowie dem dorsalen (DOT), medialen (MOT) und ventralen (VOT) optischen Trakt (s. u.) (Abb. 3.40D und E, 3.41C, 3.42A).

Im Bereich des rostralen superfiziellen Prätectum spaltet sich der optische Trakt in zwei Hauptäste, die einerseits lateral und andererseits medial des Nucleus praetectalis posterior (PO) ins Tectum mesencephali (TeM) verlaufen (Abb. 3.40C und D, 3.41C, 3.42A, 3.43). Beide Trakte wurden aufgrund ihres gemeinsamen rostralen Ursprungs und ihres dorsalen Verlaufs als dorsaler optischer Trakt definiert und lassen sich anhand der Fluoreszenzfärbung, im Gegensatz zu den cytoarchitektonischen Befunden, deutlich von den Fasern des caudoventral verlaufenden ventralen optischen Traktes (s. u.) abgrenzen. Terminationen des dorsalen optischen Traktes sind vor allem im Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis (PSp) (Abb. 3.40C und D, 3.41C), im caudalen Nucleus praetectalis centralis (CPN) (Abb. 3.40E, 3.42A und B), im Bereich des Nucleus corticalis (C) (Abb. 3.40D und E, 3.41C) und vermutlich im rostralen Anteil des Nucleus opticus accessorius dorsalis (DAO) (Abb. 3.40E, 3.42A) erkennbar. Zusätzlich scheinen wenige Fasern des dorsalen optischen Traktes im lateralen ventralen Thalamus zu enden (Abb. 3.40C und D). Während der große, caudale Anteil des Nucleus opticus accessorius dorsalis von Fasern des ventralen optischen Traktes erreicht wird (s. u.) werden eventuell vorhandenen Terminationen in seinem rostralen Anteil sowie die im rostralen Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis und im rostralen und medialen Anteil des Nucleus praetectalis centralis von den stark markierten Fasern des aufsteigenden dorsalen optischen Traktes überdeckt (Abb. 3.40B, D und E, 3.41C). Ebenso können Terminationen im Bereich des Nucleus corticalis nicht von Terminationen innerhalb der tectalen Schichten (s. u.) unterschieden werden (Abb. 3.40D und E, 3.41C).

Der überwiegende Anteil der Fasern des dorsalen optischen Traktes erreicht aber das Stratum opticum (SO), das Stratum fibrosum et griseum superficiale (SFGS) und das Stratum album centrale (SAC) des mesencephalen Tectum (Abb. 3.40D-F,

3.43.). Eine dünne, fluoreszenzarme Zone zwischen dem Stratum opticum und Stratum fibrosum et griseum superficiale weist darauf hin, daß nur große Anteile einer oder beider Schichten erreicht werden. Die Dil-Markierungen im Stratum opticum und Stratum fibrosum et griseum superficiale erstrecken sich in rostrocaudaler Richtung über das gesamte Tectum mesencephali, während die Färbung im Stratum album centrale nur auf die erste Hälfte des Tectum beschränkt ist.

Vom rostralen dorsalen optischen Trakt spaltet sich ventromedial ein weiterer Trakt ab, der mediale optische Trakt (Abb. 3.40C-E, 3.41C, 3.42A und B). Dieser verläuft in dorsomedialer Richtung caudalwärts und projiziert im ventralen Thalamus zum Nucleus ventrolateralis thalami (VL) und in den lateralen Anteil des medial anliegenden Nucleus ventromedialis thalami (VM) sowie zum lateralen Bereich des Nucleus intermedius thalami (I) und dem lateral angrenzenden Neuropil (Abb. 3.40C-E, 3.41C, 3.42A). Vom caudalen ventralen Thalamus zieht ein Teil der Fasern des medialen optischen Traktes in die optischen Schichten des Tectum mesencephali, vor allem ins Stratum album centrale (3.40D und E), während ein anderer Teil sich caudalwärts fortsetzt und im dorsalen Thalamus in den lateralen Aspekten des Nucleus anterior thalami (A) sowie dem lateral angrenzenden Neuropil (Abb. 3.40E, 3.42B) und im Synencephalon im Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis (PPd) terminiert (Abb. 3.40F, 3.42C).

Der caudale optische Trakt verbleibt als ventraler optischer Trakt zunächst ventral des superfiziellen Prätectum und verlagert sich dann caudalwärts nach dorsolateral bis an die ventrolaterale Basis des Tectum mesencephali (Abb. 3.40E und F, 3.42B und C). Seine Fasern weisen, im Gegensatz zu den nach dorsal aufsteigenden Fasern des dorsalen optischen Traktes, eine horizontale Ausrichtung auf und zwischen beiden Trakten sind faserarme Zonen zu sehen. Wenige rostrale Fasern des ventralen optischen Traktes könnten ebenfalls den Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis, den rostralen Anteil des Nucleus opticus accessorius dorsalis sowie den Nucleus praetectalis centralis erreichen (Abb. 3.40D und E, 3.42A und B).

Caudodorsal erreichen die Fasern des ventralen optischen Traktes das caudale, ventrolaterale Tectum mesencephali und wenden sich hier größtenteils nach lateral um in den optischen Schichten, vor allem dem Stratum opticum und Stratum fibrosum et griseum superficiale, zu terminieren (Abb. 3.40E und F).

Vom caudalen ventralen optischen Trakt spalten sich ventro- und dorsomedial einige Fasern ab. Die wenigen, ventromedial verlaufenden Fasern ziehen als akzessorischer optischer Trakt (AOT) (Abb. 3.40F, 3.42C) zum Nucleus opticus accessorius ventralis (VAO), in dem sie ein kleines aber sehr dichtes

Terminationsfeld bilden, bevor sie im ventrolateralen Bereich des Nucleus centralis posterior thalami (CP) und im lateralen Anteil des Nucleus periventricularis tuberculi posterioris (TPp) enden (Abb. 3.40F, 3.42C). Die vielen dorsomedial ziehenden Fasern verlaufen durch den caudalen Nucleus opticus accessorius dorsalis und scheinen hier ein riesiges Terminationsfeld zu bilden (Abb. 3.40F, 3.42C). Wenige Fasern erreichen den Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis und enden hier (Abb. 3.40F, 3.42C).

### **Ipsilaterale Projektionen**

Bei der Flußform konnten neben den contralateralen retinalen Projektionen zusätzlich ipsilaterale retinofugale Efferenzen beobachtet werden (Abb. 3.40).

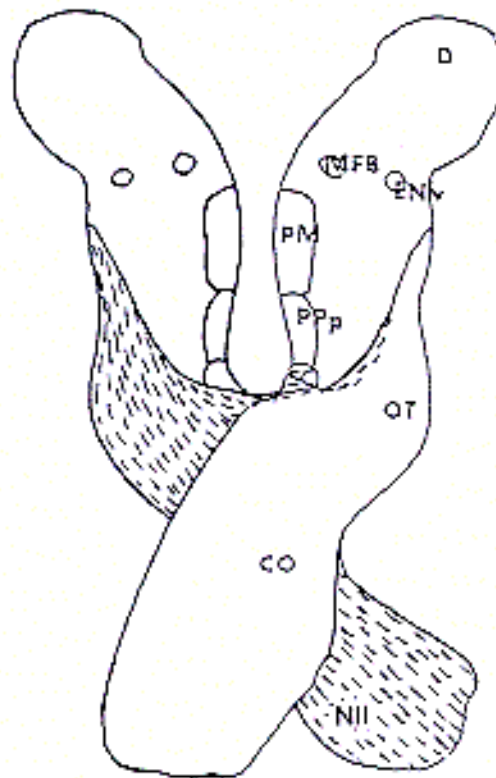
Von der Sehnervenkreuzung ziehen wenige markierte Fasern in den ipsilateralen Gehirnbereich (Abb. 3.40A und B). Dort verlaufen die markierten Fasern im rostralen optischen Trakt innerhalb seines medialen Anteils (Abb. 3.40A-D), während im caudalen optischen Trakt markierte Fasern innerhalb seines lateralen Bereiches zu sehen sind (Abb. 3.40C-F).

Vom ventromedialen caudalen optischen Trakt spalten sich wenige Fasern ab und terminieren im ipsilateralen Nucleus suprachiasmaticus (Abb. 3.40C-E). Einzelne gefärbte Fasern ventrolateral dieses Kerngebietes verlaufen im ipsilateralen axialen optischen Trakt und erreichen caudalwärts die Fasern des dorsalen und medialen optischen Traktes (Abb. 3.40C-E).

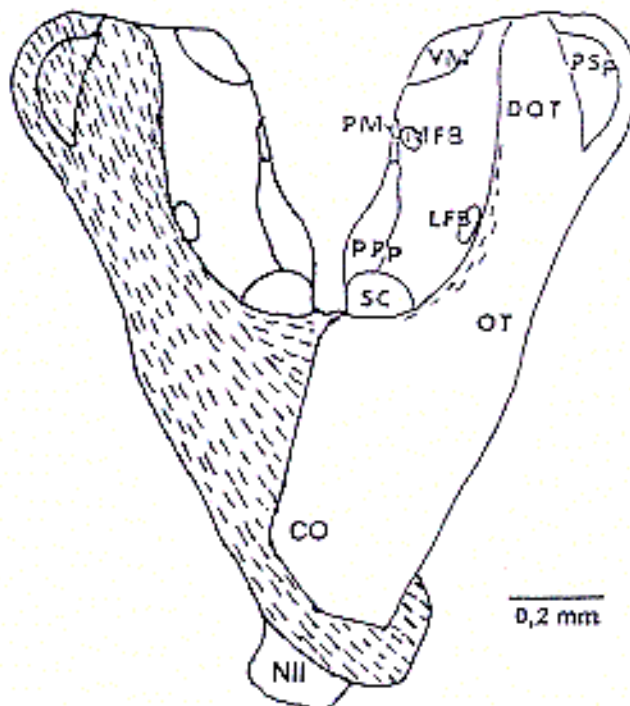
Mit der Teilung des dorsalen optischen Traktes in den lateral und medial des Nucleus praetectalis posterior verlaufenden Ast ziehen die markierten Fasern innerhalb in Medialseite des medial verlaufenden Traktes nach dorsocaudal und erreichen das Tectum mesencephali (Abb. 3.40C-E). Die wenigen Fasern und Terminationen im Stratum opticum bleiben auf die mediale Hälfte und das rostrale Drittel des mesencephalen Tectum beschränkt. Caudalwärts zeigt der Nucleus praetectalis centralis ein geringes Terminationsfeld (Abb. 3.40D und E).

Im Bereich des sich vom dorsalen optischen Trakt abspaltenden medialen optischen Traktes sind sehr wenige, einzeln markierte Fasern sichtbar (Abb. 3.40C-E). Schwache Terminationsfelder im Nucleus ventrolateralis thalami, im lateralen Anteil des Nucleus intermedius thalami und caudalwärts des Nucleus anterior thalami und derem lateral angrenzenden Neuropil sowie im Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis des Synencephalon (Abb. 3.40C-F) weisen, entsprechend des Verlaufes der Fasern des contralateralen medialen optischen Traktes, auf die Zielgebiete dieser Projektionen hin, obwohl deren Verlauf nicht beobachtet werden konnte.

A

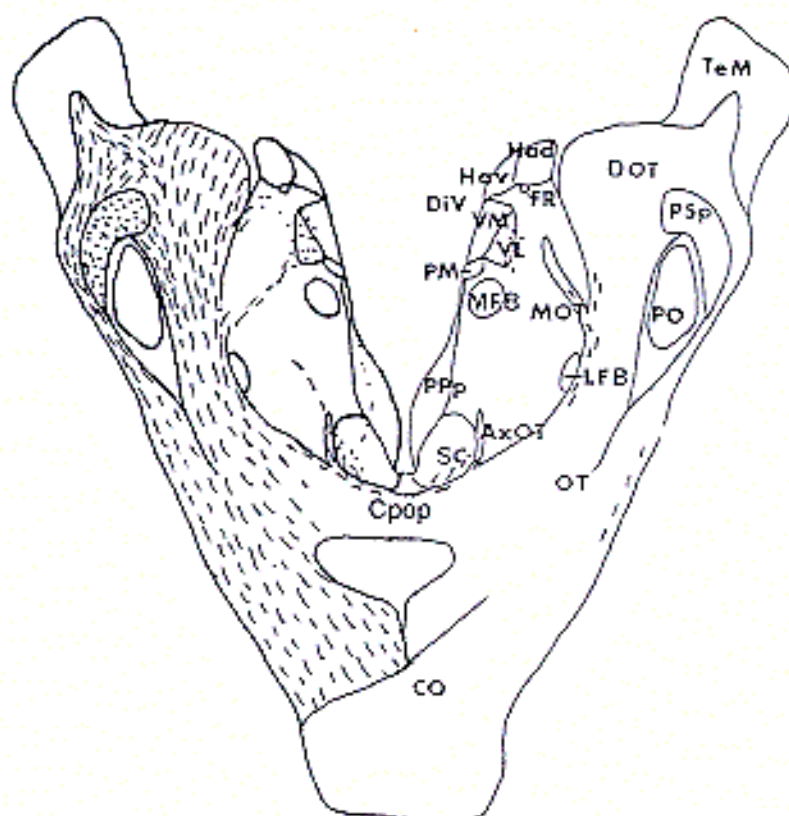


B

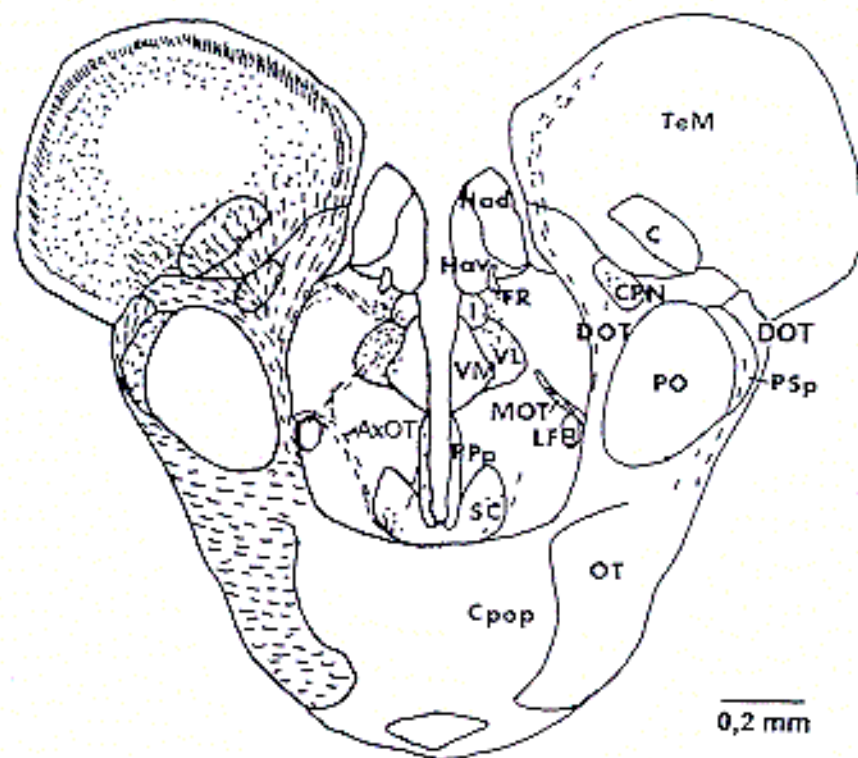


**Abb. 3.40** *Astyanax mexicanus*-Flußform. A-F: Chartings der mit Dil markierten contra- (links) und ipsilateralen (rechts) retinofugalen Projektionen von rostral (A) nach caudal (F). Striche stellen angefärbte Fasern und Punkte Terminationsgebiete dar.

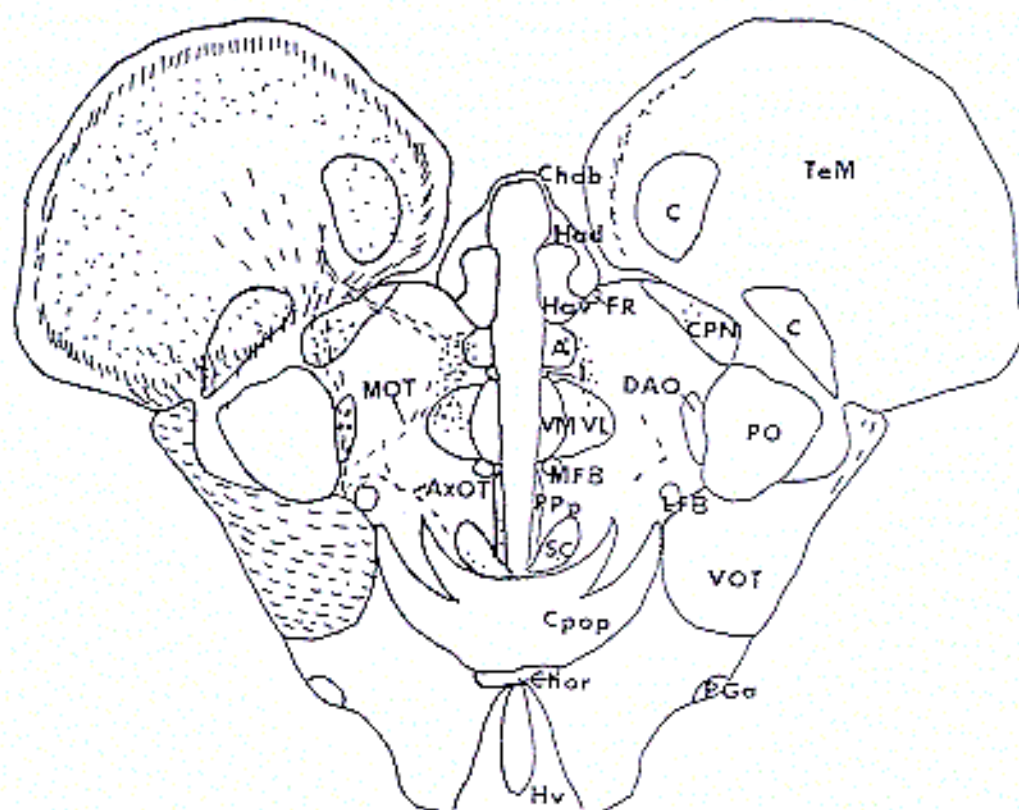
C



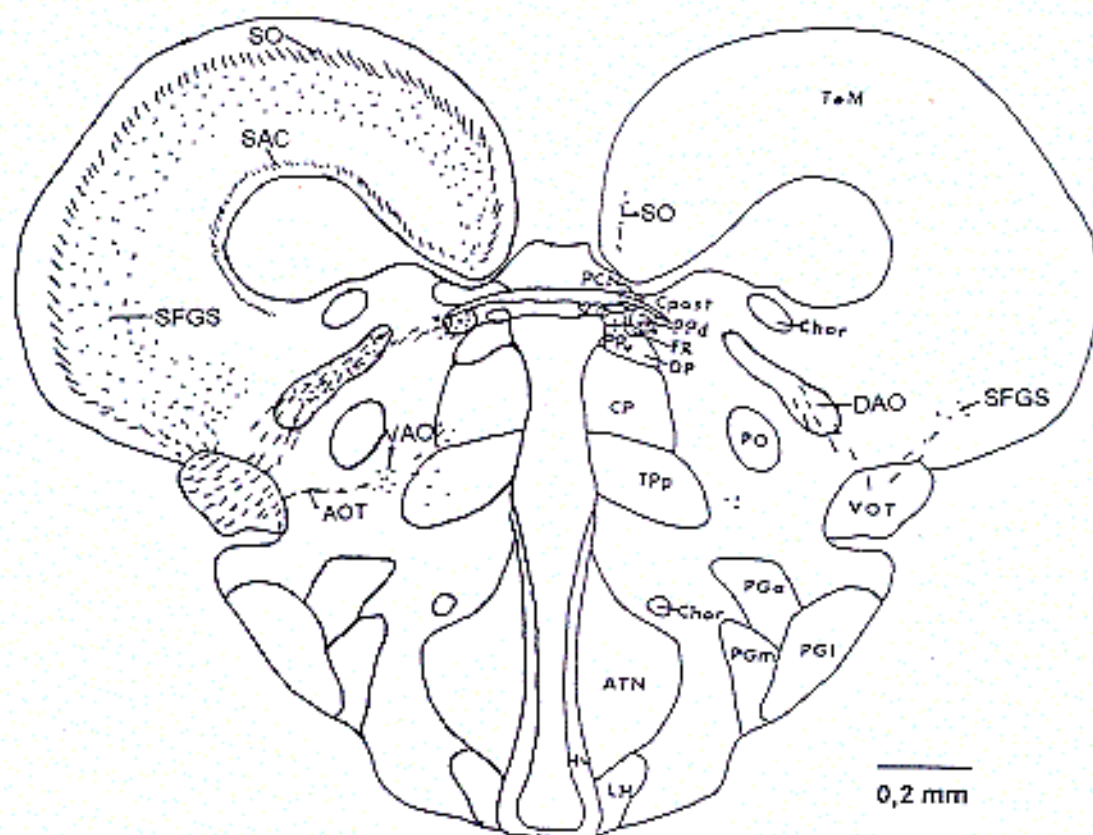
D



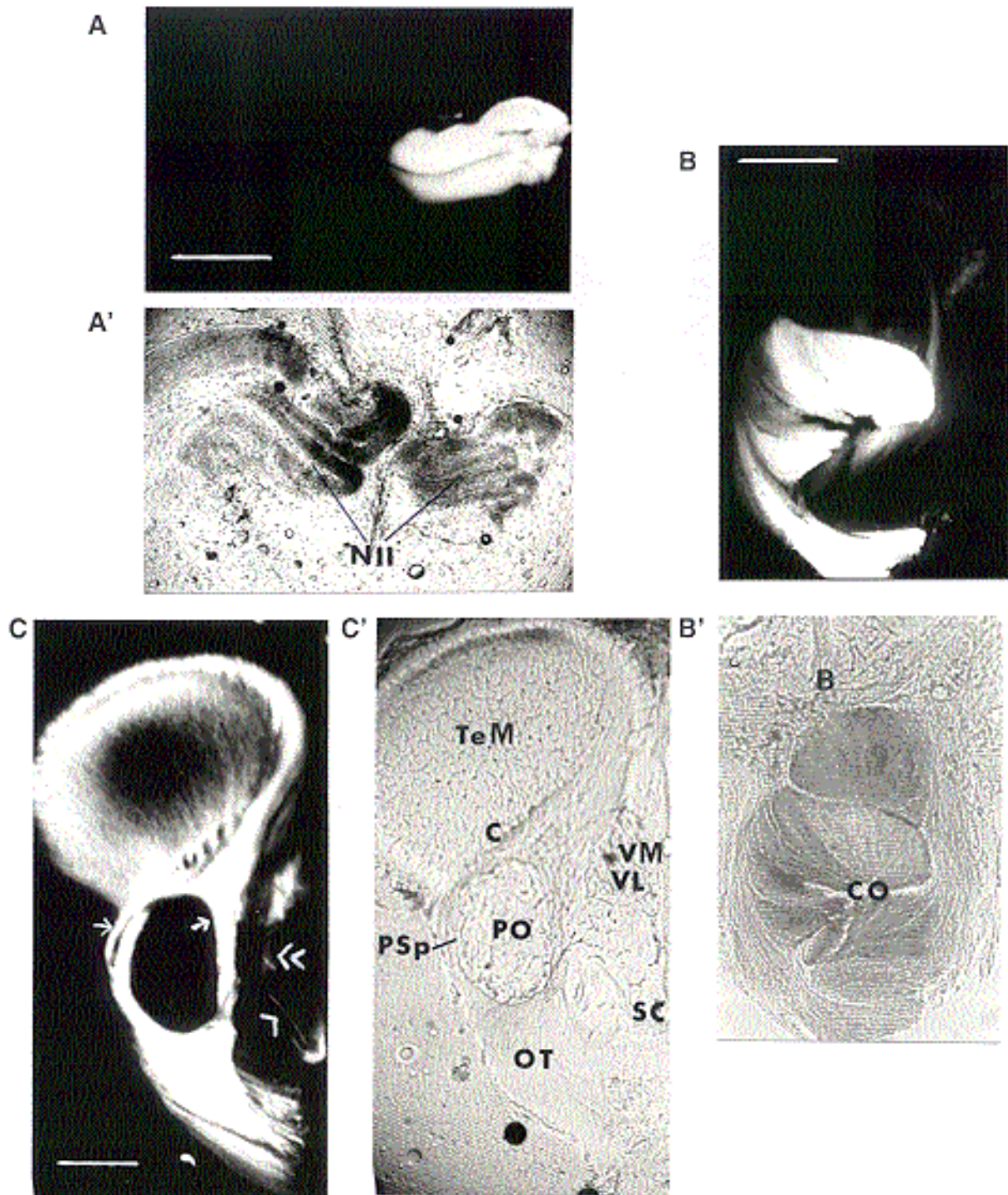
E



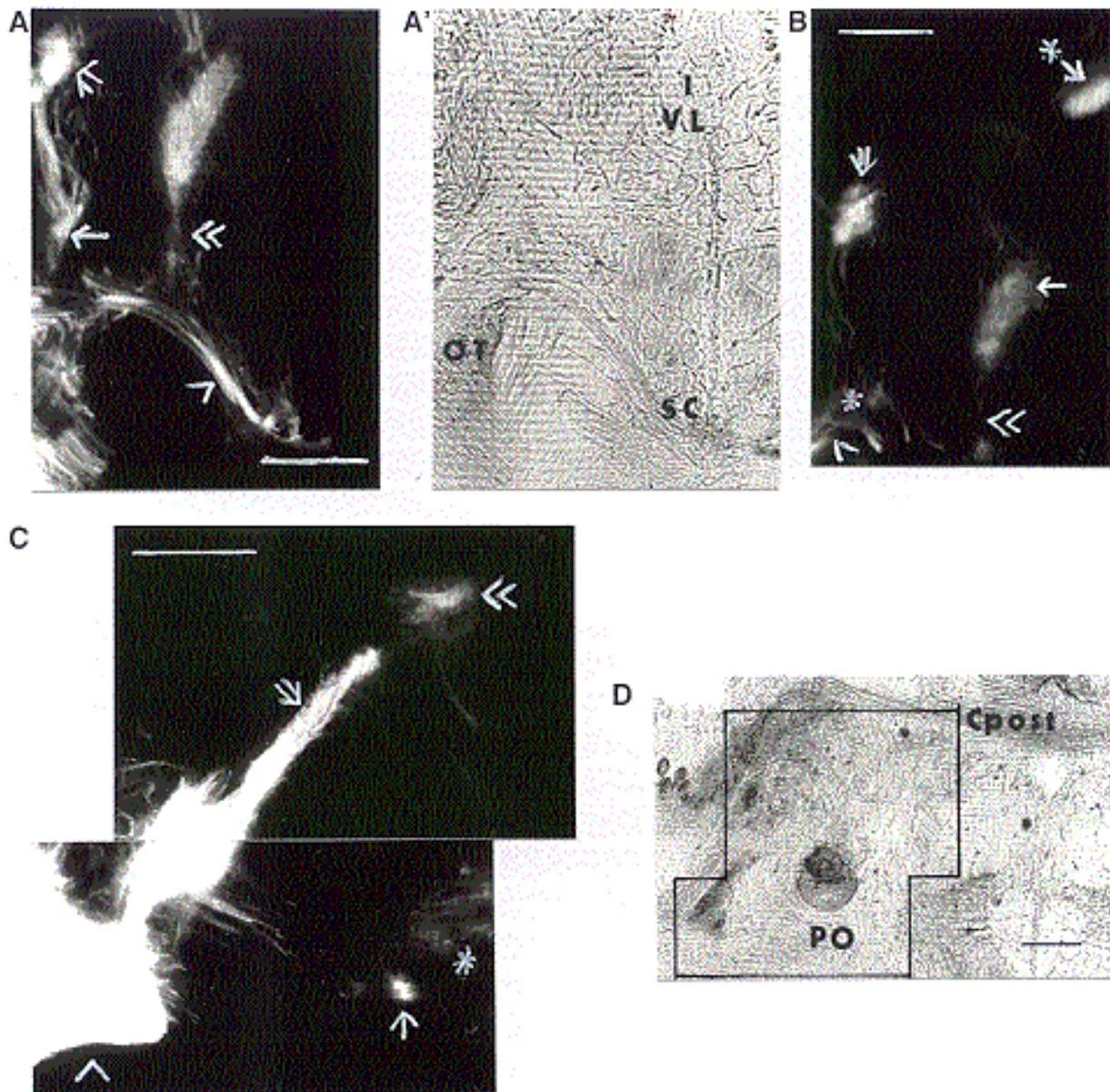
F



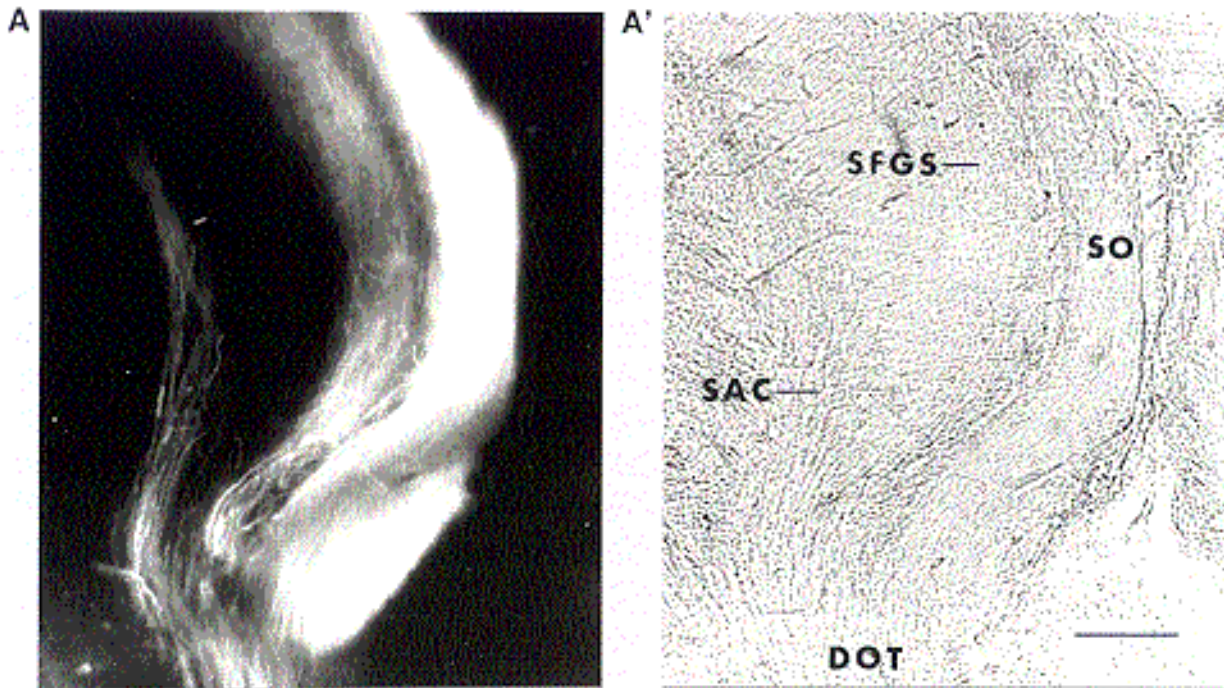




**Abb. 3.41** *Astyanax mexicanus*-Flußform. Photos von Transversalschnitten nach unilateraler Dil-Applikation in den Nervus opticus. **A, A'**: Fluoreszenzfärbung (A) im rechten markierten Nervus opticus (NII) und Ansicht (A') unter Verwendung der Phasenkontrast-Fluoreszenz-Einstellung. **B, B'**: Fluoreszenzfärbung (B) im markierten NII innerhalb des rostralen Chiasma opticum (CO) und Ansicht (B') unter Verwendung der Phasenkontrast-Fluoreszenz-Einstellung. B = Mediane der dorsal des CO liegenden Gehirnbasis. **C, C'**: Fluoreszenzfärbung (C) in der Schnittebene durch das contralaterale, rostrale superfizielle Prätectum und Ansicht (C') unter Verwendung der Phasenkontrast-Fluoreszenz-Einstellung. Massiv gefärbt sind die Fasern des optischen Traktes (OT), des dorsalen optischen Traktes (DOT, →) und Schichten des Tectum mesencephali (TeM). Terminationsfelder sind im Nucleus corticalis (C), Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis (PSp), Nucleus ventrolateralis (VL) und den lateralen Bereichen des Nucleus ventromedialis (VM) sowie im Nucleus suprachiasmaticus (SC) sichtbar. Vom SC zieht der axiale optische Trakt (<) nach dorsolateral und gehen in den OT, DOT und medialen optischen Trakt (<<) über. In allen Abbildungen ist dorsal oben und in C/C' lateral links. Die Balken stellen jeweils 0,2 mm dar.



**Abb. 3.42** *Astyanax mexicanus*-Flußform. Photos von Transversalschnitten nach unilateraler Dil-Applikation in den Nervus opticus. **A, A'**: Fluoreszenzfärbung (**A**) in der Schnittebene durch den contralateralen ventralen Thalamus (200 µm caudal zu 3.41C) und Ansicht (**A'**) unter Verwendung der Phasenkontrast-Fluoreszenz-Einstellung. Fasern des axialen optischen Traktes (<) ziehen vom Nucleus suprachiasmaticus (SC) nach dorsolateral und gehen in den optischen Trakt (OT), den dorsalen optischen Trakt (DOT, →) und den medialen optischen Trakt (MOT, <<) über. Letzterer bildet Terminationen im Nucleus ventrolateralis thalami (VL) und im lateralen Anteil des Nucleus intermedius thalami (I), bevor seine Fasern zum Tectum mesencephali (TeM) aufsteigen. Fasern des DOT terminieren im Nucleus praetectalis centralis (CPN, ⇐), bevor dieser Trakt ebenfalls ins TeM verläuft. **B**: 200 µm caudodorsal zu A/A'. Fasern des MOT (<<) bilden ein Terminationsfeld im VL und dem lateralen Anteil des Nucleus anterior thalami (→). Fasern des ventralen optischen Traktes (VOT, <) könnten im Nucleus opticus accessorius dorsalis (DAO, \*) und auch im CPN (⇐) terminieren. \*→ = Schichten des TeM. **C**: Fluoreszenzfärbung in der Schnittebene durch das contralaterale Synencephalon. Einige Fasern des VOT (<) ziehen ventral des Nucleus praetectalis posterior (PO) als akzessorischer optischer Trakt medialwärts und terminieren im Nucleus opticus accessorius ventralis (→) sowie den lateralen Aspekten des Nucleus centralis posterior thalami und Nucleus periventricularis tuberculi posterioris (\*). Andere Fasern verlaufen dorsal des PO durch den großen DAO (⇐) zum Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis (<<) und terminieren auch in beiden Nuclei. **D**: Der eingezeichnete Kasten gibt den in C dargestellten Vergrößerungsausschnitt unter Verwendung der Phasenkontrast-Fluoreszenz-Einstellung wieder. Cpost = Commissura posterior. In allen Abbildungen ist dorsal oben und lateral links. Die Balken stellen jeweils 0,1 mm dar.



**Abb. 3.43** *Astyanax mexicanus*-Flußform. **A:** Photo eines Transversalschnittes durch das contralaterale Tectum mesencephali nach Dil-Applikation in den rechten Nervus opticus. **A':** Korrespondierendes Photo unter Verwendung der Phasenkontrast-Fluoreszenz-Einstellung. Die markierten Fasern des dorsalen optischen Traktes (DOT) erreichen das Stratum opticum (SO), Stratum fibrosum et griseum superficiale (SFGS) und das Stratum album centrale (SAC) des Tectum mesencephali. Dorsal ist oben und lateral links. Der Balken entspricht 50  $\mu\text{m}$ .

Einzelne der innerhalb des lateralen Bereiches des caudalen optischen Traktes verlaufenden optischen Fasern erreichen den Nucleus praetectalis superficialis, pars parvocellularis (Abb. 3.40D). Terminationen in diesem Bereich wurden jedoch nicht beobachtet. Die anderen markierten Fasern des caudalen optischen Traktes setzen sich innerhalb des ventralen optischen Traktes caudodorsalwärts fort bis zur ventrolateralen Basis des mesencephalen Tectum (Abb. 3.40E und F). Von hier ziehen einige Fasern in die laterale Hälfte des caudalen Nucleus opticus accessorius dorsalis (Abb. 3.40F). Terminationen wurden nicht beobachtet. Der ventral lokalisierte Nucleus opticus accessorius ventralis weist jedoch ein geringes Terminationsfeld auf, obwohl keine zu ihm ziehenden Fasern beobachtet wurden (Abb. 3.40F). Caudal erreichen die übrigen markierten Fasern des ventralen optischen Traktes das mesencephale Tectum und terminieren im ventrolateralen Stratum fibrosum et griseum superficiale (Abb. 3.40F).

### 3.5.2 Retinale Projektionen der Höhlenform

#### Contralaterale Projektionen

Der schmale, vollständig markierte Nervus opticus (NII) erreicht zusammen mit dem ungefärbten, contralateralen Nervus opticus die rostroventrale Basis der präoptischen Region (Abb. 3.44A, 3.45A und B). Hier bilden sie das Chiasma opticum (CO) (Abb. 3.44A, 3.45A). Die Kreuzung der beiden Sehnerven zeigte in den untersuchten Tieren ein sehr unterschiedliches Ausmaß (s.u.: Ipsilaterale Projektionen).

Der Hauptanteil der Sehnervenfasern zieht, wie bei der Flußform, zur contralateralen Gehirnhälfte (Abb. 3.44A, 3.45A) und bildet dort den, im Vergleich zum Flußfisch, sehr schmalen optischen Trakt (OT) (Abb. 3.44B-D, 3.45A-C). Dieser verläuft an der lateralen Gehirnoberfläche caudodorsalwärts.

Vom caudalen ventromedialen optischen Trakt spaltet sich auch in der Höhlenform ein schmaler axialer optischer Trakt (AxOT) ab, dessen Fasern zum Teil in den Nucleus suprachiasmaticus (SC) ziehen und dort terminieren (Abb. 3.44B-D, 3.45C). Das Terminationsgebiet beschränkt sich, wie in der Flußform, hauptsächlich auf den ventrolateralen Anteil des Nucleus suprachiasmaticus. Einzelne Fasern scheinen auch in der Höhlenform durch dieses Kerngebiet in den dorsal gelegenen periventriculären präoptischen Bereich zu ziehen (Abb. 3.44B und C, 3.45C). Terminationen dieser Fasern wurden jedoch nicht beobachtet. Der verbleibende axiale optische Trakt verläuft entlang der Lateralseite des Nucleus suprachiasmaticus zunächst nach dorsal und wenden sich caudalwärts nach lateral, um sich, dorsal des lateralen Vorderhirnbündels (LFB), den Fasern des dorsalen (DOT), medialen (MOT) sowie vermutlich auch des ventralen (VOT) optischen Traktes (s. u.) anzuschließen (Abb. 3.44C und D, 3.45C, 3.46A).

Mit dem rostralen Beginn des superfiziellen Prätectum verlaufen die aufsteigenden optischen Fasern lediglich an der Medialseite des Nucleus praetectalis posterior (PO) als dorsaler optischer Trakt (Abb. 3.44C-E, 3.46A und B). Bei zwei der untersuchten Höhlenfische wurden einzelne Fasern (1-2) beobachtet, die zur Lateralseite des superfiziellen Prätectum ziehen. Terminationen wurden in diesem Bereich nicht beobachtet.

Ein eindeutiges, retinofugales Zielgebiet der Fasern des dorsalen optischen Traktes befindet sich, wie bei der Flußform, im Nucleus praetectalis centralis (CPN) (Abb. 3.44E, 3.46C), obwohl die Terminationsgebiete größtenteils von den kräftig gefärbten Fasern des dorsalen optischen Traktes verdeckt werden (Abb. 3.44E, 3.46A und B). Im Nucleus corticalis (C) enden ebenfalls retinale Projektionen (Abb.

3.44F, 3.46A), die innerhalb des dorsalen optischen Traktes verlaufen. Im Gegensatz zur Flußform sind die Terminationen in diesem Kerngebiet aufgrund der geringeren Anzahl aufsteigender retinotectaler Fasern gut zu erkennen. Weitere Zielgebiete des dorsalen optischen Traktes befinden sich im lateralen ventralen Thalamus, lateral des Nucleus intermedius thalami (I) (Abb. 3.44D, 3.46A) sowie im rostralen Nucleus opticus accessorius dorsalis (DAO) (Abb. 3.44E, 3.46A und B). Zusätzlich wurden einzelne Fasern beobachtet, die in zwei sehr schmalen Bändern vom dorsalen optischen Trakt medialwärts einerseits in den Bereich des Nucleus ventrolateralis thalami (VL) und andererseits in das Gebiet des Nucleus anterior thalami (A) ziehen (Abb. 3.44E).

Der überwiegende Anteil der Fasern des dorsalen optischen Traktes erreicht aber das Stratum opticum (SO), das Stratum fibrosum et griseum superficiale (SFGS) und das Stratum album centrale (SAC) des mesencephalen Tectum (TeM) (Abb. 3.44F, 3.47). Während im Stratum opticum und Stratum album centrale aufgrund der stark gefärbten Projektionen überwiegend Fasern zu sehen sind, sind im Stratum fibrosum et griseum superficiale deutlich Terminationen erkennbar. Wie in der Flußform weist eine dünne, fluoreszenzarme Zone zwischen dem Stratum opticum und Stratum fibrosum et griseum superficiale darauf hin, daß nicht alle Anteile einer oder beider Schichten erreicht werden. Die Dil-Markierungen beschränken sich in Transversalschnitten auf das mediale Drittel des Tectum mesencephali und erstrecken sich in rostrocaudaler Richtung lediglich über die rostrale Hälfte.

Wenige Fasern spalten sich dorsal des lateralen Vorderhirnbündels vom dorsalen optischen Trakt ab und ziehen als medialer optischer Trakt einerseits in den Thalamus und das Tectum mesencephali und andererseits in den caudalen dorsalen Thalamus und das Synencephalon (Abb. 3.44C-F, 3.46A-C). Retinale Efferenzen wurden, wie beim Flußfisch, im Nucleus ventrolateralis thalami und an der Grenze zum Nucleus ventromedialis thalami (VM), im lateralen Anteil des Nucleus intermedius thalami und Nucleus anterior thalami und derem angrenzenden Neuropil sowie im Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis (PPd) des Synencephalon beobachtet (Abb. 3.44C-F, 3.46A-C).

Ventral der caudalen Hälfte des Nucleus praetectalis posterior wird ein deutlich markiertes Faserbündel erkennbar, das dem ventralen optischen Trakt entspricht (Abb. 3.44 E und F, 3.46A und B). Dieser ist jedoch im Vergleich zur Flußform wesentlich schmaler ausgeprägt. Einige seiner Fasern könnten in den rostralen Anteil des Nucleus opticus accessorius dorsalis sowie in den Nucleus praetectalis centralis ziehen und dort enden (Abb. 3.44E, 3.46A und B). Caudalwärts verlaufen die Fasern des ventralen optischen Traktes zunächst ventrolateral des Nucleus

praetectalis posterior und dann, caudal dieses Kerngebietes, ventrolateral des Tectum mesencephali (Abb. 3.44F, 3.46B). In dieser Schnittebene spalten sich wenige Fasern vom ventralen optischen Trakt ventromedial ab und ziehen als akzessorischer optischer Trakt (AOT) medialwärts zum Nucleus opticus accessorius ventralis (VAO) (Abb. 3.44F, 3.46C und D). Einzelne Fasern des akzessorischen optischen Traktes erreichen den ventrolateralen Anteil des Nucleus centralis posterior thalami (CP) und den lateralen Bereich des Nucleus periventricularis tuberculi posterioris (TPp) (Abb. 3.44F, 3.46D).

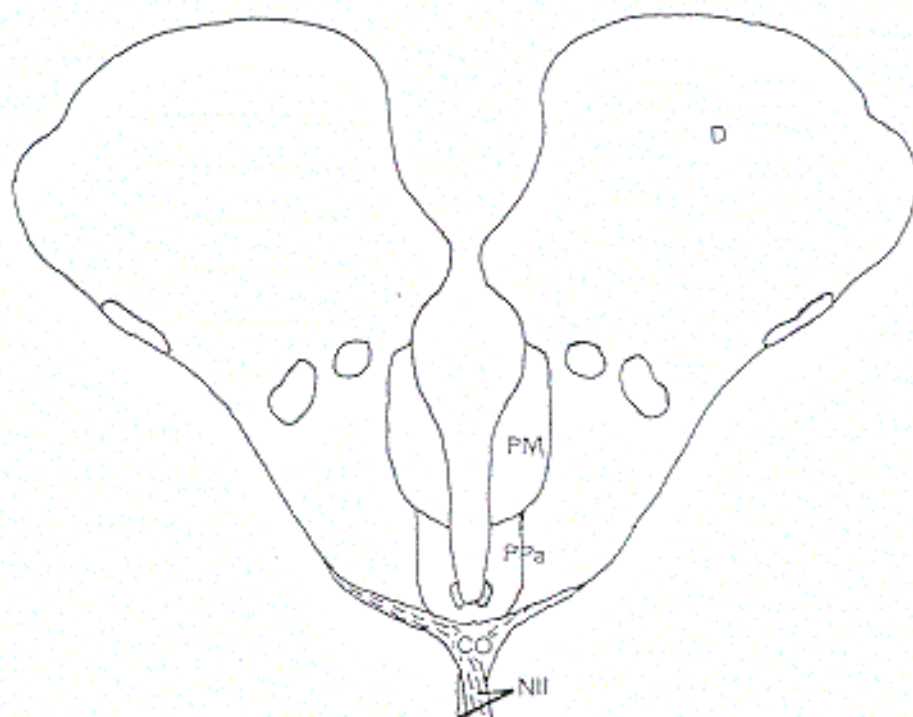
Einige weitere sich vom dorsomedialen Anteil des ventralen optischen Traktes abspaltende Fasern enden im lateralen Bereich des caudalen Nucleus opticus accessorius dorsalis (Abb. 3.44F). Die wenigen verbleibenden Fasern des ventralen optischen Traktes terminieren im Stratum fibrosum et griseum superficiale des ventrolateralen mesencephalen Tectum (Abb. 3.44F) und konnten in Transversalschnitten nur über eine kurze Distanz (200 µm) verfolgt werden.

### **Ipsilaterale Projektionen**

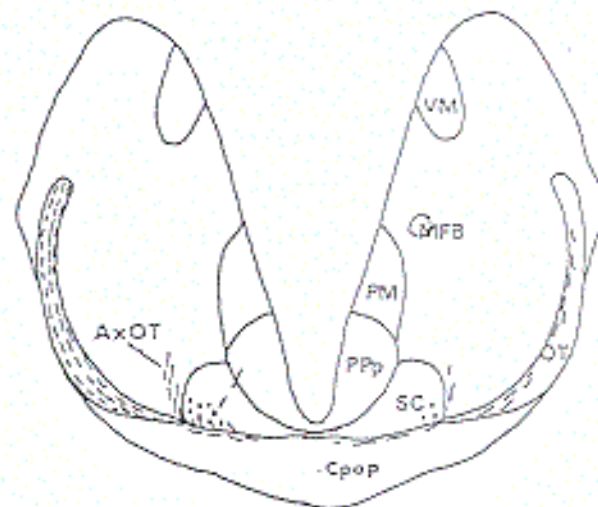
Auch in der Höhlenform wurden retinale Projektionen in der ipsilateralen Gehirnhälfte beobachtet. Während die Reproduzierbarkeit der contralateralen retinalen Projektionen bei ca. 90% lag, war der Umfang der ipsilateral markierten Projektionen starken Schwankungen unterworfen. Diese konnten, bis auf sehr wenige Ausnahmen, in drei Kategorien eingeordnet werden, die von einzelnen ipsilateral gefärbten Fasern ( $n = 4$ ) über mehrere ( $n = 5$ ), ähnlich dem Anteil der ipsilateralen markierten Fasern der Flußform, bis zu vielen ( $n = 9$ ), d. h. bis zu einem Drittel der Menge der contralateralen Projektionen der Höhlenform, reichte. Nur zwei der untersuchten Tiere wiesen keine ipsilateralen Projektionen auf. Da die ipsilateral markierten retinalen Fasern topographisch gleiche Zielgebiete erreichen und sich lediglich in ihrer Stärke und ihrem Vorhandensein unterscheiden, erfolgt dennoch eine gemeinsame Beschreibung der ipsilateralen Projektionsgebiete. Während in den Chartings (Abb. 3.44) die maximal sichtbaren ipsilateralen Projektionen dargestellt sind, wird im folgenden Text das unterschiedliche Ausmaß der Markierung hervorgehoben.

Die Kreuzung der Sehnerven im Chiasma opticum (Abb. 3.44A, 3.45A) war bei 90% der untersuchten Tiere unvollständig. Während 20% der Tiere nur einzelne Fasern aufwiesen, die den ipsilateralen optischen Trakt erreichten, konnten in den übrigen Fischen mehrere bis viele Fasern beobachtet werden. Entsprechend zeigte der ipsilaterale optische Trakt bei 20% der untersuchten Tiere nur einzelne gefärbte Fasern, während bei den übrigen Tieren zunehmend, bis zu einem Drittel der Fasern

A



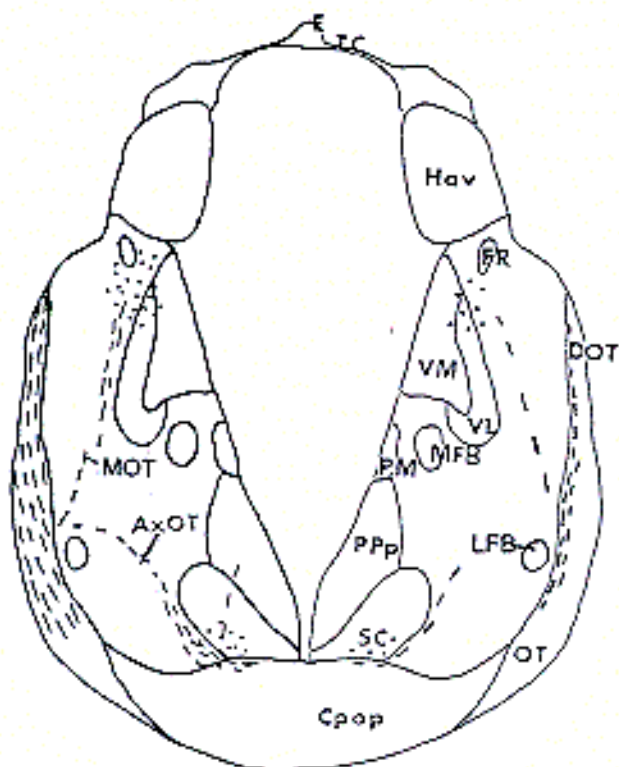
B



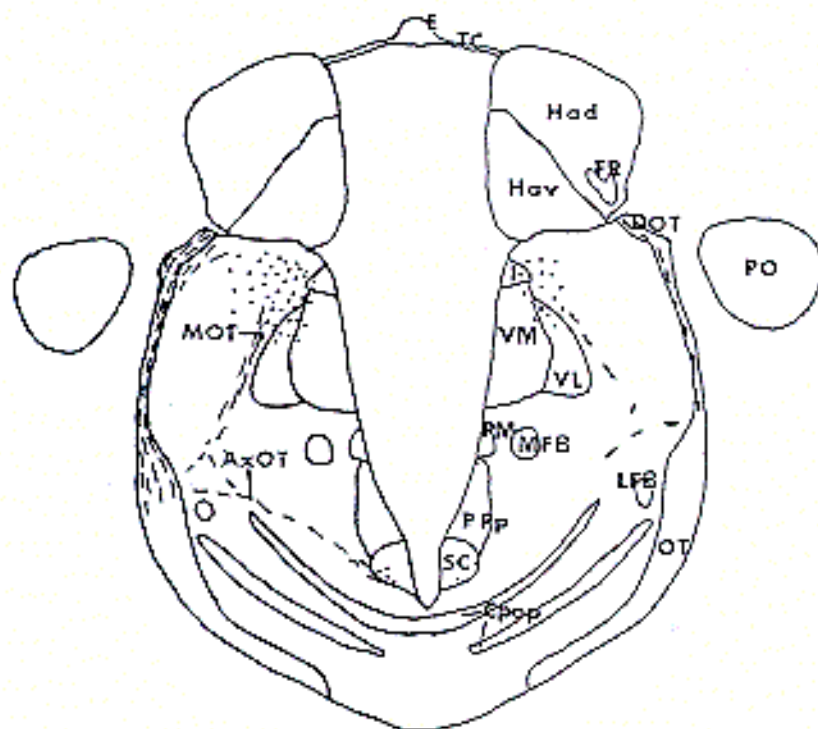
0,1 mm

**Abb. 3.44** *Astyanax mexicanus*-Höhlenform. A-F: Chartings der mit Dil markierten contra- (links) und ipsilateralen (rechts) retinofugalen Projektionen von rostral (A) nach caudal (F). Striche stellen angefarbte Fasern und Punkte Terminationsgebiete dar. Während die contralateralen Projektionen bei allen untersuchten Tieren reproduzierbar waren, konnten große Schwankungen in dem Ausmaß der ipsilateral angefarbten Fasern festgestellt werden. In den Zeichnungen sind die maximalen ipsilateralen Markierungen dargestellt.

C



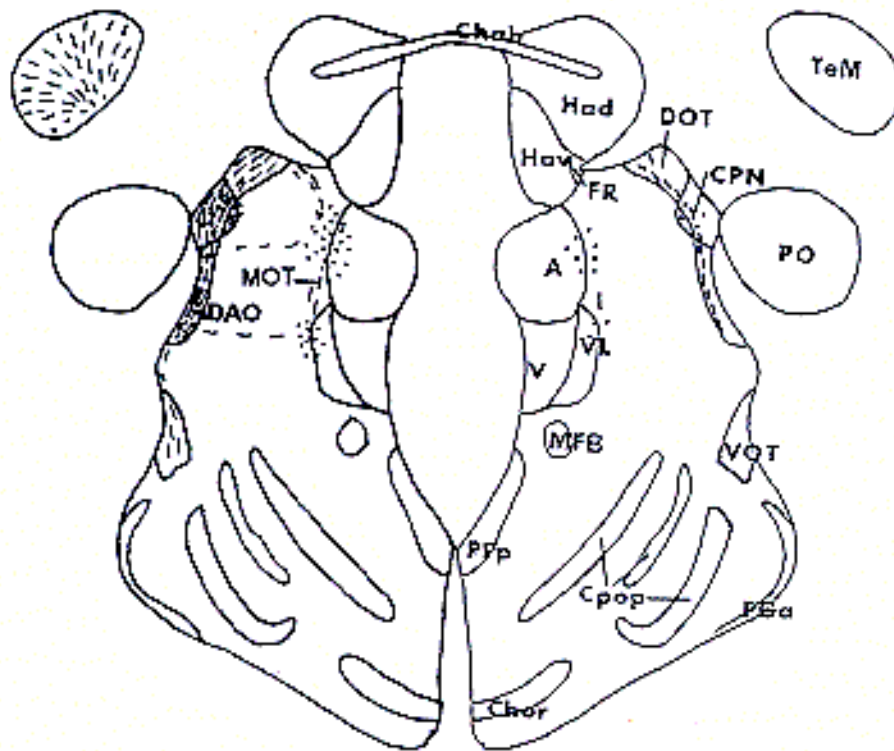
D



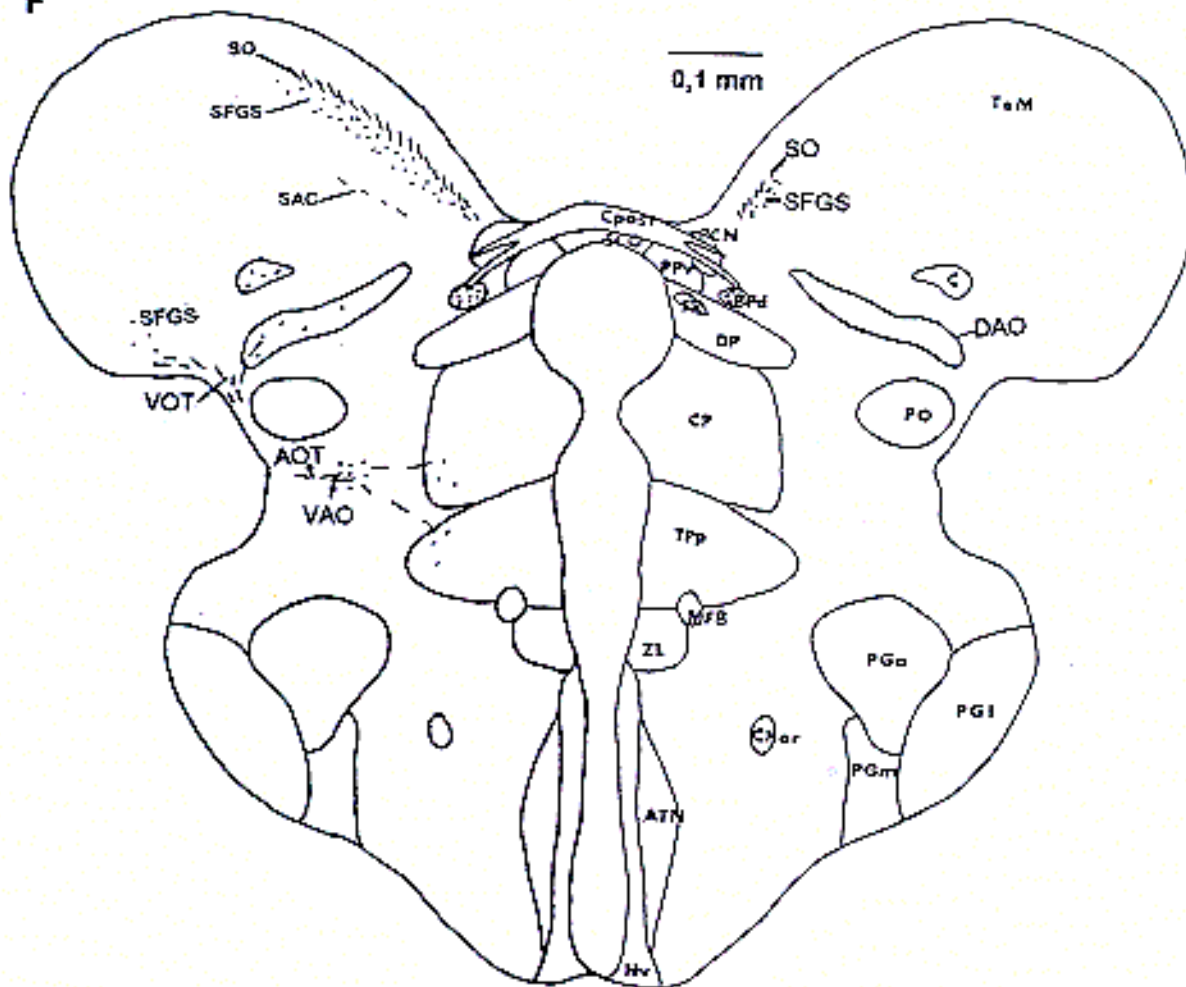
0,1 mm

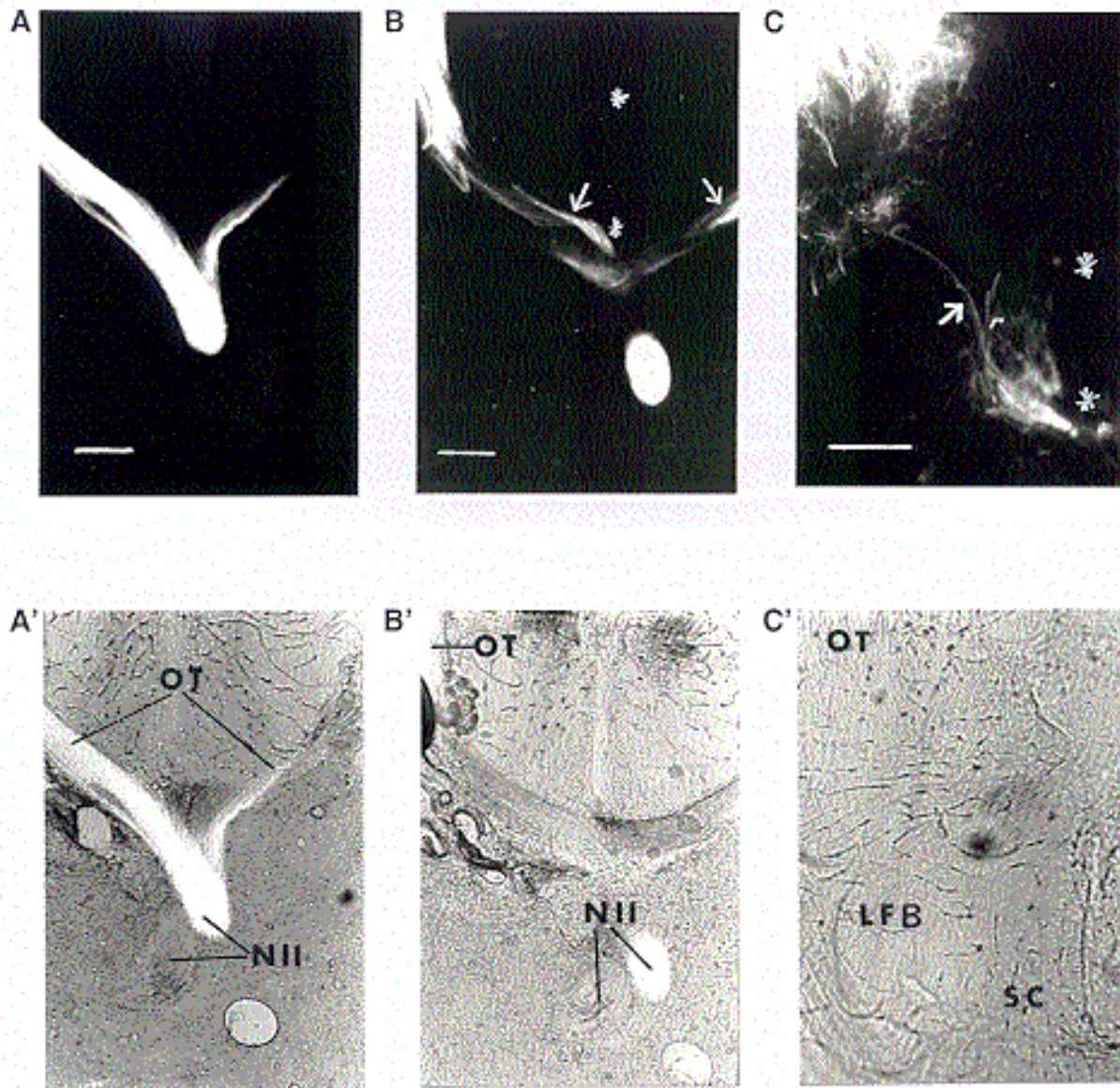


E

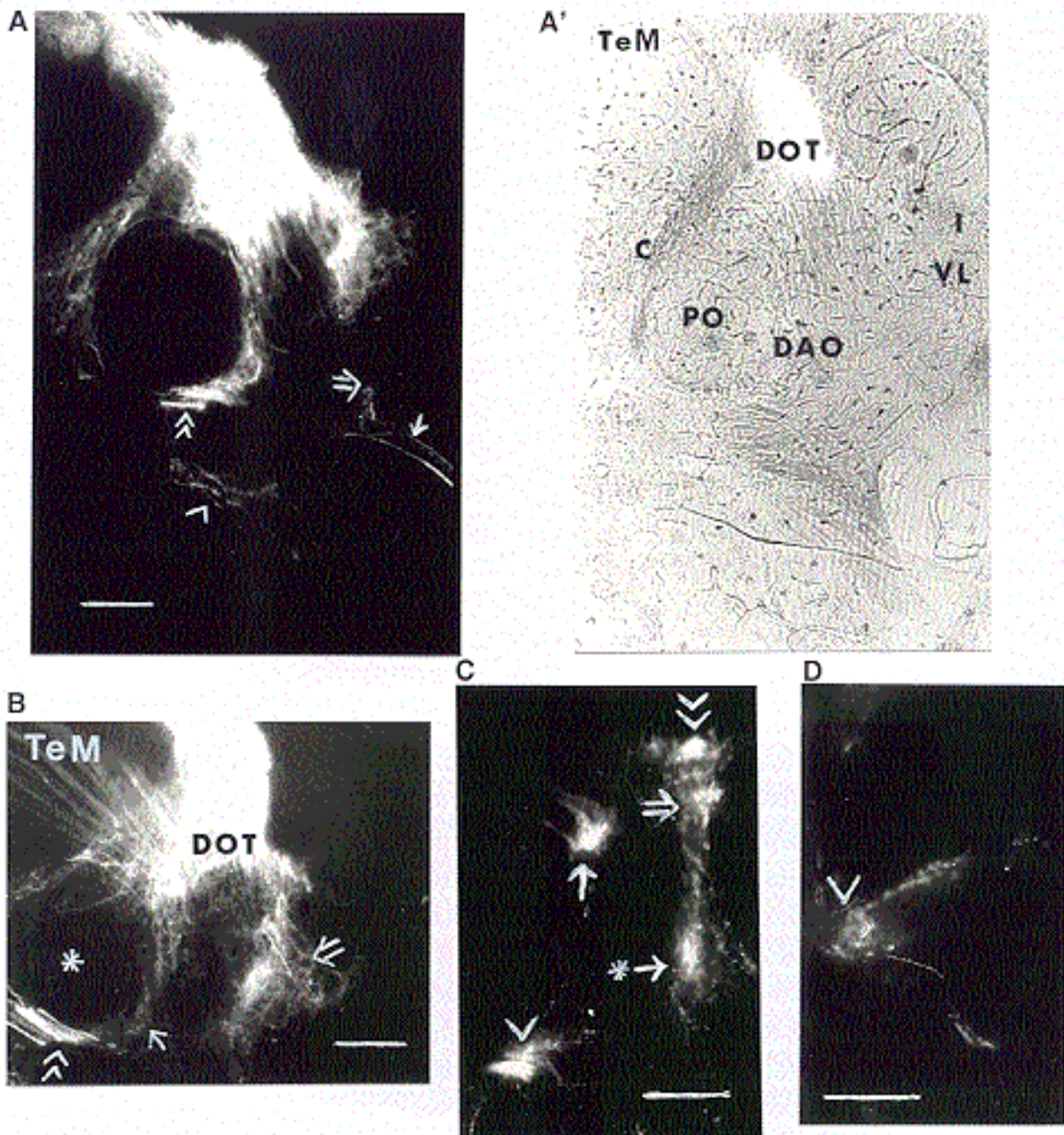


F

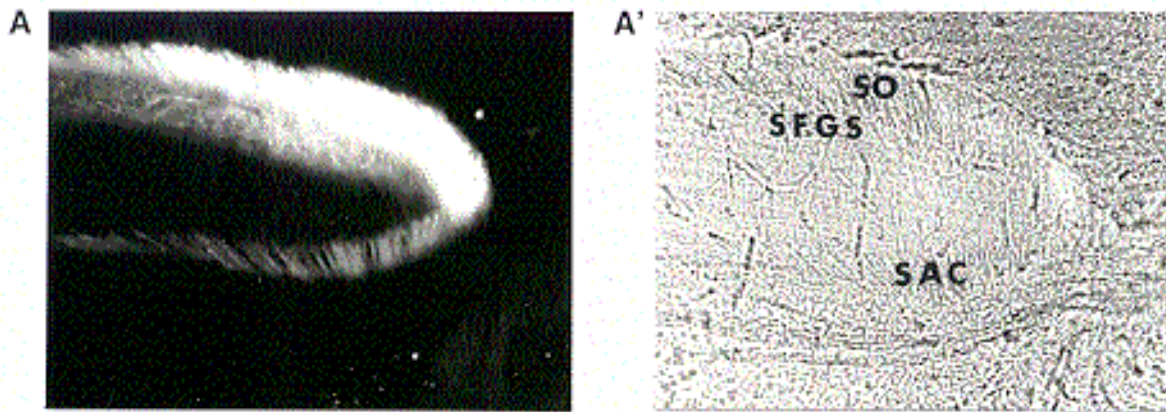




**Abb. 3.45** *Astyanax mexicanus*-Höhlenformen. Photos von Transversalschnitten nach unilateralen Dil-Applikationen in den Nervus opticus. **A, A'**: Fluoreszenzfärbung (A) in der Schnittebene durch das Chiasma opticum und Ansicht (A') unter Verwendung der Phasenkontrast-Fluoreszenz-Einstellung. Markiert ist der rechte Nervus opticus (NII) sowie optische Fasern im ipsi- und contralateralen Tractus opticus (OT). **B, B'**: Fluoreszenzfärbung (B) in der Schnittebene der rostralen Commissura postoptica und Ansicht (B') unter Verwendung der Phasenkontrast-Einstellung. Markiert ist der rechte NII, der contralaterale OT sowie caudale ipsi- und contralaterale optische Fasern (←). \* = Mediane. **C, C'**: Fluoreszenzfärbung (C) in der Schnittebene durch die caudale präoptische Region und Ansicht (C') unter Verwendung der Phasenkontrast-Einstellung. Die Fasern des contralateralen axialen optischen Traktes (←) verlaufen von der ventromedialen Gehirnbasis dorsocaudalwärts und terminieren im Nucleus suprachiasmaticus (SC), bevor sie nach lateral ziehen und sich dorsal des lateralen Vorderhirnbündels (LFB) dem OT anschließen. \* = Mediane. In allen Abbildungen ist dorsal oben. Die Balken stellen jeweils 0,1 mm dar.



**Abb. 3.46** *Astyanax mexicanus*-Höhlenform. Photos von Transversalschnitten nach unilateraler Dil-Applikation in den Nervus opticus. **A, A'**: Fluoreszenzfärbung (A) in der Schnittebene durch den contralateralen ventralen Thalamus und Ansicht (A') unter Verwendung der Phasenkontrasteinstellung. Der dorsale optische Trakt (DOT) bildet Terminationen im rostralen Nucleus opticus accessorius dorsalis (DAO), im Nucleus corticalis (C) und lateral des Nucleus intermedius thalami (I), bevor seine Fasern im Tectum mesencephali (TeM) enden. Fasern des axialen optischen Traktes ( $\rightarrow$ ) erreichen den medialen optischen Trakt (MOT,  $\Rightarrow$ ), der Terminationen im lateralen Anteil des I und Nucleus ventrolateralis thalami (VL) bildet, bevor er ebenfalls das TeM erreicht.  $<$  = Fasern innerhalb des caudalen optischen Traktes.  $<<$  = ventraler optischer Trakt (VOT). **B**: 200  $\mu$ m caudal zu A/A'. Fasern des MOT terminieren im lateralen Anteil des Nucleus anterior thalami (A,  $\Rightarrow$ ). Ventrolateral des Nucleus praetectalis posterior (PO, \*) verläuft der schmale VOT ( $<<$ ). Die Fasern des DOT enden in den optischen Schichten des TeM.  $\rightarrow$  = DAO. **C**: 200  $\mu$ m caudal zu B zeigt eine Vergrößerung des Diencephalon Terminationgebiete im Nucleus praetectalis centralis ( $\rightarrow$ ), Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis ( $<<$ ), A ( $\Rightarrow$ ) und VL ( $*\rightarrow$ ) sowie Fasern des akzessorischen optischen Traktes im Bereich des Nucleus opticus accessorius ventralis (VAO) ( $<$ ). **D**: 100  $\mu$ m caudal zu C. Vergrößerung der Terminationen im VAO ( $<$ ) sowie im ventrolateralen Nucleus centralis posterior thalami (dorsal) und lateralen Nucleus periventricularis tuberculi posterioris (ventral). In allen Abbildungen ist dorsal oben und lateral links. Die Balken stellen jeweils 0,1 mm dar.



**Abb. 3.47** *Astyanax mexicanus*-Höhlenform. **A:** Photo eines Transversalschnittes durch das contralaterale Tectum mesencephali nach unilateraler Dil-Applikation in den Nervus opticus. **A':** Korrespondierendes Photo unter Verwendung der Phasenkontrast-Fluoreszenz-Einstellung. Die markierten Fasern des dorsalen optischen Traktes erreichen das Stratum opticum (SO), Stratum fibrosum et griseum superficiale (SFGS) und das Stratum album centrale (SAC) des Tectum mesencephali. Dorsal ist oben und lateral links. Der Balken entspricht 0,1 mm.

des optischen Traktes markiert waren (Abb. 3.44B und C, 3.45B). Die gefärbten Fasern des ipsilateralen optischen Traktes verlaufen ausschließlich in seinem medialen Anteil.

Vom caudalen, ventromedialen optischen Trakt spalteten sich bei 70% der Tiere einzelne Fasern ab um den axialen optischen Trakt zu bilden, der einerseits im ventrolateralen Bereich des Nucleus suprachiasmaticus terminiert und dessen Fasern andererseits caudodorsal in Richtung superfizielles Prätectum verlaufen (Abb. 3.44B-D, 3.45C). Die Terminationen im Nucleus suprachiasmaticus erreichten bei 45% der Höhlenfische ein Drittel der Stärke der Terminationen der contralateralen Gehirnhälfte, während bei 25% nur ein schwaches Terminationsfeld zu sehen war. Die Fasern des axialen optischen Traktes hingegen waren bei 50% der Tiere so spärlich, daß eine Vereinigung mit den Fasern des medialen bzw. dorsalen optischen Traktes, wie auf der contralateralen Seite, nicht beobachtet werden konnte.

Die ipsilateral markierten Fasern des optischen Traktes setzen sich, in ihrer jeweiligen Anzahl wenig verringert, im dorsalen optischen Trakt fort (Abb. 3.44C-E) und terminierten bei 40% der Tiere im Nucleus praetectalis centralis (Abb. 3.44E), bevor sie, ebenso wie auf der contralateralen Gehirnhälfte, aber in einem wesentlich geringeren Umfang, den ventromedialen Bereich des Tectum mesencephali erreichten (Abb. 3.44F). Fasern und Terminationen wurden im Stratum opticum und Stratum fibrosum et griseum superficiale beobachtet. Bei 30% der untersuchten Höhlentiere wurden keine Endigungen optischer Fasern in diesem Bereich registriert.

Weitere Terminationen von Fasern, die innerhalb des dorsalen optischen Traktes verlaufen, wurden nicht beobachtet.

Bei 40% der untersuchten Tiere konnten einzelne Fasern beobachtet werden, die sich vom dorsalen optischen Trakt medial abspalten und im medialen optischen Trakt verlaufen (Abb. 3.44C und D). Terminationen im Nucleus ventrolateralis thalami, im lateralen Bereich des Nucleus ventromedialis thalami, Nucleus intermedius thalami und Nucleus anterior thalami sowie im Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis waren jedoch bei 65% der untersuchten Höhlenfische erkennbar (Abb. 3.44C-F).

Weitere ipsilaterale Fasern und Terminationsfelder wurden nicht beobachtet.

### **3.5.3 Zusammenfassung**

In beiden Fischpopulationen wurde nach Dil-Applikation in den unilateralen Nervus opticus Fluoreszenzfärbung im jeweiligen optischen Nerven und in der contralateralen Gehirnhälfte im optischen Trakt sowie im axialen, dorsalen, medialen, ventralen und akzessorischen optischen Trakt beobachtet. Während sich der rostrale optische Trakt der Flußform im Bereich des rostralen superfiziellen Prätectum in zwei Äste des dorsalen optischen Traktes aufspaltet, die lateral und medial des Nucleus praetectalis posterior ins Tectum mesencephali verlaufen, zieht der dorsale optische Trakt der Höhlenform, ungeteilt, an der Medialseite dieses Kerngebietes caudodorsalwärts. Vom contralateralen dorsalen optischen Trakt der Höhlenform verlaufen zusätzlich zwei sehr dünne, markierte Faserbänder medialwärts zu Kerngebieten des Thalamus. Der caudale optische Trakt geht in beiden Fischformen, abgegrenzt vom dorsalen optischen Trakt, in den ventralen optischen Trakt über.

Contralaterale Terminationsgebiete wurden in beiden Fischformen im Nucleus suprachiasmaticus und vermutlich auch im Nucleus praeopticus parvocellularis pars posterior, im Nucleus ventrolateralis thalami, in den lateralen Anteile des Nucleus ventromedialis thalami, Nucleus intermedius thalami, Nucleus anterior thalami, Nucleus centralis posterior und Nucleus periventricularis tuberculi posterioris, im lateralen Neuropil des Thalamus, im Nucleus praetectalis centralis, im Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis, im Nucleus opticus accessorius dorsalis, im Nucleus opticus accessorius ventralis, im Bereich des Nucleus corticalis sowie im Stratum opticum, Stratum fibrosum et griseum superficiale und Stratum album centrale des Tectum mesencephali beobachtet.

In der contralateralen Gehirnhälfte sind in der Flußform zusätzlich Terminationsfelder im Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis sowie Terminationen des ventralen optischen Traktes im Stratum opticum und Stratum fibrosum et griseum superficiale des ventrolateralen Tectum mesencephali zu sehen, die in der Höhlenform auf das Stratum fibrosum et griseum superficiale beschränkt bleiben.

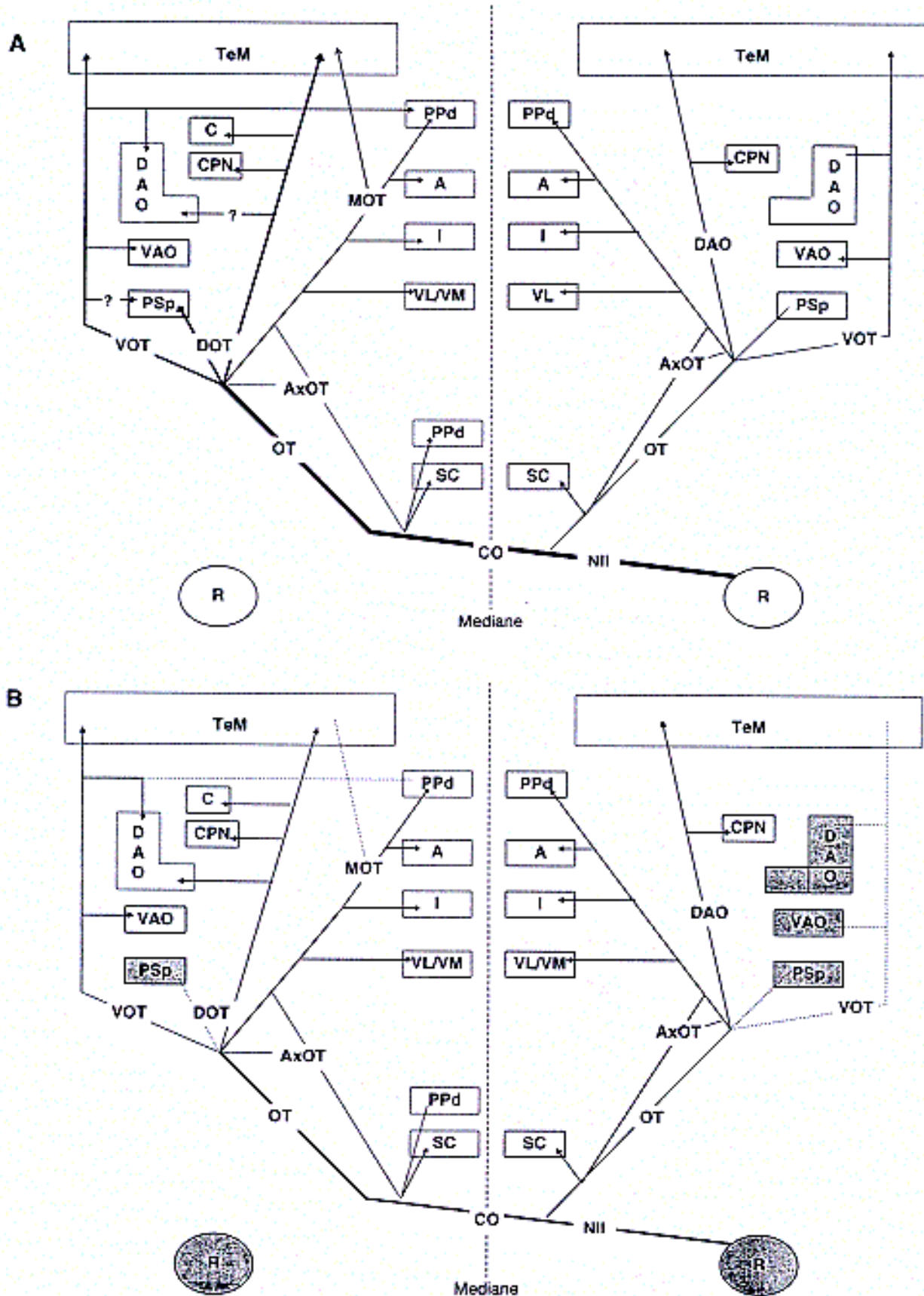
Unterschiede im contralateralen retinofugalen System in beiden Phänotypen bestehen vor allem in der Ausdehnung und Stärke der Dil-Markierung, bedingt durch die geringere Anzahl retinaler Fasern in der Höhlenform. Dies wird vor allem anhand der optischen Trakte sowie der Schichten des Tectum mesencephali deutlich. Durch die geringere Anzahl aufsteigender retinotectaler Fasern konnte aber in der Höhlenform ein eindeutiges Terminationsgebiet im Nucleus corticalis beobachtet werden, das in der Flußform durch die starke Fluoreszenzfärbung überdeckt wurde.

Zusätzlich zeigen beide Phänotypen des *Astyanax mexicanus* durch unvollständige Kreuzung der Sehnerven ein ipsilaterales retinofugales System.

In der Flußform ziehen wenige markierte Fasern von der Sehnervenkreuzung in den ipsilateralen axialen und optischen Trakt. Im rostralen optischen Trakt verlaufen die markierten Fasern innerhalb seines medialen Anteils und setzen sich dorsocaudalwärts im medialen Ast des dorsalen optischen Traktes und im medialen optischen Trakt fort. Im caudalen optischen Trakt verlaufen die markierten Fasern innerhalb seines lateralen Anteils und setzen sich caudalwärts im ventralen optischen Trakt fort.

Schwache, ipsilaterale Terminationsfelder sind im Nucleus suprachiasmaticus, Nucleus ventrolateralis thalami, im lateralen Anteil des Nucleus intermedius thalami und Nucleus anterior thalami sowie derem lateral angrenzenden Neuropil, im Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis, Nucleus praetectalis centralis, Nucleus opticus accessorius dorsalis, Nucleus opticus accessorius ventralis, im medialen Anteil des Stratum opticum und im ventrolateralen Stratum fibrosum et griseum superficiale des Tectum mesencephali sowie vermutlich auch im Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis lokalisiert.

Während die Reproduzierbarkeit der contralateralen retinalen Projektionen in beiden Populationen sowie die der ipsilateralen optischen Fasern der Flußform bei ca. 90% lag, schwankten die Befunde der ipsilateral markierten retinalen Efferenzen der Höhlenform erheblich. Dennoch entsprechen die ipsilateral gefärbten Fasern und Terminationsgebiete der Höhlenform größtenteils, soweit vorhanden, denen der Flußform.



**Abb. 3.48** Zusammenfassende schematische Darstellung der retinalen Projektionen und Terminationsgebiete von Fluß- (A) und Höhlenform (B) des *Astyanax mexicanus*. Die gestrichelten Linien und gemusterten Kerngebiete in B verdeutlichen die Reduktionen des retinofugalen Systems der Höhlenform.

90% der untersuchten Höhlenfische zeigten markierte Fasern im medialen Aspekt des optischen und dorsalen optischen Traktes, 70% zusätzlich im axialen optischen Trakt und nur 40% im medialen optischen Trakt, obwohl bei 65% der Tiere Zielgebiete retinaler Fasern des medialen optischen Traktes erreicht wurden.

Ipsilaterale Terminationen wurden bei 70% der untersuchten Tiere im Nucleus suprachiasmaticus und dem ventromedialen Bereich des Stratum opticum und Stratum fibrosum et griseum superficiale des Tectum mesencephali beobachtet, bei 40% im Nucleus praetectalis centralis und bei 65% im Nucleus ventrolateralis thalami, im lateralen Bereich des Nucleus ventromedialis thalami, Nucleus intermedius thalami und Nucleus anterior thalami sowie im Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis.

In Abb. 3.48 sind die wesentlichen Gemeinsamkeiten und Unterschiede des retinofugalen Systems von Fluß- und Höhlenform des *Astyanax mexicanus* schematisch dargestellt. In beiden Fischformen wurden keine Hinweise auf ein retinopetales System gefunden.



## 4 Diskussion

Mit der vorliegenden Arbeit wurde, basierend auf der ausgewerteten und angegebenen Literatur, erstmals das Diencephalon eines Characiden cytoarchitektonisch analysiert sowie einige seiner Kerngebiete durch hodologische Untersuchungen zusätzlich charakterisiert. Diese Analyse stellte die Basis für die Zuordnung der Ergebnisse der nachfolgend durchgeführten Sehnervmarkierung mit Dil dar. Die bei der Fluß- und der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* durchgeführten vergleichenden Untersuchungen sollten mögliche evolutive Veränderungen auf zentraler Ebene, als Folge der Reduktion des visuellen Systems der Höhlenform, aufzeigen. Weiterhin bildet die Darstellung der Faserverbindungen einiger Kerngebiete und retinaler Projektionen auf der Basis einer detaillierten cytoarchitektonischen Analyse die Grundlage für einen Vergleich mit der diencephalen Organisation und den retinalen Verbindungen anderer Actinopterygier.

Nach einem allgemeinen Abschnitt, der sich mit der Herkunft und Zucht der Versuchstiere beschäftigt, werden die neuroanatomischen Befunde der cytoarchitektonischen Analyse sowie der Markierungsversuche von Fluß- und Höhlenfisch miteinander sowie mit den in anderen Actinopterygiern erzielten Ergebnissen verglichen.

Die Vor- und Nachteile der angewendeten Dil-Technik, der Mechanismus, die Empfindlichkeit und Reproduzierbarkeit und somit die Signifikanz, wurden bereits mehrfach ermittelt und diskutiert, so daß an dieser Stelle nur auf die entsprechende Literatur verwiesen wird (Honig und Hume 1986, Godement et al. 1987, Honig und Hume 1989, Bartheld et al. 1990, Striedter 1990b, Wullimann et al. 1991b, Fritsch und Wilm 1992, Holmquist et al. 1992).

### 4.1 Versuchstiere

Wie in Abschnitt 1.3.1 beschrieben, sind die erworbenen Höhlenformen des *Astyanax mexicanus* auf ursprünglich in der Chica-Höhle gefangene *Anoptichthys jordani* (später auch als *Astyanax hubbsi* bezeichnet) zurückzuführen, die vermutlich keine eigene Rasse sondern eine Kreuzung zwischen der Höhlen- und der Flußform darstellen. Obwohl dabei anscheinend nur völlig blinde und bleiche Tiere in den Handel gelangten, weist die leicht variable Pigmentierung sowie Unterschiede im Freßverhalten, Reduktionsgrad der Augen und der Ausprägung der optischen Nerven und deren Fortsetzung im Gehirn (optische Trakte) bei den gehälterten

Höhlentieren auf diese Kreuzungsform hin (s. Abschnitt 3.1). Da an „*Anoptichthys jordani*“ aber auch die in Abschnitt 1.3.2 genannten Untersuchungen durchgeführt wurden, können die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit mit Resultaten, die durch Arbeiten an *Anoptichthys jordani* bzw. *Astyanax hubbsi* gewonnen wurden, direkt verglichen werden.

Lüling (1954b) und Wilkens (1972) beschrieben bei der Fluß- und der Höhlenform ein recht ähnliches, vor allem chemotaktisch orientiertes Laichverhalten und konnten Fluß- und Höhlentiere frei kombinierbar miteinander kreuzen. Die von mir gehaltenen *Astyanax mexicanus*-Populationen zeigten einen unterschiedlichen Laichzeitpunkt. Während die Flußfischpaare in den sehr frühen Morgenstunden ablaichten, laichten die Höhlenfische in den späten Vormittagsstunden ab. Dennoch konnten Fluß- und Höhlenfisch miteinander gekreuzt werden. Im Gegensatz zu den Befunden von Lüling (1954b) und Wilkens (1972) gelang dies jedoch nur in der Kombination eines großen Höhlenfischweibchens und eines kleinen Flußfischmännchens, so daß beide Tiere in etwa gleich groß waren. Hier könnten, in früheren Arbeiten nicht erwähnte, körpergrößenabhängige Verhaltensunterschiede der Geschlechter eine Rolle gespielt haben, genetische Faktoren, Inzucht und/oder andere und weitere Parameter.

Die resultierende Kreuzungsgeneration ähnelte der Flußform, war uniform, pigmentiert und wies einen geringeren Augendurchmesser auf als die der Flußform (Abb. 3.1) und bestätigt somit die Kreuzungsexperimente von Sadoglu (1955, 1956, 1958) und Wilkens (1972). Die Kreuzung dieser Hybriden untereinander führte jedoch bei einem wöchentlichen Laichansatz über zwei Jahre nur zweimal zu Nachkommen (12 und 8). Diese Tiere waren ebenfalls uniform, ähnelten den Hybriden und wiesen zu 70% Mißgestaltungen auf. Dieses Nachzuchtergebnis steht ebenfalls im Widerspruch zu den Untersuchungen von Sadoglu (1955, 1956, 1958) und Wilkens (1970a), in denen die Kreuzung der Hybriden untereinander alle Kombinationen und Übergänge zwischen der pigmentierten, sehenden Flußform und der unpigmentierten Höhlenform ergab. Die von mir erzielten Ergebnisse der Kreuzung der Hybriden werden auf eine lange Inzuchtphase der erworbenen Tiere zurückgeführt, die auch in weiteren morphologischen Veränderungen zum Ausdruck kommen könnte (s. u.).

## 4.2 Neuroanatomie bei *Astyanax mexicanus*

### 4.2.1 Gehirnaufbau

Das Gehirn von *Astyanax mexicanus* zeigt den typischen Aufbau des Teleostergehirns mit den fünf Hauptabschnitten Telencephalon, Diencephalon, Mesencephalon, Metencephalon und Myelencephalon.

Der Vergleich des äußeren Gehirnaufbaus der Phänotypen des *Astyanax mexicanus* einschließlich deren Kreuzung zeigte keine erkennbaren Unterschiede zwischen der Flußform und dem Hybriden, während das insgesamt verkleinerte Gehirn der Höhlenform zusätzlich durch eine Reduktion der optischen Nerven und Trakte sowie der mesencephalen Tecta gekennzeichnet ist (Abb. 3.3-3.5). Die Reduktion des Mittelhirndaches geht dabei soweit, daß die mesencephalen Tecta in der Medianen auseinanderweichen und der ventral liegenden Torus longitudinalis sichtbar wird. Auch andere Höhlenfische der Gattungen *Troglichthys* (Charlton 1933), *Amblyopsis* und *Chologaster* (Poulson 1963), die ebenfalls durch die Rückbildung ihrer Augen charakterisiert sind, weisen ein derart reduziertes Mittelhirndach auf. Bei den cavernicolen Katzenwelsen *Trogloglanis pattersoni* und *Satan eurystomus* ist das Mittelhirndach soweit reduziert, daß der ebenfalls reduzierte Torus longitudinalis lediglich vom Stratum periventriculare bedeckt wird und die übrigen mesencephalen Schichten, soweit vorhanden, lateral lokalisiert sind. Dieses Erscheinungsbild ist typisch für Fische mit wenig entwickeltem Gesichtssinn und zahlreiche anatomische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an *Astyanax mexicanus* und anderen Teleostern zeigten (Pflugfelder 1952, Bath 1962, Pfeiffer 1967, Schmatolla 1972), daß die Ausprägung des Mittelhirndaches der Fische wesentlich vom Ausbildungsgrad bzw. der Funktionsfähigkeit der Augen abhängig ist.

Auch andere Studien (s. Abschnitt 1.3.2) beschäftigten sich mit der Gehirnstruktur der verschiedenen *Astyanax mexicanus*-Populationen. Bei den Untersuchungen an der Höhlenform standen im Zusammenhang mit der Augenrückbildung Fragen nach einer abgewandelten Struktur des Tectum mesencephali und nach kompensatorischen Größenveränderungen weiterer Gehirnbereiche, wie die des Telencephalon als das Hauptzentrum olfaktorischer Verarbeitung oder des Cerebellums als Zentralstelle der Bewegungsaktivitäten, im Vordergrund, während Untersuchungen an der Flußform als Vergleich herangezogen wurden.

So untersuchte Bath (1962) die speziesspezifische Ausprägung bestimmter Gehirnabschnitte im Zusammenhang mit dem Nahrungserwerb und den dazu hauptsächlich eingesetzten Sinnesorganen und verglich u. a. die Höhlenform des *Astyanax mexicanus*, da die Flußform nicht zur Verfügung stand, mit dem Salmler *Hemigrammus caudovittatus*, der sowohl systematisch als auch in seinen

ökologischen Ansprüchen als schwarmbildender und räuberischer Flußfisch dem *Astyanax mexicanus* nahe verwandt ist. Auch er konnte beim Höhlensalmmler die rudimentäre Ausprägung des Mittelhirndaches, dessen Hemisphären weit auseinandergerückt sind, feststellen. Weiterhin hob er die ansehnliche Größe des Cerebellum beim Höhlensalmmler im Vergleich zu den übrigen Gehirnabschnitten hervor und verwies auf dessen Bedeutung als Assoziationszentrum. Auch in vergleichenden Untersuchungen bei anderen Teleosteen stellte er eine Größenzunahme des Kleinhirns bei Formen mit wenig entwickeltem Auge und Mittelhirndach fest. Er interpretierte diese Hypertrophierung als kompensatorische Verlagerung der für die Raumorientierung, Gleichgewichtshaltung und Lokomotion zuständigen Funktionen des Tectum mesencephali auf das Cerebellum.

Peters et al. (1993) untersuchten ebenfalls die Größe einzelner Gehirnabschnitte des Flußfisches *Astyanax mexicanus* und einige seiner Höhlenderivate (s. a. Abschnitt 1.3.2), wobei sie hinsichtlich der Beziehungen zwischen Mittelhirn und Kleinhirn zu deutlich anderen Ergebnissen kamen. Ihren Messungen zufolge zeigt das Cerebellum keine signifikante Größenänderung. Zusätzlich scheint die Leistung der mechanischen Sinnesorgane als kompensatorische Systeme zum fehlenden optischen Orientierungssinn bei den Höhlenformen nicht verändert zu sein (Grobbe und Hahn 1958, Hahn 1960, Schemmel 1967, Popper 1970, Weiss und Martini 1970, Frühbeis 1984), obwohl Teyke (1990) beim Höhlensalmmler ein morphologisch verändertes Seitenliniensystem im Vergleich mit der Flußform fand und eine verbesserte Leistungsfähigkeit vermutete. Zumindest der Geschmackssinn ist bei den *Astyanax mexicanus*-Höhlentieren ausgeweitet worden, indem die Anzahl und Ausbreitung der Geschmacksknospen deutlich höher ist als in der Flußform (Schemmel 1967). Ein verstärkter nervöser Eingang über den Nervus facialis und Nervus vagus, der sich in einer Hypertrophie der korrespondierenden primären, sensorischen Kerngebiete innerhalb der gustatorischen Loben widerspiegelt, wie dies für einige den Characiden eng verwandten Cypriniden und Siluriden bekannt ist, wurde jedoch nicht beobachtet.

Nach den Messungen von Peters et al. (1993) ist aber das Telencephalon der Höhlenpopulationen des *Astyanax mexicanus* vergrößert. Eine telencephale Hypertrophierung im Vergleich mit oberirdisch lebenden Verwandten scheint typisch für cavernicole Fische zu sein und wurde auch bei *Typhogarra widdowsoni* (Marshall und Thinès 1958), *Trogloglanis pattersoni* (Lundberg 1982) und Amblyopsiden (Poulson 1963) beschrieben. Beim Chica-Fisch, dessen Gehirn im Vergleich zum Pachon-Tier um ca. 17% verkleinert ist, zeigte sich diese Größenzunahme jedoch erst nach Anhebung der Gehirngröße des Chica-Fisches auf das Niveau des Pachon-Fisches (Peters et al. 1993). Im Vergleich zur Flußform ergab sich dann eine ca. 18%ige Vergrößerung des Telencephalon, obwohl verhaltensbiologische,

sinnesphysiologische, morphologische und histologische Untersuchungen (Breder und Rasquin 1943, Humbach 1960, Schemmel 1967, Riedel und Krug 1997) keinen Hinweis auf eine Verstärkung des Geruchssinns bei den Höhlenformen ergaben. Peters et al. vermuteten, daß die Ausweitung des Geschmackssinnes (Schemmel 1967) und deren höher verschaltete Verarbeitung im Telencephalon (Nieuwenhuys 1982, Kanwal et al. 1984, Finger 1987) für die Größenzunahme verantwortlich sein könnten.

Die anscheinend unabhängig von der Ausbildung der Sinnesorgane erfolgte Gesamtverkleinerung des Gehirns wird mit der jahrzehntelangen Inzucht der untersuchten Tiere in Verbindung gebracht (Peters et al. 1993). Auch in der vorliegenden Arbeit ließ sich eine Verkleinerung des Höhlenfischgehirns in Relation zur Körperlänge und im Vergleich mit der Flußform feststellen (s. Abschnitt 3.2) und die Ergebnisse der Kreuzungsversuche (s. Abschnitt 3.1) sowie auftretende Gehirnanomalien (s. Abschnitt 3.2) weisen ebenfalls auf Inzuchtprobleme hin.

Die unterschiedlichen Ergebnisse der oben aufgeführten Untersuchungen könnten auf mehrere Ursachen zurückzuführen sein: 1.) Es wurden verschiedene Meßmethoden angewendet. Zusätzlich waren alle verwendeten Methoden semiquantitativ und ergaben somit nur Orientierungswerte. Eine allometrische Messung, wie sie Ebinger (1995) für Enten durchführte, scheint zur Zeit die genauesten Werte für einen Größenvergleich einzelner Gehirnteile liefern zu können. Da das Gehirn von *Astyanax mexicanus* aber vergleichsweise sehr klein ist, könnten schon durch geringfügige Unterschiede in der Präparation große Meßfehler auftreten. 2.) Im Rahmen dieser Arbeit konnte gezeigt werden, daß innerhalb der einzelnen phänotypischen Populationen des *Astyanax mexicanus* große individuelle Unterschiede bezüglich der makroskopischen Hirnmorphologie sowie der Proportionen der einzelnen Hirnabschnitte zueinander auftreten (Abb. 3.2). Dies stellte auch Trajano (1994) für den höhlenbewohnenden Katzenwels *Pimelodella kronei* und den oberirdisch lebenden *Pimelodella transitoria* fest und gab den Umfang der Streuung der Meßwerte mit 10 - 30% an. Die Auswahl einer sehr großen Anzahl zu untersuchender Tiere scheint also mit einer Voraussetzung für Messungen der Größenverhältnisse zu sein. Obwohl zumindest Peters et al. (1993) jeweils 15 Tiere pro Phänotyp für die Messungen verwendeten und deren Mittelwerte ermittelten, kann dennoch von einer sehr großen Streuung der Gehirnproportionen innerhalb der untersuchten Höhlensalmler ausgegangen werden. 3.) In den genannten Untersuchungen wurden verschiedene Züchtungsstämme verwendet, die sich durch Inzucht genetisch weit auseinander entwickelt haben könnten. Dies könnte sich auch in einer unterschiedlichen morphologischen Ausprägung einzelner Gehirnabschnitte widerspiegeln.

Insgesamt erscheint die Relevanz der Untersuchung von Gehirnproportionen, durch die großen individuellen Unterschiede in der morphologischen Ausprägung der Gehirnabschnitte, durch die Untersuchung verschiedener Züchtungsstämme bei der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* und unter Verwendung semiquantitativer Methoden, eher fraglich. Zusätzlich lassen sich die sehr vereinfachten und direkten Zusammenhänge zwischen dem Ausbildungsgrad einzelner Gehirnzentren in Abhängigkeit von einer adäquaten Stimulation seitens korrespondierender Sinnesorgane und anderer nervöser Afferenzen nicht länger aufrechterhalten, da die meisten Gehirnzentren multisensorische Information erhalten. Auch wenn die funktionelle Zuordnung der einzelnen Gehirnbereiche im Grundsatz richtig sein kann, werden sich zukünftige Arbeiten zunehmend nicht nur mit dem Ausmaß sondern gleichzeitig mit der Anzahl der Größenänderungen innerhalb der einzelnen Zentren beschäftigen und die Ergebnisse zusätzlich im Zusammenhang mit den Fasersystemen dieser Gehirnregionen und damit möglicher Funktionsverlagerungen betrachten müssen.

#### 4.2.2 Diencephale Kerngebiete

Obwohl die Anatomie des Knochenfischgehirns einschließlich der cytologischen Architektur des Di- und Mesencephalon an verschiedenen Arten untersucht wurde (s. a. Abschnitt 1.2), erfolgte eine detaillierte Analyse der diencephalen Cytoarchitektur bisher nur an wenigen Spezies. Innerhalb der Actinopterygii (Abb. 1.1) wurden bisher Arten der Cladistia (*Polypterus palmas* - Braford und Northcutt 1983), Ginglymodi (*Lepisosteus osseus* - Braford und Northcutt 1983, Northcutt und Butler 1993), Halecomorphi (*Amia calva* - Butler und Northcutt 1992) und Teleostei untersucht. Innerhalb der Teleostei (Abb. 1.1) wurden Arten der Osteoglossomorpha (*Pantodon buchholzi* - Butler und Saidel 1991), Clupeomorpha (*Clupea harengus* - Butler und Northcutt 1993) und Euteleostei cytoarchitektonisch analysiert. Innerhalb der Euteleostei (Abb. 1.2) wurde das Diencephalon von Spezies der Ostariophysi (*Carassius auratus* - Braford und Northcutt 1983, *Ictalurus punctatus* - Striedter 1990a, *Apteronotus leptorhynchus* - Maler et al. 1991, *Danio rerio* - Wullimann et al. 1996) und Percomorpha (*Haplochromis burtoni* - Fernald und Shelton 1985) untersucht.

Die ersten cytoarchitektonischen Untersuchungen dieser Art wurden dabei von Braford und Northcutt (1983) beim Goldfisch *Carassius auratus* vorgenommen. Die Autoren verglichen dessen nucleäre Organisation mit der zweier Nicht-Teleosteer und identifizierten übereinstimmende und sich unterscheidende Kerngebiete, um eine zukünftige Basis für vergleichende Untersuchungen unter Verwendung einer

einheitlichen Nomenklatur zu liefern. Auch wenn nicht alle Forscher dieser Nomenklatur zustimmen, ist sie inzwischen dennoch die am häufigsten verwendete und bildete deshalb die Grundlage für die vorliegende Untersuchung. Die in der vorliegenden Arbeit für die Analyse der diencephalen Cytoarchitektur bei *Astyanax mexicanus* vollständig verwendete Nomenklatur ist Abschnitt 2.2.2.6 zu entnehmen.

In den letzten Jahren wurden von einigen Autoren erweiternde hodologische Untersuchungen durchgeführt, um diencephale und andere Kerngebiete zusätzlich zu ihren cytoarchitektonischen Merkmalen durch ihre Faserverbindungen kennzeichnen zu können (Finger 1978, Finger und Karten 1978, Luiten 1981, Northcutt 1982, Wullimann 1985, Northcutt und Wullimann 1988, Wullimann und Northcutt 1988, Striedter und Northcutt 1989, Wullimann und Northcutt 1989, Wullimann und Meyer 1990, Wullimann und Northcutt 1990, Wullimann et al. 1991b, Striedter 1992, Yoshimoto und Ito 1993, Rink und Wullimann 1998). Diese funktionellen Verbindungen sind Charakteristika, mit deren Hilfe die Identifizierung homologer Zellgruppen im Nervensystem verschiedener Fische ermöglicht wird. In der vorliegenden Arbeit wurden durch Dil-Applikationen in das caudale Cerebellum, den Lobus inferior des Hypothalamus und den Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis bei *Astyanax mexicanus* ebenfalls einige diencephale Kerngebiete zusätzlich zu ihren cytoarchitektonischen Charakteristika identifiziert (s. Abschnitt 3.4). Diese Ergebnisse werden im folgenden ebenfalls in den Vergleich homologer Kerngebiete bei Actinopterygiern miteinfließen (s. u.). Die übrigen markierten nicht-diencephalen Faserverbindungen entsprachen größtenteils denen, die auch bei anderen Teleostern beobachtet wurden und werden, da sie keine Bedeutung für die vorliegende Arbeit haben, im folgenden nicht diskutiert.

Da das Diencephalon von Characiden bisher weder bezüglich seiner nucleären Organisation noch seiner prätektalen Faserverbindungen detailliert analysiert wurde, stellen die vorgenommenen cytoarchitektonischen (s. Abschnitt 3.3) und hodologischen (s. Abschnitt 3.4) Untersuchungen die Voraussetzung für die nachfolgende präzise Zuordnung retinaler Zielgebiete (s. Abschnitt 3.5) dar.

In Anbetracht der Vielzahl der Arten innerhalb der Actinopterygier ist die Anzahl der Untersuchungen sehr spärlich. Dennoch können anhand weniger Beispiele vorsichtig Vergleiche angestellt und Hypothesen formuliert werden. Auf dieser Basis sollen die Ergebnisse der durchgeführten histologischen Untersuchungen diencephaler Kerngebiete bei *Astyanax mexicanus* im folgenden mit den verfügbaren Daten, die durch Untersuchungen vor allem an anderen Ostariophysi und Teleostei gewonnen wurden, verglichen und diskutiert werden. Durch Außengruppenvergleiche können anschließend die Charakteristika identifiziert werden, die plesiomorph (ursprünglich)

und apomorph (abgeleitet) zu sein scheinen (Wiley 1981). Als konservative Gehirnregion werden die Gebiete bezeichnet, die homologe Kerngebiete in allen untersuchten Arten aufweisen und als variable Gehirnregionen solche, die starke morphologische Unterschiede zeigen.

Daß eine phylogenetische Analyse anhand von Literaturdaten sehr unpräzise und unvollständig ist, ist selbstverständlich und wird an dieser Stelle betont.

Obwohl der äußere Gehirnaufbau der Phänotypen des *Astyanax mexicanus* in der vorliegenden Untersuchung individuelle Unterschiede bzgl. der Gehirnproportionen zueinander zeigte (Abb. 3.2), konnten diese Variationen auf nucleärer Ebene nicht beobachtet werden. Auch die großen phänotypischen Variationen der Höhlenform fanden in der cytoarchitektonischen Analyse keine Korrelation. Unterschiede zwischen weiblichen und männlichen Tieren wurden ebenfalls nicht beobachtet.

Die Ergebnisse der cytoarchitektonischen (s. Abschnitt 3.3) und hodologischen (s. Abschnitt 3.4) Untersuchungen des Diencephalon der Flußform wurden mit den bei der Höhlenform erzielten Ergebnissen verglichen und zeigten eine geringere Anzahl an Perikaryen im Höhlentier, das Fehlen des parvocellulären superfiziellen Prätectum im Höhlensalmler sowie morphologische Varianzen im Nucleus anterior thalami. Aufgrund der wenigen cytoarchitektonischen Unterschiede zwischen beiden Phänotypen des *Astyanax mexicanus* bezieht sich der folgende Vergleich der analysierten Kerngebiete mit homologen Zellgruppen in den bisher untersuchten Actinopterygiern auf beide Salmlerformen und nur auftretende Abweichungen werden hervorgehoben.

### **Präoptische Region**

Die Kerngebiete der präoptischen Region in *Astyanax mexicanus* sind grundsätzlich mit denen, die in anderen Teleosteen (s. o.) beschrieben wurden, vergleichbar. Dies trifft besonders für den ventralen Bereich der präoptischen Region, den Nucleus praeopticus parvocellularis anterior und posterior sowie den Nucleus suprachiasmaticus, zu, der in keiner der durchgeführten Untersuchungen signifikante Variationen aufwies. Somit kann der ventrale Bereich der präoptischen Region als sehr konservativ angesehen werden.

Daß der Nucleus suprachiasmaticus bei der Fluß- und Höhlenform des *Astyanax mexicanus* morphologisch gleich gestaltet ist ist deshalb bemerkenswert, weil dieses Kerngebiet in allen bisher untersuchten Vertebraten retinalen Eingang erhält und darüber vermutlich an der Bildung und Kontrolle der circadianen Rhythmik beteiligt ist. Da das optische System der normalerweise ständig im Dunkeln lebenden Höhlentiere bereits grobmorphologisch deutlich erkennbar stark reduziert ist (Abb.3.3-3.4), können periodische Veränderungen des Lichtes nicht als Zeitgeber für



die biologische Uhr dienen. Zusätzlich konnte gezeigt werden (Günzler 1964, Thines et al. 1965, Lamprecht und Weber 1975, Schatz et al. 1977), daß die endogene Rhythmik von Höhlenbewohnern oft verloren geht oder nicht nachweisbar ist. Dieser möglicherweise auch in der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* vorhandene Funktionsverlust scheint sich aber nicht in einer Größenänderung des Nucleus suprachiasmaticus auszudrücken. Striedter (1990a, b) vermutete, daß die relativ konservativen Gehirnregionen, wie z. B. der Nucleus suprachiasmaticus, über eine höhere Anzahl an efferenten und afferenten Verbindungen verfügen könnten als die variablen Regionen. Der Verlust einiger dieser Verbindungen würde durch die Vielzahl weiterer Verbindungen dennoch ein Beibehalten der betreffenden Zellgruppen erlauben.

Der größtenteils in der dorsalen präoptischen Region liegende Nucleus praeopticus magnocellularis hingegen zeigt innerhalb der untersuchten Spezies einige Unterschiede. In *Polypterus palmas* (Braford und Northcutt 1983), *Lepisosteus osseus* (Braford und Northcutt 1983, Northcutt und Butler 1993) und *Pantodon buchholzi* (Butler und Saidel 1991) scheint er relativ klein zu sein und in den beiden letztgenannten Spezies wurden zusätzlich keine magnocellulären Zellen beobachtet. Große Neurone innerhalb dieses Kerngebietes wurden aber für *Amia calva* (Butler und Northcutt 1992), *Clupea harengus* (Butler und Northcutt 1993) und einige Euteleosteer (Braford und Northcutt 1983, Fernald und Shelton 1985, Striedter 1990a) beschrieben. Von dieser Verteilung ausgehend kann nicht bestimmt werden, ob große Zellen im Nucleus praeopticus magnocellularis ursprünglich für Strahlenflosser sind und in Ginglymodi und Osteoglossomorpha verloren gingen oder magnocelluläre Neurone nur in Halecomorphi und Teleostei, mit Ausnahme der Osteoglossomorpha, entstanden. Zusätzlich läßt der Nucleus praeopticus magnocellularis bei den meisten untersuchten Fischen einen ventralen parvocellulären Bereich erkennen und bei den Cypriniden *Carassius auratus* (Braford und Northcutt 1983) und *Danio rerio* (Wullimann et al. 1996) weiterhin einen dorsalen gigantocellulären. Diese Unterteilung des Nucleus praeopticus magnocellularis wurde weder bei *Ictalurus punctatus* (Striedter 1990a) noch bei *Astyanax mexicanus* (vorliegende Untersuchung) beobachtet. In diesen beiden eng verwandten Gruppen ist das Kerngebiet kleiner als in der nächsten Außengruppe, den Cypriniden, und weist lediglich relativ einheitlich mittelgroße Perikaryen auf. Dies könnte auf eine sekundäre morphologische Vereinfachung dieses Kerngebietes hindeuten. Andererseits weisen einige Autoren (Striedter 1990a und b, Butler und Northcutt 1993) aufgrund von Untersuchungen über endokrine Funktionen des Hypothalamus (Peter und Fryer 1983) und über saisonale Größenänderungen des Nucleus praeopticus magnocellularis (Gómez-Segade 1986) auf einen möglichen

eher alters- oder reifeabhängigen als einen speziesabhängigen Größenunterschied hin.

### **Epithalamus**

Außer dem Nucleus suprachiasmaticus ist in allen Vertebraten das Pinealorgan des Epithalamus an der Bildung und Kontrolle der circadianen Rhythmik beteiligt. Bei Fischen ist das Pinealorgan selber lichtrezeptiv und leitet dieses Signal hormonell weiter (Collin et al. 1986). Obwohl die Höhlenform des *Astyanax mexicanus* normalerweise ständig im Dunkeln lebt, wurde in der vorliegenden Arbeit keine Reduktion des Pinealorgans im Vergleich mit dem der Flußform beobachtet. Auch bei den Höhlenfischen *Typhlogarra widdowsoni* (Marshall und Thines 1958) und *Rhamdia laticauda* (Langecker und Wilkens 1992) wurde keine signifikante Reduktion der Größe des Pinealorgans festgestellt, während es bei den höhlenbewohnenden Katzenwelsen *Trogloglanis pattersoni* und *Satan eurystomus* im Vergleich zum oberirdisch lebenden *Ictalurus punctatus* verkürzt und das Endvesikel extrem reduziert ist oder ganz fehlt (Langecker und Longley 1993). Ein ähnlicher Grad der Reduktion des Pinealorgans wurde für den höhlenbewohnenden Amblyopsiden *Typhlichthyes subterraneus* berichtet (McNulty 1978). Somit kommen die bisherigen Studien über eine Größenänderung des Pinealorgans bei Höhlenfischen zu unterschiedlichen Ergebnissen. Omura (1975) und Herwig (1976) beschrieben aber aufgrund elektronenmikroskopischer Untersuchungen eine alters- und lichtabhängige Regression der lichtsensitiven Außensegmente im Pinealorgan der Höhlenform des *Astyanax mexicanus*. Durch eine Untersuchung des Pinealorgans der noch in den Höhlen lebenden Formen des *Astyanax mexicanus* könnte zumindest geklärt werden, ob die Größe des Pinealorgans der untersuchten Höhlensalmler den natürlichen Gegebenheiten entspricht oder mit der jahrzehntelangen Nachzucht im Hellen oder anderen Faktoren im Zusammenhang stehen könnte.

Die Habenulae des Epithalamus ist ein sehr konservativer Gehirnbereich und variiert nur in ihrer Symmetrie innerhalb der untersuchten Arten. Bei *Astyanax mexicanus* ist sie, wie in anderen Ostariophysi (Braford und Northcutt 1983, Striedter 1990a) und dem Osteoglossomorpha *Pantodon buchholzi* (Butler und Northcutt 1993), symmetrisch entwickelt, während sie in *Polypterus palmas* (Braford und Northcutt 1983), *Lepisosteus osseus* (Braford und Northcutt 1983, Northcutt und Butler 1993) und *Amia calva* (Butler und Northcutt 1993) eine Asymmetrie in ihrer Größe aufweist. Da sich aber auch innerhalb der Teleosteer bei einigen Spezies asymmetrische Habenulae entwickelten (Ariens-Kappers et al. 1967), einschließlich des Percomomorpha *Haplochromis burtoni* (Fernald und Shelton 1985), kann bisher nur

vermutet werden, daß die asymmetrische Entwicklung der Habenulae ein plesiomorphes Merkmal für Strahlenflosser darstellt.

### **Ventraler Thalamus**

Der ventrale Thalamus besteht aus dem Nucleus ventrolateralis, mit seinen verteilt liegenden Zellen lateral des Nucleus ventromedialis, und dem Nucleus intermedius, mit eng aneinander liegenden kleinen Zellen in einem runden Bereich, die in allen untersuchten Strahlenflossern sehr ähnlich strukturiert sind, sowie dem Nucleus ventromedialis, der einige Variationen in den verschiedenen Arten zeigt. Die cytoarchitektonischen Unterschiede drücken sich in einer Unterteilung dieses Kerngebietes in einen rostralen und einen caudalen Bereich aus, der in der vorliegenden Untersuchung bei *Astyanax mexicanus* nicht beobachtet wurde und dessen Verteilung innerhalb der Strahlenflosser keine Beurteilung des ursprünglichen Zustandes erlaubt (Butler und Northcutt 1993). Durch Dil-Applikation in das caudale Cerebellum bei *Astyanax mexicanus* konnten, wie auch bei anderen Strahlenflossern (Braford 1971, Braford und Northcutt 1983, Ito et al. 1986, Wullimann und Northcutt 1988), cerebelläre Efferenzen im Nucleus ventromedialis und Nucleus ventrolateralis beobachtet werden (s. Abschnitt 3.4.1), die die Homologie der verglichenen Kerngebiete bestätigen.

### **Dorsaler Thalamus**

Im dorsalen Thalamus weist vor allem der Nucleus anterior morphologische Variationen innerhalb der Actinopterygii auf. In *Polypterus palmas* (Braford und Northcutt 1983), *Lepisosteus osseus* (Braford und Northcutt 1983, Northcutt und Butler 1993), *Amia calva* (Butler und Northcutt 1992) und *Carassius auratus* (Braford und Northcutt 1983) besteht dieses Kerngebiet aus ein bis zwei medialen Zellschichten sowie einer dickeren, lateral angrenzenden Zellanhäufung. In *Pantodon buchholzi* (Butler und Saidel 1991) hingegen besteht der Nucleus anterior aus kleinen, einzelligen runden Schichten, die Neuropil beinhalten. In den anderen untersuchten Teleosteen (Butler und Northcutt 1993, Striedter 1990a, Maler et al. 1991, Fernald und Shelton 1985) einschließlich *Astyanax mexicanus* (vorliegende Arbeit), wird der Nucleus anterior aus einer großen, dünnen ein- oder mehrzelligen Schicht geformt, die kreisrund ist (Höhlenform) oder ein umgekehrtes „U“ bildet (Flußform) und ein großes zentrales Neuropil mit wenigen oder keinen Zellen umgibt. Zusätzlich sind im caudalen Bereich des Nucleus anterior bei *Clupea harengus* (Butler und Northcutt 1993), *Carassius auratus* (Braford und Northcutt 1983) und *Haplochromis burtoni* (Fernald und Shelton 1985) kleine runde Zellschichten erkennbar, die ebenso kleine Neuropilbereiche umgeben.

Die Verteilung dieser cytoarchitektonischen Charakteristica weist darauf hin, daß der Aufbau des Nucleus anterior, wie er in den untersuchten Arten der Cladistia, Ginglymodi und Halecomorphi beobachtet wurde, den für Actinopterygii ursprünglichen Zustand darstellt, während der große runde bzw. „U“-förmige Nucleus anterior sowie die vielen kleinen runden Schichten im caudalen Nucleus anterior vermutlich apomorphe Merkmale sind. Die morphologische Variation des Nucleus anterior in *Pantodon buchholzi* (Butler und Saidel 1991) könnte den plesiomorphen Zustand dieses Nucleus für die Nicht-Osteoglossomorpha-Teleostee wiedergeben. Damit wäre die große runde bzw. „U“-förmige Struktur dieses Kerngebietes ein abgeleitetes Merkmal der Clupeomorpha und meisten Euteleostee. Dennoch sind weitere cytoarchitektonische Untersuchungen an Spezies der Osteoglossomorpha und Elopomorpha zur eindeutigen Bestimmung des ursprünglichen Zustandes notwendig.

In der vorliegenden Untersuchung konnte gezeigt werden, daß der Nucleus anterior der Höhlenform im Gegensatz zur Flußform morphologisch verändert (s. a. o.) und vergrößert ist (Abb. 3.14 und 3.26). Bei Siluriden (Striedter 1990b) und Gymnotoiden (Keller et al. 1990), den am weitesten abgeleiteten Ostariophysi, erhält dieses Kerngebiet wahrscheinlich höher verschaltete auditorische Informationen. Die auditorische Leistungsfähigkeit der Fluß- und Höhlenform unterscheidet sich jedoch nicht signifikant (Popper 1970). Über die funktionellen Verbindungen dieses Kerngebietes bei *Astyanax mexicanus* ist bisher nichts bekannt, könnten aber mit kompensatorischen Funktionen zum fehlenden optischen Orientierungssinn in Zusammenhang stehen.

Die cytoarchitektonische Analyse der übrigen Kerngebiete des dorsalen Thalamus bei *Astyanax mexicanus* zeigt eine große Übereinstimmung mit den an anderen Strahlenflossern erhobenen Befunden und deutet auf keine auffälligen Unterschiede hin. Besonders die von dorsomedial nach ventrolateral verlaufende Zellsäule des Nucleus centralis posterior, die in der vorliegenden Untersuchung auch bei beiden Phänotypen des *Astyanax mexicanus* beobachtet wurde (Abb. 3.16 und 3.27), scheint ein ursprüngliches Merkmal der Actinopterygier zu sein (Butler und Northcutt 1993).

### **Prätectum**

Das Prätectum ist bezüglich der Anzahl und Verschaltung seiner Kerngebiete eine der variabelsten Regionen des Strahlenflossergehirns (Northcutt und Wullimann 1988, Wullimann und Meyer 1990, Butler et al. 1991, Wullimann et al. 1991b).

Bei *Astyanax mexicanus* konnten in der vorliegenden Untersuchung im superfiziellen Prätectum die größten cytoarchitektonischen Unterschiede beider Phänotypen im gesamten Gehirn gezeigt werden, indem der Nucleus praetectalis superficialis pars

parvocellularis beim Höhlenfisch nicht existiert (Abb. 3.10, 3.13, 3.23, 3.26). Das Fehlen dieses Kerngebietes wurde auch für den Siluriden *Ictalurus punctatus* Striedter (1990a) sowie weitere Siluriden und Gymnotoiden (Übersicht bei Northcutt und Wullimann 1988) beschrieben, während sowohl die Flußform des *Astyanax mexicanus* sowie alle anderen untersuchten Strahlenflosser ein parvocelluläres superfizielles Prätectum aufweisen. Die Homologie dieses Nucleus in der Flußform zu dem in anderen Actinopterygiern beschriebenen Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis erfolgte nicht nur anhand der für dieses Kerngebiet sehr charakteristischen cytoarchitektonischen Kriterien (s. u.) sondern zusätzlich durch seine Verbindungen. Wie in anderen Teleostern (Striedter und Northcutt 1989, Wullimann und Northcutt 1989, Wullimann et al. 1991b) erhält der Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis auch in der Flußform des *Astyanax mexicanus* sowohl retinalen als auch tectalen Eingang und projiziert bilateral zum Nucleus praetectalis posterior und ipsilateral zum Nucleus isthmi (s. Abschnitt 3.4.4). Das Fehlen einer Verbindung vom Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis zum Nucleus praetectalis posterior hingegen bei *Carassius auratus* wird als eine sekundäre Vereinfachung interpretiert (Wullimann et al. 1991b). Da nach Striedter (1990a, b) morphologisch variable Gehirnregionen eine geringere Anzahl efferenter und afferenter Verbindungen aufweisen könnten als konservative Bereiche, könnte der fehlende retinale Eingang in das superfizielle Prätectum bei der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* zu einem Verlust dieses Kerngebietes geführt haben (s. a. Abschnitt 4.3).

Zusätzlich ist der Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis in den einzelnen Gruppen der Actinopterygier morphologisch sehr variabel gestaltet. In Nicht-Teleosteer-Strahlenflossern (Braford und Northcutt 1983, Northcutt und Wullimann 1988, Butler und Northcutt 1992, Northcutt und Butler 1993) sowie *Pantodon buchholzi* (Butler und Saidel 1991), *Carassius auratus* (Northcutt und Wullimann 1988) und der Flußform des *Astyanax mexicanus* (vorliegende Untersuchung) besteht der Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis aus einem ovalen neuropilhaltigen Bereich, der von einer Gruppe kleiner Zellen umgeben wird. In *Osteoglossum bicirrhosum* (Wullimann und Meyer 1990), *Clupea harengus* (Butler und Northcutt 1993) und den meisten Euteleostern (Übersicht bei Northcutt und Wullimann 1988, Wullimann und Meyer 1990) hingegen ist sein Neuropil in unterschiedlichem Ausmaß gefaltet. Die einfache, ungefaltete Struktur des Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis gibt somit vermutlich die ursprüngliche morphologische Gestalt dieses Kerngebietes für Strahlenflosser wieder, während die gefaltete Struktur ein abgeleitetes Merkmal darstellt. Für Teleosteer hingegen ist die gefaltete Struktur ein plesiomorphes Merkmal und die einfache Struktur dieses Kerngebietes in *Carassius auratus* und der Flußform des *Astyanax mexicanus* sowie

seine geringe Größe und das Fehlen dieses Kerngebietes in der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* und in *Ictalurus punctatus* weisen auf sekundäre Reduktionen innerhalb der Ostariophysi hin.

Der Nucleus praetectalis superficialis pars magnocellularis zeigt ebenfalls etliche morphologische Variationen. Während er in *Polypterus palmas* (Braford und Northcutt 1983) nicht eindeutig identifiziert werden konnte, liegen seine großen Zellen in *Lepisosteus osseus* (Braford und Northcutt 1983, Northcutt und Butler 1993) und *Amia calva* (Butler und Northcutt 1992) innerhalb eines sichelförmigen Neuropils dem Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis medial an. In *Clupea harengus* und einigen Euteleosteen ist dieses Kerngebiet rund bis oval und ungewöhnlich groß (Northcutt und Braford 1984, Butler et al. 1991). In *Astyanax mexicanus* wurden in der vorliegenden Untersuchung ebenfalls einige größere Zellen im Bereich eines Nucleus praetectalis superficialis pars magnocellularis beobachtet (s. Abschnitt 3.3.1). Da dieser Bereich jedoch sehr klein und diffus erscheint, kann ohne zusätzliche histochemische und hodologische Untersuchung nicht mit Sicherheit von einer Homologie zum Nucleus praetectalis superficialis pars magnocellularis anderer Actinopterygier ausgegangen werden. Morphologische Variationen des Nucleus praetectalis superficialis pars magnocellularis und seine Faserverbindungen wurden ausführlich in Northcutt und Wullimann (1988), Wullimann und Meyer (1990) und Yoshimoto und Ito (1993) beschrieben.

Der charakteristische Nucleus praetectalis posterior kommt in den meisten Teleosteen vor und sein Vorhandensein ist somit wahrscheinlich plesiomorph für diese Gruppe (Wullimann und Meyer 1990, Butler et al. 1991). Er ist vermutlich dem Nucleus praetectalis superficialis pars intermedius und Nucleus glomerulosus der Percomorpha homolog (Wullimann und Northcutt 1989, Butler et al. 1991). Die Homologie dieses Kerngebietes in *Astyanax mexicanus* zu dem in anderen Teleosteen beschriebenen Nucleus praetectalis posterior wurde in der vorliegenden Untersuchung, außer anhand cytoarchitektonischer Charakteristika (s. Abschnitt 3.3.1), durch die Darstellung seiner Faserverbindungen zusätzlich nachgewiesen (s. Abschnitt 3.4.2). Wie bei anderen Teleosteen (Striedter und Northcutt 1989, Wullimann und Northcutt 1990, Wullimann et al. 1991b, Striedter 1992, Rink und Wullimann 1998), außer *Carassius auratus* (Northcutt und Braford 1984) mit seinem sekundär vereinfachten Prätectum (Wullimann et al. 1991a), erhält der Nucleus praetectalis posterior bei *Astyanax mexicanus* Informationen aus dem Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis und sendet Efferenzen zum Lobus inferior hypothalami. Die Größe des Nucleus praetectalis posterior variiert stark innerhalb der Actinopterygier. In *Lepisosteus osseus* (Northcutt und Butler 1993) und *Amia calva* (Butler und Northcutt 1992), den beiden Außengruppen der Teleosteer, ist dieses Kerngebiet relativ klein, ebenso in Elopomorpha und einigen

Clupeomorpha (in Wullimann und Meyer 1990). In verschiedenen Ostariophysi ist der Nucleus praetectalis posterior ebenfalls klein oder fehlt sogar (Northcutt und Wullimann 1988, Wullimann und Meyer 1990, Striedter 1990a). In *Osteoglossum bicirrhosum* (Wullimann und Meyer 1990), *Clupea harengus* und einigen anderen Teleostern (in Wullimann und Meyer 1990, Butler et al. 1991), einschließlich den Characiden *Colossoma bidens* (Striedter 1992) und *Astyanax mexicanus* (vorliegende Untersuchung) ist dieses Kerngebiet groß. Ob die Größe des Nucleus praetectalis posterior ein abgeleitetes Merkmal ist, werden zukünftige Untersuchungen von Arten innerhalb der Außengruppen der Teleosteer zeigen.

Der Nucleus praetectalis accessorius wurde erstmals von Wullimann und Meyer (1990) beschrieben und bisher in *Osteoglossum bicirrhosum* (Wullimann und Meyer 1990), *Pantodon buchholzi* (Butler und Saidel 1991), *Clupea harengus* (Butler und Northcutt 1993), *Carassius auratus* (Wullimann und Meyer 1990), *Danio rerio* (Wullimann et al. 1996) und *Hemichromis lifalili* (Wullimann und Meyer 1990) beobachtet. In *Astyanax mexicanus* ist ebenfalls ein Bereich sichtbar, der dem Nucleus praetectalis accessorius entsprechen könnte (s. Abschnitt 3.3.1). Da diese Region jedoch schlecht abgrenzbar und diffus ist, kann ohne zusätzliche histochemische und hodologische Untersuchung nicht mit Sicherheit von einer Homologie zu dem entsprechenden Kerngebiet in anderen Actinopterygiern ausgegangen werden. Außengruppenvergleiche stehen noch aus.

Der Nucleus praetectalis centralis wurde in allen untersuchten Actinopterygiern beschrieben und scheint somit sehr konservativ zu sein. Kennzeichnend scheint auch seine schlechte Abgrenzbarkeit gegenüber umliegenden Perikaryen, vor allem in seinem caudalen Anteil, zu sein (Northcutt und Butler 1991). Die Homologie dieses Kerngebietes in *Astyanax mexicanus* zu dem in anderen Strahlenflossern beschriebenen Nucleus praetectalis centralis konnte in der vorliegenden Arbeit (s. Abschnitt 3.4.1) durch seine cerebellären Verbindungen (Finger 1978, Finger und Karten 1978, Luiten 1981, Wullimann 1985, Northcutt und Wullimann 1988, Wullimann und Northcutt 1988) nachgewiesen werden.

Der Nucleus opticus accessorius dorsalis wurde u. a. bei *Lepisosteus osseus* (Braford und Northcutt 1983, Northcutt und Butler 1993), *Amia calva* (Butler und Northcutt 1992), *Pantodon buchholzi* (Butler und Saidel 1991), *Clupea harengus* (Butler und Northcutt 1993), *Carassius auratus* (Braford und Northcutt 1983), *Danio rerio* (Wullimann et al. 1996), *Astyanax mexicanus* (vorliegende Untersuchung), *Ictalurus punctatus* (Striedter 1990a), *Lepomis cyanellus* (Northcutt und Butler 1991) und *Haplochromis burtoni* (Fernald und Shelton 1985) beschrieben. Somit scheint die Existenz dieses Kerngebietes zumindest für Ginglymodi, Halecomorpha und Teleosteer ein plesiomorphes Merkmal zu sein. Die Homologie dieses Nucleus in

*Astyanax mexicanus* zu dem in anderen Actinopterygiern beschriebenen Nucleus opticus accessorius dorsalis konnte durch seine Kleinhirnverbindungen (s. Abschnitt 3.4.1), wie auch in anderen Teleostern (Finger und Karten 1978, Northcutt 1982, Wullimann und Northcutt 1988), gezeigt werden. Durch die vorgenommene cerebelläre Markierung konnte die enorme caudale Ausdehnung des Nucleus opticus accessorius dorsalis bei beiden Phänotypen des *Astyanax mexicanus* gezeigt werden. Auch bei *Ictalurus punctatus* (Striedter 1990a) erreicht dieses Kerngebiet caudalwärts sehr große Ausmaße. Somit könnte die Vergrößerung des Nucleus opticus accessorius dorsalis für diese beiden eng verwandten Gruppen ein apomorphes Merkmal sein. Für eine eindeutige Beurteilung liegen jedoch noch zu wenige Daten vor.

Der Nucleus opticus accessorius ventralis ist in Nicht-Euteleosteer-Strahlenflossern und vielen Ostariophysi extrem klein und zellarm (Repérant et al. 1976, Prasada Rao und Sharma 1982, Lázár et al. 1987, Butler und Northcutt 1993). In wenigen sich stark visuell orientierenden Percomorpha (Übersicht bei Northcutt und Wullimann 1988) und im Cypriniden *Danio rerio* (Wullimann et al. 1996) wurde ein gut entwickelter Nucleus opticus accessorius ventralis beobachtet. Ebenso wie in *Carassius auratus* (Wullimann und Northcutt 1988) und anderen Actinopterygiern (Northcutt 1982, Wullimann und Northcutt 1988) konnte der sehr kleine Nucleus opticus accessorius ventralis in der vorliegenden Arbeit auch in *Astyanax mexicanus* durch Dil-Applikation in das caudale Corpus cerebelli dargestellt werden (Abb. 3.34 und 3.35F).

Einige Autoren vermuteten, daß die Größe dieses Kerngebietes mit der Lebensweise der Fische korreliert ist, indem es bei Friedfischen im Vergleich zu Raubfischen relativ schwach entwickelt ist (Repérant et al. 1976, Bazer und Ebbesson 1987, Collin 1989, Northcutt und Butler 1991). Dies trifft für den Raubfisch *Astyanax mexicanus* (Flußform) jedoch nicht zu. Größenunterschiede in diesem Nucleus zwischen der Fluß- und Höhlenform wurden ebenfalls nicht beobachtet.

Anhand von Außengruppenvergleichen vermuteten Wullimann und Northcutt (1988), daß ein corpopetaler Nucleus opticus accessorius ventralis ein plesiomorphes Merkmal für Knorpel- und Knochenfische sein könnte, das bei Tetrapoden verlorenging.

In *Astyanax mexicanus* ist der Nucleus corticalis in beiden Phänotypen deutlich an seinen großen hellen Perikaryen erkennbar, die an der ventromedialen Basis des Tectum mesencephali lokalisiert sind. Da seine Dendriten weit bis in die mittleren Schichten des mesencephalen Tectum reichen und seine Neurone in allen untersuchten Teleostern zum Nucleus praetectalis posterior bzw. in Acanthopterygiern zum Nucleus glomerulosus projizieren (Northcutt und Wullimann



1988), sollte dieses Kerngebiet durch Dil-Applikationen in das Tectum mesencephali und den Nucleus praetectalis posterior zusätzlich charakterisiert werden (s. Abschnitt 3.4.3). Durch diese Untersuchungen konnten in der vorliegenden Arbeit die Corticalisneurone jedoch nicht dargestellt werden. Da durch die Applikationsorte zusätzlich die massiven auf- und absteigenden retinalen und tectalen Faserbündel mitmarkiert wurden wird vermutet, daß die Perikaryen des Nucleus corticalis retrograd markiert waren, diese Markierung aber durch die ebenfalls mitangefärbten Fasern überlagert wurde.

In *Lepisosteus osseus* (Braford und Northcutt 1983, Northcutt und Butler 1993), den Cypriniden *Carassius auratus* (Braford und Northcutt 1983) und *Danio rerio* (Wullimann et al. 1996) sowie dem Siluriden *Ictalurus punctatus* (Striedter 1990a) fehlt ein Nucleus corticalis. In *Amia calva* (Butler und Northcutt 1992) und Elopomorpha (Butler et al. 1991) konnte dieses Kerngebiet nicht eindeutig identifiziert werden. In *Osteoglossum bicirrhosum* (Wullimann und Northcutt 1989), *Pantodon buchholzi* (Butler und Saidel 1991), *Clupea harengus* (Butler und Northcutt 1993), *Esox niger* (Bazar und Ebbesson 1987) und vielen anderen Teleosteen (Wullimann und Meyer 1990, Butler et al. 1991) einschließlich den Characiden *Sarrasalmus niger* (Ebbesson und Ito 1980) und *Astyanax mexicanus* (vorliegende Arbeit) ist er jedoch vorhanden. Der Nucleus corticalis existiert in den meisten Teleosteen und sein Vorhandensein ist somit wahrscheinlich plesiomorph für diese Gruppe (Butler et al. 1991). Sein Fehlen oder seine Reduktion in Elopomorpha und einigen Ostariophysy würde folglich ein apomorphes Merkmal darstellen.

### **Synencephalon**

Der Nucleus fasciculi longitudinalis medialis und der Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis sind innerhalb der Strahlenflosser relativ konservativ (Übersicht bei Northcutt und Wullimann 1988). Dagegen ist der Nucleus praetectalis periventricularis pars ventralis in *Polypterus palmas* (Braford und Northcutt 1983), *Lepisosteus osseus* (Braford und Northcutt 1983, Northcutt und Butler 1993), *Amia calva* (Butler und Northcutt 1992) und *Pantodon buchholzi* (Butler und Saidel 1991) ausgedehnter als in *Clupea harengus* (Butler und Northcutt 1993) und Euteleosteen (Braford und Northcutt 1983, Striedter 1990a, Fernald und Shelton 1985), einschließlich *Astyanax mexicanus* (vorliegende Arbeit). Der Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis konnte in beiden Salmierformen, außer durch seine cytoarchitektonischen Merkmale (s. Abschnitt 3.3.1), durch seine cerebellären Verbindungen (s. Abschnitt 3.4.1), wie auch in anderen Teleosteen (Wullimann und Northcutt 1988), charakterisiert werden.

Ein dorsal des Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis lokalisierter Nucleus wurde in *Polypterus palmas* (Braford und Northcutt 1983) als Nucleus

supracommissuralis, in *Carassius auratus* (Wullimann und Northcutt 1988), *Danio rerio* (Wullimann et al. 1996), *Astyanax mexicanus* (vorliegende Arbeit), *Ictalurus punctatus* (Striedter 1990a) und *Lepomis cyanellus* (Wullimann und Northcutt 1988) als Nucleus paracommissuralis Ito et al. 1982) und in *Apteronotus leptorhynchus* (Maler et al. 1991) als prätectaler Nucleus A beschrieben, während dieses Kerngebiet in *Clupea harengus* (Butler und Northcutt 1993), *Pantodon buchholzi* (Butler und Saidel 1991), *Amia calva* (Butler und Northcutt 1992) und *Lepisosteus osseus* (Braford und Northcutt 1983, Northcutt und Butler 1993) nicht beobachtet wurde. Ob diese Kerngebiete Homologa darstellen, werden zukünftige Untersuchungen klären müssen. In *Carassius auratus* (Wullimann und Northcutt 1988), *Astyanax mexicanus* (s. Abschnitt 3.4.1), *Ictalurus punctatus* (Striedter 1990b), und *Lepomis cyanellus* (Wullimann und Northcutt 1988) projiziert der Nucleus paracommissuralis ins Cerebellum und scheint somit zumindest in diesen Gruppen homolog zu sein.

Als Besonderheit weist das Synencephalon der Siluriden und Gymnotoiden zusätzlich einen Nucleus electrosensorius auf (Striedter 1990a), der nur in diesen Schwestergruppen identifiziert wurde und somit ein abgeleitetes Merkmal darstellt.

### **Hypothalamus**

Im allgemeinen ist der Hypothalamus aller bisher untersuchten Teleostee ähnlich aufgebaut. Variationen bestehen in der Größe der migrierten Kerngebiete, wie dem Nucleus tuberis anterior, der in Siluriformes und Gymnotoidei besonders ausgeprägt ist und in einigen Arten sogar den Nucleus diffusus verdrängt (Striedter 1990a). In der nächsten Außengruppe, den Characiformes, weist weder der Nucleus tuberis anterior noch eine andere hypothalamische Region, zumindest in *Astyanax mexicanus* (vorliegende Untersuchung), auf eine Besonderheit hin. Die Hypertrophierung des Nucleus tuberis anterior in den beiden oben genannten Gruppen stellt somit wahrscheinlich ein abgeleitetes Merkmal dar. Die vorgenommenen Dil-Applikationen in den caudolateralen Lobus inferior hypothalami bei *Astyanax mexicanus* (s. Abschnitt 3.4.2) zeigten die Faserverbindung dieser Region zum Nucleus praetectalis posterior des Prätectum (Abb. 3.38). Diese Verbindung wurde auch für andere Teleostee dargestellt (Wullimann et al. 1991b, Rink und Wullimann 1998) und könnte somit ein charakteristisches Merkmal dieses Kerngebietes innerhalb der Teleostee sein.

Im Gegensatz zu Teleosteen weist der Hypothalamus der übrigen Actinopterygier weniger migrierte Bereiche auf (Braford und Northcutt 1983).

### Posteriores Tuberculum

In den meisten Strahlenflossern und auch in *Astyanax mexicanus* (vorliegende Arbeit) ist der Nucleus periventricularis tuberculi posterioris durch dorsoventral ausgerichtete Schichten gekennzeichnet. Da dieses Kerngebiet in den meisten untersuchten Arten rostral wesentlich mehr Zellen beinhaltet als caudal, könnten nach Braford und Northcutt (1983) auch zwei separate Nuclei vorliegen. Trotz mangelnder detaillierter Informationen über dieses Kerngebiet sind der Nucleus periventricularis tuberculi posterioris, ebenso wie das Paraventrikularorgan und der Nucleus tuberis posterior allgemein charakteristisch für Actinopterygier und stellen somit vermutlich plesiomorphe Merkmale dar.

Wie auch in anderen Gehirnregionen betreffen die Variationen im posterioren Tuberculum die migrierten Kerngebiete. So ist die präglomeruläre Region in Nicht-Teleosteer-Strahlenflossern wenig differenziert (Braford und Northcutt 1983, Northcutt und Butler 1993), während sie sich in Euteleosteen allgemein in einen lateralen und medialen Bereich unterteilen läßt, die wiederum mehrere Kerngebiete beinhalten (Braford und Northcutt 1983, Striedter 1990a, Wullimann et al. 1996, vorliegende Untersuchung). In *Clupea harengus* (Butler und Northcutt 1993) konnte keine eindeutige Unterteilung der präglomerulären Region in zwei Bereiche beobachtet werden, so daß dieses Merkmal zumindest für Euteleosteer apomorph ist.

### 4.2.3 Prätectale Organisation und Verschaltung

Durch die cytoarchitektonische Analyse (Abschnitt 3.3.1) konnte die Existenz eines sehr großzelligen Nucleus corticalis sowie eines großen Nucleus praetectalis posterior in beiden Phänotypen des *Astyanax mexicanus* dargestellt werden. Zusätzlich wurde der Nucleus praetectalis posterior durch seine Verbindungen zum Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis sowie zum Lobus inferior hypothalami charakterisiert (s. Abschnitt 3.4.2 und 3.4.3). Der Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis zeigt in der Flußform einen morphologisch sehr einfachen, ungefalteten Aufbau (Abb. 3.10 und 3.13) und ist afferent mit dem Tectum mesencephali und dem Nucleus isthmi verbunden (s. Abschnitt 3.4.4), während dieses Kerngebiet in der Höhlenform nicht existiert (s. Abschnitt 3.3.1).

Die dargestellten Kerngebiete und Faserverbindungen bei der Flußform des *Astyanax mexicanus* entsprechen somit grundsätzlich dem „intermediären“ Muster prätectaler Organisation und Verschaltung nach Wullimann und Meyer (1990) und Wullimann et al. (1991a, b) (s. Abschnitt 1.2.3). Eine Ausnahme bildet die ungefaltete Struktur des Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis der

Flußform, die ein Charakteristika des „simplen“ Musters ist (s. Abschnitt 1.2.3). Trotz des Verlustes des parvozellulären superfiziellen Prætectum bei der Höhlenform weisen die Existenz des Nucleus corticalis und der große Nucleus praetectalis posterior ebenfalls auf das „intermediäre“ Organisationsmuster hin.

Während das „intermediäre“ Muster vermutlich ursprünglich für Teleosteer ist, scheint das „simple“ Muster typisch für Cypriniden zu sein (s. Abschnitt 1.2.3). Da, wie Abb. 1.2 zeigt, die Cypriniden die Schwestergruppe der Characiden, Siluriden und Gymnotoiden bilden, stellt das Vorkommen des „intermediären“ Musters bei *Astyanax mexicanus*, als Vertreter der Characiden, ein zusätzliches Indiz für die sekundäre Vereinfachung der prätectalen Organisation bei Cypriniden dar. Zusätzlich spricht die Reduktion (bei vielen Ostariophysi) bzw. der Verlust (bei der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* sowie Vertretern der Siluriden und Gymnotoiden) des Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis als Merkmal des „simplen“ Organisationsmusters für eine sekundäre Entwicklung innerhalb der Ostariophysi, da dieses Kerngebiet in den meisten bisher untersuchten Nicht-Ostariophysi-Teleosteern in unterschiedlichem Ausmaß gefaltet ist.

### 4.3 Retinale Projektionen

Bisher haben sich sehr viele verschiedene Untersuchungen mit der Beschreibung der primären visuellen Projektionen in mehr als 60 Actinopterygiern beschäftigt (Übersicht bei Northcutt und Wullimann 1988 und Medina et al. 1993). Es ist jedoch nicht einfach, die publizierten Daten zusammenzufügen, da in kaum einer Arbeit eine detaillierte cytoarchitektonische Analyse der beteiligten Zellgruppen vorgenommen und außerdem eine Vielzahl von Nomenklaturen verwendet wurde. Eine Zusammenstellung der verschiedenen in der Literatur verwendeten Nomenklaturen für diencephale Nuclei ist bei Northcutt und Wullimann (1988), Wullimann et al. (1991b) und Medina et al. (1993) zu finden.

Um mit anderen Untersuchungen vergleichbare Daten zu erhalten, erfolgte die Untersuchung der Projektionen des Nervus opticus der Fluß- und Höhlenform des *Astyanax mexicanus* auf der Basis vorangegangener cytoarchitektonischer und hodologischer Untersuchungen.

Im Allgemeinen entsprechen die Ergebnisse der Sehnervmarkierung bei *Astyanax mexicanus* den Befunden, die bei anderen Teleosteern erhoben wurden (s. Abschnitt 1.2.2). Dies gilt grundsätzlich auch für die Höhlenform, dessen Augen (einschließlich Retina) (Abb. 3.1), Sehnerven und mesencephale Tecta (Abb. 3.4) bereits makroskopisch sichtbar stark reduziert sind. Den Ergebnissen zufolge scheinen sich

die Reduktionen aber im Wesentlichen in der Stärke des Nervus opticus, seiner Verlängerung im Gehirn (optischer Trakt), sowie der Stärke und dem Ausmaß der folgenden Terminationen widerzuspiegeln und weniger in den Zielgebieten dieser Projektionen selber. Auch Wicht und Northcutt (1990) fanden im extrem augenreduzierten *Eptatretus stouti* (Myxinoidea) keine signifikante Änderung der retinalen Faserverläufe im Vergleich zu anderen Fischen. Ähnliche, wenn auch reduzierte visuelle Projektionen stellten auch Voneida und Sligar (1976) bei der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* im Vergleich zur Flußform fest. Während in ihren Untersuchungen sowohl die Fluß- als auch die Höhlenform contralaterale retinofugale Fasern zeigte, wies lediglich die Flußform zusätzlich auch ipsilaterale Projektionen auf. Im Gegensatz zu ihren mit degenerativen und autoradiographischen Methoden erzielten Ergebnissen konnten in dieser Arbeit erstmals auch ipsilaterale Projektionen in der Höhlenform gezeigt werden. Auffallend war jedoch die geringe Reproduzierbarkeit der ipsilateralen Projektionen bei der Höhlenform. Während die Anfärbbarkeit der contralateralen retinalen Projektionen bei der Höhlenform, wie auch die der übrigen Markierungsversuche, zu ca. 90% wiederholbar war, zeigten 45% der untersuchten Höhlentiere bis zu einem Drittel der Stärke der contralateralen Projektionen auf der ipsilateralen Gehirnseite, 25% der Tiere zeigten mehrere ipsilateral gefärbte Fasern (ähnlich dem Anteil der ipsilateral markierten Fasern bei der Flußform), 20% nur einzelne und zwei Tiere gar keine ipsilateralen Fasern. Da somit 90% der untersuchten Höhlensalmler ipsilaterale Projektionen aufwiesen wird vermutet, daß zwischen der vorliegenden Arbeit und den von Voneida und Sligar durchgeführten Untersuchungen vor allem methodische Unterschiede bestehen. Die höhere Empfindlichkeit von Dil gegenüber älteren Methoden wurde bereits mehrfach hervorgehoben (Honig und Hume 1986, Godement et al. 1987, Honig und Hume 1989, Bartheld et al. 1990, Striedter 1990b, Wullimann et al. 1991b, Fritsch und Wilm 1992, Holmquist et al. 1992). Zusätzlich könnten Voneida und Sligar Tiere eines anderen Züchtungsstammes verwendet haben, die sich genetisch und damit eventuell auch morphologisch von den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Tieren stark unterscheiden könnten (auf Inzuchtprobleme wurde bereits in Abschnitt 4.1 und 4.2.1 eingegangen). Eine dritte Möglichkeit die starken Schwankungen im Vorhandensein und Ausmaß der ipsilateralen retinalen Projektionen beim Höhlensalmler zu erklären besteht darin, daß die von Voneida und Sligar sowie in der vorliegenden Arbeit untersuchte Höhlenfischpopulation wie in Abschnitt 1.3.1 dargestellt, keine eigene Rasse sondern eine Kreuzung zwischen dem Fluß- und dem Höhlenfisch zu sein scheint. Die resultierende Kreuzungsvariabilität spiegelt sich im Ausmaß der Pigmentierung und dem Reduktionsgrad der Augen und optischen Nerven wider (s. Abschnitt 3.1 und 3.2) und könnte ebenfalls für die unterschiedlich stark ausgeprägten ipsilateralen

retinalen Projektionen verantwortlich sein. Eine Untersuchung des stärker abgewandelten Pachon-Höhlenfisches (s. Abschnitt 1.3.1) könnte zu einheitlicheren und reproduzierbareren Ergebnissen führen und somit mögliche evolutive Veränderungen identifizierbarer machen. Die starken ipsilateralen Projektionen, die bei 45% der untersuchten Höhlentiere beobachtet wurden und die Stärke der bei der Flußform beobachteten ipsilateralen Projektionen weit übertreffen, könnten mit entwicklungsphysiologischen und/oder degenerativen und anderen Faktoren durch fehlenden optischen Input in Zusammenhang stehen.

Ipsilaterale retinale Projektionen bei Actinopterygiern wurden, bis auf wenige Ausnahmen, erst mit der Anwendung modernerer Tracingmethoden beschrieben. Das Fehlen dieser Projektionen in vielen älteren Studien ist somit auf die geringe Empfindlichkeit der angewendeten Techniken und nicht auf Speziesunterschiede zurückzuführen. Innerhalb der Euteleosteer wurden ipsilaterale retinale Projektionen zu mehreren Kerngebieten bei vielen Ostariophysi und Percomorpha beschrieben. Andere Euteleosteer wie Esociden und Salmoniden hingegen weisen nur wenige ipsilaterale retinale Projektionen auf, während alle Gruppen der Nicht-Teleosteer-Actinopterygier über viele ipsilaterale Zielgebiete retinaler Fasern verfügen (Übersicht bei Northcutt und Wullimann 1988; Northcutt und Butler 1991; Medina et al. 1993). Somit scheint das Vorkommen ipsilateraler retinaler Fasern ein ursprüngliches Merkmal innerhalb der Strahlenflosser zu sein.

Die ipsilateralen retinalen Fasern scheinen das Gehirn auf zwei unterschiedlichen Wegen zu erreichen. In *Astyanax mexicanus* (vorliegende Arbeit) und den meisten bisher untersuchten Strahlenflossern erreicht zumindest ein Teil der ipsilateral projizierenden Fasern ungekreuzt den optischen Trakt. Diese nichtkreuzenden Projektionen könnten den ipsilateralen retinalen Projektionen der Landvertebraten homolog sein und stellen vermutlich ein plesiomorphes Merkmal zumindest für Actinopterygier dar (Northcutt und Butler 1991). In einigen Strahlenflossern erreicht ein weiterer Teil der ipsilateralen retinalen Projektionen erst die contralaterale Gehirnseite um dann über verschiedene Commissuren zurückzukreuzen (Springer und Landreth 1977, Ebbesson und Ito 1980, Springer und Gaffney 1981, Fernald 1982, Springer und Mednick 1985, Wilm und Fritsch 1990, Butler und Saidel 1991, Northcutt und Butler 1991, Medina et al. 1993). Diese Projektionen scheinen nicht mit denen der Landvertebraten vergleichbar zu sein und sind vermutlich für Strahlenflosser apomorph (Northcutt und Butler 1991). Auch in beiden untersuchten Phänotypen des *Astyanax mexicanus* wurden zurückkreuzende retinale Fasern in der Commissura posterior beobachtet. Da diese aber erst nach den längsten Inkubationszeiten zu sehen waren, wurden sie als transneuronale Artefakte interpretiert und nicht in die Ergebnisse mit aufgenommen.

### **Optischer Nerv und optische Trakte**

Der Nervus opticus der Flußform des *Astyanax mexicanus* weist eine gefaltete Struktur auf (Abb. 3.41). Ein gefalteter optischer Nerv wurde auch für die Characiden *Crenuchus spilurus* und *Serrasalmus nattereri* beschrieben, während die bisher untersuchten Arten der eng verwandten Gymnotoiden und Siluriden sowie der Goldfisch einen faszikulären Sehnerv besitzen. Beide Sehnervstrukturen, gefaltet und faszikulär, kommen aber in allen Gruppen der Strahlenflosser vor und geben somit keine Hinweise auf die ursprüngliche Struktur des Nervus opticus in Actinopterygiern. Außengruppenvergleiche mit Neunaugen und Knorpelfischen weisen jedoch darauf hin, daß ein faszikulärer Sehnerv ursprünglich für Vertebraten sein könnte (Übersicht bei Northcutt und Wullimann 1988). Der Sehnerv der Höhlenform hingegen ist soweit reduziert, daß eine Fältelung nicht erkennbar ist (Abb. 3.45). Entsprechend klein ist auch das Chiasma opticum ausgebildet.

Wie die Ergebnisse der Sehnervmarkierung mit Dil zeigen (Abschnitt 3.5), verläuft der Hauptanteil der gefärbten Fasern in beiden Salmlerformen von der Sehnervenkreuzung in die contralaterale Gehirnhälfte und zieht zunächst innerhalb des optischen Trakt caudalwärts, bevor sich dieser in einen axialen, medialen, dorsalen, ventralen und akzessorischen optischen Trakt aufspaltet. Diese Aufteilung des optischen Haupttraktes wurde auch für die meisten bisher untersuchten Actinopterygier beschrieben (Abschnitt 1.2.2). Im Bereich des rostralen superfiziellen Prätectum spaltet sich der optische Haupttrakt bei der Flußform des *Astyanax mexicanus* (Abb. 3.40C-D, 3.41C) und den meisten untersuchten Teleosteen in zwei Äste, die lateral und medial des Nucleus praetectalis posterior verlaufen. Während viele Autoren den lateral verlaufenden Ast als ventralen optischen Trakt und den medial verlaufenden als dorsalen optischen Trakt bezeichnen (Übersicht bei Wullimann und Northcutt 1988), wurden in der vorliegenden Untersuchung bei der Flußform des *Astyanax mexicanus* beide Äste aufgrund ihres gemeinsamen rostralen Ursprungs und dorsocaudalen Verlaufs als dorsaler optischer Trakt bezeichnet. Wie die Fluoreszenzfärbung verdeutlicht ist der ventrale optische Trakt die Fortsetzung des caudalen optischen Traktes und seine Fasern sind durch eine horizontale Ausrichtung gekennzeichnet. Außer dem unterschiedlichen Faserverlauf ist zusätzlich zwischen beiden Trakten eine faserarme Zone erkennbar, die ebenfalls für die vorgenommene Aufteilung des optischen Traktes spricht. Bei der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* hingegen findet keine Aufspaltung im Bereich des superfiziellen Prätectum statt. Dies könnte mit dem Verlust des Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis im Zusammenhang stehen, der vermutlich das Hauptzielgebiet der lateral des Nucleus praetectalis posterior verlaufenden retinalen Fasern ist. Die Zielgebiete des dorsalen und ventralen optischen Traktes liegen, wie

auch bei anderen Strahlenflossern, hauptsächlich im Prætectum und dem Tectum mesencephali (s. u.).

Der mediale optische Trakt spaltet sich bei *Astyanax mexicanus* vom rostroventralen dorsalen optischen Trakt bzw. optischen Haupttrakt medial ab. Anhand der Klüver-Barrera-Färbung konnte dieser Trakt in der vorliegenden Untersuchung bei der Höhlenform, ebenso wie der axiale optische Trakt, nicht dargestellt werden, während beide Trakte durch die Dil-Applikation in den Sehnerven deutlich gefärbt erkennbar sind (Abb. 3.46A). Somit entspricht dieser Befund auch bei der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* den Beobachtungen bei anderen Strahlenflossern (s. Abschnitt 1.2.2). Der axiale optische Trakt projiziert bei *Astyanax mexicanus* und allen untersuchten Strahlenflossern in die präoptische Region, der mediale optische Trakt in den Thalamus, das Synencephalon und das Tectum mesencephali und der akzessorische optische Trakt zum Nucleus opticus accessorius ventralis (s. u.).

### **Präoptische Region**

Das größte retinofugale Zielgebiet der präoptischen Region bei *Astyanax mexicanus* ist, wie bei den meisten Actinopterygiern (Übersicht bei Northcutt und Wullimann 1988), der Nucleus suprachiasmaticus (Abb. 3.41C, 3.45C). Dieses Kerngebiet ist vermutlich auch in Fischen über die optischen Eingänge an der Bildung und Kontrolle der circadianen Rhythmik beteiligt, die aber bei vielen Höhlenbewohnern verloren geht oder nicht nachweisbar ist (Günzler 1964, Thines et al. 1965, Lamprecht und Weber 1975, Schatz et al. 1977). Trotz der Reduktion des optischen Systems bei der Höhlenform und der möglicherweise verlorengegangenen circadianen Rhythmik wurden in beiden untersuchten Phänotypen Terminationsfelder im bilateralen Nucleus suprachiasmaticus beobachtet. Über die Funktionalität der retinalen Fasern in diesem Kerngebiet, ebenso wie in allen anderen Zielgebieten im Höhlenfisch, ist bisher nichts bekannt. Es wurde vermutet (Striedter 1990b), daß die relativ konservativen Gehirnregionen, wie z. B. der Nucleus suprachiasmaticus, über eine höhere Anzahl an efferenten und afferenten Verbindungen verfügen könnten als die variableren Regionen. Der Verlust einiger dieser Verbindungen würde dadurch dennoch ein Beibehalten der betreffenden Zellgruppen erlauben.

Die retinalen Fasern scheinen den Nucleus suprachiasmaticus bei beiden Phänotypen des *Astyanax mexicanus* direkt über den rostroventralen optischen Trakt und zusätzlich über den axialen optischen Trakt zu erreichen (s. Abschnitt 3.5). Im Gegensatz zu den cytoarchitektonischen Befunden konnte der axiale optische Trakt durch Dil-Applikation in den Nervus opticus auch bei der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* deutlich und bilateral dargestellt werden (Abb. 3.46A). Voneida und Sligar (1976) hingegen beschrieben Projektionen über einen axialen optischen



Trakt („Fasciculus medialis nervi optici“) zum Nucleus suprachiasmaticus („Nucleus opticus hypothalamicus“) lediglich in der contralateralen Gehirnhälfte der Flußform, obwohl der contralaterale Nucleus suprachiasmaticus auch im Höhlenfisch ein Terminationsfeld aufwies. Wie bereits oben dargestellt, werden die unterschiedlichen Ergebnisse der vorliegenden Arbeit und der Untersuchungen von Voneida und Sligar vor allem auf die verschiedenen, für die Untersuchung verwendeten Methoden zurückgeführt. Der Characide *Serrasalmus niger* (Ebbesson und Ito 1980) weist ebenfalls bilaterale Terminationsfelder im Nucleus suprachiasmaticus auf und die Autoren betonen, daß sehr schmale Axone, mit der Degenerationstechnik dargestellt, schnell übersehen werden.

Zusätzliche retinale Fasern konnten in der vorliegenden Untersuchung bei beiden Fischformen durch den Nucleus suprachiasmaticus ziehend bis in den Nucleus praeopticus parvocellularis pars posterior verfolgt werden. Dieses Durchqueren des Nucleus suprachiasmaticus von retinalen Fasern beschrieb auch Bockhold (1996) für den Cypriniden *Cyprinus carpio*. Retinale Fasern im Bereich des Nucleus praeopticus parvocellularis pars posterior wurden von Voneida und Sligar (1976) in *Astyanax mexicanus*, vermutlich aufgrund der angewendeten weniger empfindlichen Methode, nicht beobachtet. In vielen Teleostern erhält dieses Kerngebiet jedoch retinale Informationen (Übersicht bei Northcutt und Wullimann 1988). In dem Siluriden *Ictalurus punctatus* (Striedter 1990b) stellt dieser Nucleus sogar das hauptsächliche Zielgebiet retinaler Fasern innerhalb der präoptischen Region dar, während der Nucleus suprachiasmaticus nur wenige optische Projektionen erhält. Im Gegensatz zum Goldfisch (Springer und Gaffney 1981) und Percomorpha (Springer und Mednick 1985, Northcutt und Butler 1991) wurden bei *Cyprinus carpio* (Bockhold 1996) und *Astyanax mexicanus* (vorliegende Untersuchung) keine Terminationen im Nucleus praeopticus magnocellularis beobachtet. Für einen Vergleich dieses Kerngebietes innerhalb der Teleosteer liegen jedoch noch zu wenig Daten vor.

### **Ventraler und dorsaler Thalamus**

Im ventralen und dorsalen Thalamus wurden in beiden Phänotypen des *Astyanax mexicanus* Terminationsgebiete bilateral in den lateralen Bereichen des Nucleus ventromedialis thalami, Nucleus ventrolateralis thalami und Nucleus intermedius thalami und Nucleus anterior thalami bzw. dem jeweils lateral angrenzenden Neuropil beobachtet, wobei die contralaterale Seite eine wesentlich stärkere Färbung aufwies (s. Abschnitt 3.5 und Abb. 3.41, 3.42, 3.46). Diese Terminationsgebiete des medialen optischen Traktes wurden für die contralaterale Gehirnhälfte auch bei den meisten untersuchten Strahlenflossern beobachtet, während die Angaben über korrespondierende ipsilaterale Terminationsgebiete in dieser Region sehr unterschiedlich sind (Übersicht bei Northcutt und Wullimann 1988). Zumindest

scheint der Nucleus anterior des dorsalen Thalamus meist ipsilaterale retinale Projektionen zu empfangen. Auch Voneida und Sligar (1976) beschrieben diese Terminationsgebiete in ihrer Untersuchung bei beiden *Astyanax*-Formen, fanden jedoch, wie bereits oben erwähnt, nur bei der Flußform korrespondierende ipsilaterale Projektionsgebiete.

Eine genaue Zuordnung der retinohthalmischen Projektionsgebiete zu den lateralen Bereichen der periventriculären Nuclei bzw. ihrem lateral angrenzenden Neuropil konnte weder in der vorliegenden Arbeit noch in den meisten anderen Untersuchungen über retinale Projektionen eindeutig vorgenommen werden. Durch Dil-Injektionen in den optischen Nerv bei *Ictalurus punctatus* konnte Striedter (1990b) jedoch Neurone des Nucleus anterior thalami transneuronal markieren und beobachten, daß diese Zellen lange apikale Dendriten in das lateral gelegene retinale Terminationsfeld aussenden.

Die Nuclei ventromedialis und ventrolateralis projizieren ins mesencephale Tectum (Grover und Sharma 1981, Luiten 1981, Fiebig et al. 1983) und erhalten ihrerseits, wie auch in der vorliegenden Untersuchung gezeigt werden konnte (s. Abschnitt 3.4.1), cerebelläre Efferenzen (Braford 1971, Braford und Northcutt 1983, Ito et al. 1986, Wullmann und Northcutt 1988). Der Nucleus anterior des dorsalen Thalamus könnte beim Goldfisch, ähnlich wie bei Tetrapoden, Umschaltstation für höher geschaltete, visuelle Verbindungen ins Telencephalon sein (Echteler und Saidel 1981), während Striedter (1990a) beim Katzenwels keine signifikante telencephale Verbindung dieses Kerngebietes beobachten konnte, aber einen starken auditorischen Eingang feststellte. Die bei den beiden untersuchten Phänotypen des *Astyanax mexicanus* beobachteten cytoarchitektonischen Unterschiede im Nucleus anterior thalami spiegelten sich nicht in den vorhandenen retinalen Projektionen wider. In vielen der vorgenommenen vor allem älteren Untersuchungen wurden die retinohthalmischen Projektionen als zusammenhängendes Terminationsgebiet beschrieben. Dies äußerte sich auch in der verwendeten Nomenclatur, indem alle vier Kerngebiete zusammen häufig als „Nucleus opticus dorsolateralis“ (Medina et al. 1993) oder „Nucleus dorsolateralis thalami“ (Campbell und Ebbesson 1969, Voneida und Sligar 1976) bezeichnet wurden. Insgesamt liegen für die individuellen periventriculären thalamischen Nuclei zuwenig Informationen über retinale und andere zentrale Verbindungen vor, um die einzelnen Gruppen der Teleosteer und Actinopterygier miteinander vergleichen zu können.

### **Synencephalon und Prätectum**

Im Synencephalon weist der Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis in beiden Phänotypen des *Astyanax mexicanus* bilaterale retinofugale Efferenzen auf

(Abb. 3.42C, 3.46C). Diese Befunde stimmen mit den Beobachtungen bei anderen Strahlenflossern überein (s. Abschnitt 1.2.2). Auch Voneida und Sligar beschrieben schon 1976 retinale Projektionen zu diesem Kerngebiet bei beiden *Astyanax*-Typen, bezeichneten es aber als „caudalen Bereich der Area praetectalis“. Außer Faserverbindungen zum mesencephalen Tectum (Luiten 1981) konnten in dieser (Abb. 3.36B, 3.37A) und anderen (Finger 1978, Finger und Karten 1978, Luiten 1981, Wullimann und Northcutt 1985, Wullimann und Northcutt 1988) Untersuchungen auch Verbindungen zum Cerebellum dargestellt werden, was auf eine wichtige Aufgabe dieses Nucleus bei visuomotorischen Funktionen hindeuten könnte. Die Funktion des Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis ist aber noch weitestgehend unbekannt.

Im Prätectum sind in beiden Salmmlerformen retinale Projektionsgebiete bilateral im Nucleus praetectalis centralis vorhanden (Abb. 3.40D-E, 3.42B, 3.44E, 3.46C), der ebenfalls cerebelläre Faserverbindungen aufweist (Abb. 3.34-3.35). Auch in allen anderen Gruppen der Strahlenflosser erhält dieses Kerngebiet retinale Fasern (Übersicht bei Northcutt und Wullimann 1988) und projiziert ins Cerebellum (Finger 1978, Finger und Karten 1978, Luiten 1981, Wullimann und Northcutt 1985, Wullimann und Northcutt 1988).

Ein weiteres prätectales Zielgebiet retinaler Fasern ist der Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis, der in fast allen Teleosteen (s. Abschnitt 1.2.2 und 1.2.3) und der Flußform des *Astyanax mexicanus* (Abb. 3.41C) retinalen Input erhält. In der Höhlenform hingegen existiert dieses Kerngebiet nicht (s. Abschnitt 3.3.1 und 4.2.2). Dennoch beschrieben Voneida und Sligar (1976) in ihrer Untersuchung der retinalen Projektionen bei der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* wenige Fasern, die über den ventralen optischen Trakt („lateraler optischer Trakt“) im Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis („lateralen geniculaten Nucleus“) zu enden scheinen. Ob die Autoren die Ergebnisse in dieser Region mißinterpretierten oder sie genetisch weit von dem hier verwendeten Züchtungsstamm entfernte Tiere untersuchten, läßt sich mangels einer von ihnen durchgeführten cytoarchitektonischen Analyse dieser Region leider nicht rekapitulieren. Das Prätectum des Siluriden *Ictalurus punctatus* (Striedter 1990a) sowie das anderer Siluriden und vermutlich auch Gymnotoiden (Übersicht bei Northcutt und Wullimann 1988) ist ebenfalls durch den Verlust des Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis gekennzeichnet. Der Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis scheint hauptsächlich an der Akkommodation der Linse beteiligt zu sein (Presson et al. 1985, Springer und Mednick 1985), wodurch sich der Verlust dieses Kerngebietes bei der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* erklären ließe. Allgemein wiesen elektrophysiologische Arbeiten auf eine Beteiligung des Prätectum

bei der Entdeckung sich bewegender Objekte hin (Rowe und Beauchamp 1982, Williams und Vanegas 1982). Striedter und Northcutt (1989), Butler und Saidel (1991) und Saidel und Butler (1991) vermuteten zusätzliche Funktionen des Prätectum bei der Vermittlung von Augenbewegungen, beim Futterverhalten und neurohumoralen Interaktionen. Die durch Dil-Applikation in den Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis bei der Flußform dargestellten Faserverbindungen (s. Abschnitt 3.4.4) zeigen Efferenzen im bilateralen Nucleus praetectalis posterior (Abb. 3.38E und F) sowie Afferenzen im Tectum und Nucleus isthmi, was vor allem auf seine Bedeutung bei der visuellen Verarbeitung hindeutet.

Nach Striedter (1990a, b) könnten variable Gehirnregionen eine geringere Anzahl efferenter und afferenter Verbindungen aufweisen als konservative Bereiche. Nach dieser Hypothese könnte der Verlust nur weniger Verbindungen einer variablen Region leicht zu einem Verlust des betreffenden Kerngebietes führen. Diese Entwicklung könnte sich beim Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* durch fehlenden retinalen Eingang abgespielt haben. Welche funktionelle oder verhaltensphysiologische Konsequenz ein derart drastischer Verlust bewirkt ist unbekannt.

Die veränderten Verbindungen des Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis bei Percomorpha sind in Abschnitt 1.2.3 beschrieben.

In beiden Phänotypen konnten Terminationsgebiete retinofugaler Fasern im Nucleus opticus accessorius dorsalis und Nucleus opticus accessorius ventralis dargestellt werden (Abb. 3.42 und 3.46). Während die Projektionen bei der Flußform bilateral waren, zeigten beide Kerngebiete in der Höhlenform nur contralaterale Färbung. Beide akzessorischen optischen Nuclei sind auch in anderen Teleostern Zielgebiete retinaler Fasern (s. Abschnitt 1.2.2) und vermutlich an visuomotorischen Reaktionen beteiligt (Lázár et al. 1984, Medina et al. 1993). Darauf könnten auch die in dieser Untersuchung dargestellten cerebellären Verbindungen (Abb. 3.34-3.35) hindeuten. Während der Nucleus opticus accessorius ventralis in den meisten Cypriniden, bis auf den Zebraäbrbling (Wullimann et al. 1996), sowie *Astyanax mexicanus* (vorliegende Untersuchung) sehr klein ist, erreicht der Nucleus opticus accessorius dorsalis bei *Astyanax mexicanus* (vorliegende Untersuchung), ebenso wie bei *Ictalurus punctatus* (Striedter 1990a), enorme Ausmaße (Abb. 3.32B, 3.33B, 3.36A, 3.37A). So sind in *Astyanax mexicanus* die retinofugalen Terminationen im Bereich des Nucleus opticus accessorius ventralis auch sehr spärlich und das Kerngebiet konnte nur durch seine cerebelläre Verbindung eindeutig identifiziert werden (s. Abschnitt 3.4.1). Einige Autoren vermuteten, daß die Größe dieses Kerngebietes mit der Lebensweise der Fische korreliert ist, indem es bei Friedfischen im Vergleich zu Raubfischen relativ schwach entwickelt ist (Repérant et al. 1976, Bazer und

Ebbesson 1987, Collin 1989, Northcutt und Butler 1991). Dies trifft für den Raubfisch *Astyanax mexicanus* (Flußform) jedoch nicht zu. Größenunterschiede in diesem Nucleus zwischen der Fluß- und Höhlenform wurden ebenfalls nicht beobachtet. Daß der Nucleus opticus accessorius ventralis in der Höhlenform, im Gegensatz zum Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis und im Vergleich mit der Flußform, nicht reduziert wurde, weist auf weitere Funktionen dieses Kerngebietes hin.

Voneida und Sligar (1976) beschrieben in der Flußform ebenfalls ein Terminationsfeld im contralateralen „basalen optischen Nucleus“, der nach Braford und Northcutt (1983) dem Nucleus opticus accessorius dorsalis entspricht. In ihrer Abbildung (Voneida und Sligar 1976, Fig. 14) ist dieses Kerngebiet relativ groß und oval und dorsal der präglomerulären Region lokalisiert und entspricht somit weder topologisch dem Nucleus opticus accessorius dorsalis noch cytoarchitektonisch dem Nucleus opticus accessorius ventralis. Auch an diesem Beispiel zeigt sich die Bedeutung einer detaillierten cytoarchitektonischen Analyse, um die erhobenen Befunde für Vergleiche zugänglich zu machen.

Im Bereich des contralateralen Nucleus corticalis wurden in der Fluß- und Höhlenform des *Astyanax mexicanus* Terminationsfelder beobachtet (s. Abschnitt 3.5). Während die Terminationen in dieser Region bei der Flußform nicht von den Terminationen innerhalb der tectalen Schichten unterschieden werden konnten, war dieser Bereich bei der Höhlenform deutlich stärker markiert als die umgebenden tectalen Schichten. Auch in *Gnathonemus petersii* (Lázár et al. 1984), *Pantodon buchholzi* (Butler und Saidel 1991), dem Characiden *Serrasalmus niger* (Ebbesson und Ito 1980) und vielen Acanthopterygiern (Campbell und Ebbesson 1969, Vanegas und Ebbesson 1973, Anders und Hibbard 1974, Fernald 1982, Northcutt und Butler 1991) erhält der Nucleus corticalis retinale Projektionen. Andere Autoren (Presson et al. 1985, Springer und Mednick 1985, Wilm und Fritsch 1990) beobachteten jedoch keine Terminationen und wiesen darauf hin, daß retinofugale Fasern durch den Nucleus corticalis ziehen ohne Synapsen zu bilden. Rowe und Beauchamp (1982) konnten jedoch visuelle Antworten von Corticalisneuronen intracellulär aufzeichnen.

### **Tectum mesencephali**

Im mesencephalen Tectum erreichen die retinalen Fasern bei beiden Salmmlerformen das bilaterale Stratum opticum und Stratum fibrosum et griseum superficiale sowie das contralaterale Stratum album centrale (Abb. 3.43 und 3.47). Voneida und Sligar (1976) beschrieben hingegen retinale Eingänge, außer in das contralaterale Stratum opticum beider Phänotypen und das contralaterale Stratum fibrosum et griseum superficiale der Flußform, für das contralaterale Stratum griseum centrale der

Flußform. Bis auf die methodischen Unterschiede, die in der genannten Untersuchung vermutlich weniger retinotectale Fasern offenbarten, bleibt die Frage nach den beschriebenen retinotectalen Projektionen im Stratum griseum centrale bestehen.

Die in der vorliegenden Untersuchung markierten contralateralen tectalen Schichten bei *Astyanax mexicanus* sind auch bei den meisten bisher untersuchten Teleosteen die hauptsächlichen Zielgebiete retinotectaler Fasern, auch wenn einige Autoren retinale Eingänge ins Stratum griseum centrale und Stratum periventriculare beobachteten (Übersicht bei Bartheld und Meyer 1987). Im ipsilateralen Tectum hingegen bestätigen Collin und Northcutt (1995) optische Projektionen nur für Osteoglossomorpha und Clupeomorpha, während sie die Situation bei Elopomorpha und Euteleosteen als fraglich ansehen. Innerhalb der Euteleosteen wurden aber bei Cypriniden (Springer und Gaffney 1981), Characiden (Ebbesson und Ito 1980), Siluriden (Prasada Rao und Sharma 1982) und Percomorpha (Wilm und Fritsch 1990, Northcutt und Butler 1991) ipsilaterale retinale Fasern im Tectum mesencephali beobachtet.

Voneida und Fish (1984) untersuchten die tectale Anatomie und Physiologie der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* und verglichen diese mit der des Flußfisches und dem Goldfisch. Intratectale Organisation und Physiologie sind nach diesen Autoren bei beiden *Astyanax*-Formen mit Ausnahme der visuellen Einflüsse ähnlich. Während Voneida und Sligar (1976) aufgrund der Beobachtungen Breders (1943) zu lichtabhängigen Verhaltensreaktionen bei der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* funktionstüchtige retinale Fasern vermuteten, beobachteten Voneida und Fish (1984) weder Verhaltensreaktionen auf visuelle Stimuli noch elektrophysiologische Hinweise auf visuell oder elektrisch induzierte Entladungen tectaler Neurone im Stratum opticum. Voneida und Fish folgern daraus, daß es sich um rudimentäre und funktionslose retinotectale Projektionen handeln müsse.

Auch bei Katzenwelsen, die als Anpassung an das Bodenleben ihr optisches System reduzierten und nur noch über kleine Augen und dünne Nervi optici verfügen (Buser 1955), ist die zelluläre Organisation des Mittelhirndaches erhalten geblieben (Schroeder und Vanegas 1977), wie der direkte Vergleich mit gut sehenden Teleosteen verdeutlicht (Vanegas und Ebbesson 1973, Meek 1983). Vermutlich sind die multisensorischen Eingänge des Tectum mesencephali (s. Abschnitt 1.2.1) an der Aufrechterhaltung seiner zellulären Organisation bei Höhlenbewohnern beteiligt. Nach Winkelmann und Winkelmann (1968) läßt sich die Dicke der einzelnen tectalen Schichten mit der Lebensweise der Tiere korrelieren. Kishida (1979) beschrieb bei tagaktiven und gut sehenden Fischen ein stark entwickeltes Stratum opticum, Stratum fibrosum et griseum superficiale und Stratum album centrale und eine Reduktion dieser Schichten bei nachtaktiven Tieren. Arten mit umfangreichem

Lateralissystem hingegen weisen ein stark verdicktes Stratum periventriculare und Stratum album centrale auf. Auch in der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* wurde eine Reduktion vor allem des Stratum opticum, Stratum fibrosum et griseum superficiale und Stratum album centrale beschrieben (Schmatolla 1972, Riedel 1993), jedoch unter Verwendung semiquantitativer Methoden bzw. ohne jegliche Angabe der Meßmethode. Da viele Faktoren wie das Alter und die Größe der untersuchten Tiere, der jeweils verwendete Züchtungsstamm (s. Abschnitt 4.2.1), der Schrumpfungsfaktor bei der Fixierung (Ebinger 1995), der Schnittwinkel und die Schnittebene (s. Abschnitt 3.3.1: Tectum mesencephali) etc. bei der Messung eine große Rolle spielen, können die Ergebnisse lediglich einer Orientierung dienen. Eine Reduktion tectaler Schichten bei der Höhlenform wurde in der vorliegenden Arbeit nicht quantifiziert.

#### 4.4 Schlußfolgerungen

Der Vergleich des äußeren Gehirnaufbaus, der diencephalen Cytoarchitektur, einiger prätectaler Faserverbindungen sowie der retinalen Projektionen von Fluß- und Höhlenform des *Astyanax mexicanus* zeigt nur wenige Abweichungen zwischen beiden Phänotypen, die teilweise aber extreme Ausmaße erreichen. Einige dieser Abweichungen bei der Höhlenform (Reduktion der optischen Nerven und Trakte sowie des mesencephalen Tectum, Verlust des parvocellulären superfiziellen Prätectum und somit seines retinalen Eingangs, fehlende ipsilaterale Terminationen in den akzessorischen optischen Nuclei) sind vermutlich eng mit der Reduktion des visuellen Systems gekoppelt, während andere (cytoarchitektonische Unterschiede im Nucleus anterior thalami) mit kompensatorischen Funktionen zum fehlenden optischen Orientierungssinn in Zusammenhang stehen könnten.

Viele der in *Astyanax mexicanus* analysierten diencephalen Zellgruppen und Gehirnbereiche sind vermutlich sehr konservativ, denn sie wurden in allen Actinopterygii beobachtet und zeigen wenig Varianzen (ventrale präoptische Region, Epithalamus, Thalamus mit Ausnahme der Nuclei ventromedialis und anterior, Nucleus praetectalis centralis, Bereiche des Synencephalon wie der Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis, periventrikuläre Zellgruppen des Hypothalamus und posterioren Tuberculum). Entsprechend existieren innerhalb der Actinopterygier Variabilitäten im Nucleus praeopticus magnocellularis, Nucleus ventromedialis thalami, Nucleus anterior thalami, Prätectum mit Ausnahme des Nucleus praetectalis centralis, in Bereichen des Synencephalon wie dem Nucleus

praetectalis periventricularis pars ventralis und den migrierten Zellgruppen des Hypothalamus und posterioren Tuberculum.

Einige der bei der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* beobachteten morphologischen Charakteristika, die mit der Reduktion des visuellen Systems in Verbindung stehen (Reduktion der optischen Nerven und Trakte sowie des mesencephalen Tectum), sind für höhlenbewohnende Fische nicht ungewöhnlich. Andere bei beiden Phänotypen des *Astyanax mexicanus* beobachtete cytoarchitektonische Merkmale (Vereinfachung oder Verlust des Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis, Reduktion des Nucleus opticus accessorius ventralis) wurden auch in weiteren Gruppen der Ostariophysi beschrieben. Außengruppenvergleiche zeigen, daß diese Merkmale vermutlich apomorph für Ostariophysi sind. Cytoarchitektonische Veränderungen, wie die Vergrößerung des Nucleus opticus accessorius dorsalis und die Vereinfachung des Nucleus praeopticus magnocellularis bei *Astyanax mexicanus* und *Ictalurus punctatus* könnten auf sekundäre Prozesse in diesen beiden, innerhalb der Ostariophysi am weitesten abgeleiteten Gruppen hindeuten. Weiterhin scheint der Nucleus corticalis innerhalb der Ostariophysi nur bei Characiden zu existieren. Für eine eindeutige Interpretation der Verteilung und Charakteristika der genannten Kerngebiete innerhalb der Ostariophysi und Teleosteer liegen bislang jedoch noch zu wenig Daten vor. Dennoch wurde vermutet (Striedter und Wullimann 1989), da viele Arten der Ostariophysi Höhlenbewohner sind, über ein schlecht entwickeltes optisches System verfügen, reduzierte akzessorische optische und prätectale Kerngebiete oder eine reduzierte prätectale Organisation aufweisen, daß die Vorfahren der modernen Ostariophysi einschließlich Siluriden, Gymnotoiden, Characiden und Cypriniden über ein drastisch reduziertes optisches System verfügt haben könnten und das gut entwickelte visuelle Systeme erst später neu entstanden sein könnten.

Für die prätectale Organisation und seiner Verbindungen ergibt sich aus den durchgeführten cytoarchitektonischen und hodologischen Untersuchungen, daß das Prätectum bei *Astyanax mexicanus* hauptsächlich Merkmale des „intermediären“ Musters aufweist. Dieser Befund bekräftigt die Hypothese, daß das „simple“ Muster der prätectalen Organisation bei Cypriniden eine sekundäre Vereinfachung darstellt, da das „intermediäre“ Muster ursprünglich für Teleosteer zu sein scheint. Zusätzlich spricht die Reduktion bzw. der Verlust des Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis als Merkmal des „simplen“ Musters in beiden Gruppen für eine sekundäre Entwicklung innerhalb der Ostariophysi.

Im Vergleich zu den mit degenerativen und autoradiographischen Methoden erzielten Ergebnissen retinaler Projektionen bei *Astyanax mexicanus* (Voneida und



Sligar 1976) konnten mit der empfindlicheren Dil-Technik zusätzliche retinale Zielgebiete identifiziert werden. Durch die fehlende cytoarchitektonische Analyse der diencephalen Kerngebiete in der von Voneida und Sligar durchgeführten Untersuchung ist ein Vergleich der retinalen Terminationsgebiete jedoch nur eingeschränkt möglich.

Der Vergleich der bei *Astyanax mexicanus* in der vorliegenden Untersuchung dargestellten retinalen Projektionen mit den bei anderen Teleostern beschriebenen zeigt eine große Übereinstimmung. Retinofugale Fasern erreichen die präoptische Region, den Thalamus, das Prätectum, das akzessorische optische System und das mesencephale Tectum. Eine Ausnahme stellen die fehlenden retinalen Verbindungen zum Nucleus praetectalis superficialis pars parvocellularis bei der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* dar (s. o.). In den wenigen bisher untersuchten Teleostern und *Astyanax mexicanus* scheint die Verbindung der diencephalen, primären Eingang erhaltenen Kerngebiete Nucleus praetectalis centralis, Nucleus opticus accessorius ventralis und dorsalis und Nucleus praetectalis periventricularis pars dorsalis zum Cerebellum typisch zu sein. Auch ipsilaterale retinale Projektionen scheinen plesiomorph, vermutlich für alle Vertebraten zu sein. Die schlechte Reproduzierbarkeit der ipsilateralen retinalen Projektionen bei der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* wird mit seiner großen genetischen Variabilität bzw. seiner jahrzehntelangen Inzucht in Verbindung gebracht.

Insgesamt läßt sich ein Beibehalten möglicherweise funktionsloser retinaler Fasersysteme bei *Astyanax mexicanus* feststellen. Ob dies einer generellen Entwicklung entspricht oder die Zeitspanne seit der Entstehung der Höhlenform des *Astyanax mexicanus* für evolutive Veränderungen zu gering war, bedarf zusätzlicher Untersuchungen. Eine weitere Erklärung für die grundsätzlich unveränderten retinalen Projektionen besteht darin, daß die untersuchte Höhlenpopulation vermutlich eine Kreuzung zwischen der Fluß- und der Höhlenform darstellt und sich somit keine grundsätzlichen Evolutionsprozesse ableiten lassen sondern nur degenerative Einzelmuster. Ein Vergleich der Flußform mit dem extrem abgewandelten Pachon-Höhlenfisch des *Astyanax mexicanus* könnte zu anderen Ergebnissen führen. Für eine eindeutige Interpretation liegen jedoch noch zu wenig Daten vor.

## 5 Literaturverzeichnis

- Alvarez, J. (1946) Revisión del género *Anoptichthys* con descripción de una especie nueva (Pisc., Characidae). Anal. Escuela Nac. Cien. Biol. México 4: 263-282
- Alvarez, J. (1947) Descripción de *Anoptichthys hubbsi* caracinido ciego de La Cueva de Los Sabinos, S. L. P. Rev. Soc. Mexicana Hist. Nat. 8: 215-219
- Anders, J. J. und E. Hibbard (1974) The optic system of the teleost *Cichlasoma biocellatum*. J. Comp. Neurol. 158: 145-154
- Ariens-Kappers, C. U., G. C. Huber und E. C. Crosby (1967) The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. Vol. 1. Hafner Publishing Co., New York
- Avise, J. C. und R. K. Selander (1972) Evolutionary genetics of cave-dwelling fishes of the genus *Astyanax*. Evolution 26: 1-19
- Bartheld von, C. S., D. E. Cunningham und E. W. Rubel (1990) Neuronal tracing with Dil: decalcification, cryosectioning, and photoconversion for light and electron microscopic analysis. J. Histochem. Cytochem. 38: 725-733
- Bartheld von, C. S. und D. L. Meyer (1987) Comparative neurology of the optic tectum in ray-finned fishes: patterns of lamination formed by retinotectal projections. Brain Res. 420: 277-288
- Bath, H. (1962) Vergleichende biologisch-anatomische Untersuchungen über die Leistungsfähigkeit der Sinnesorgane für den Nahrungserwerb, ihre gegenseitige Abhängigkeit und ihre Beziehungen zum Bau des Gehirns bei verschiedenen Knochenfischarten. Z. wiss. Zool. 167: 238-290
- Bazer, G. T. und S. O. E. Ebbesson (1987) Retinal projections in the chain pickerel (*Esox niger* Lesueur). Cell Tissue Res. 248: 227-229
- Bechler, D. L. und R. C. Harrel (1994) Notes on the biology and occurrence of *Astyanax mexicanus* (Characidae, Teleostei) in southeast Texas. Texas Journal of Science 46: 293-294
- Bockholt, S. (1996) Optische Projektionen im Gehirn des Karpfens *Cyprinus carpio* L. (Knochenfische, Teleostei. Hannover, Tierärztliche Hochschule, Dissertation
- Braford, M. R. Jr. (1971) Efferent projections of the corpus cerebelli in the goldfish. PhD dissertation, Case Western Reserve University, Cleveland, Ohio
- Braford, M. R. Jr. und R. G. Northcutt (1983) Organization of the diencephalon and pretectum of the ray-finned fishes. In R. E. Davis and R. G. Northcutt: Fish neurobiology. Vol.2. University of Michigan Press, Ann Arbor, S. 117-164
- Breder, C. M. Jr. (1942) Descriptive ecology of La Cueva Chica, with especial reference to the blind fish, *Anoptichthys*. Zoologica (N.Y.) 27: 7-15

- Breder, C. M. Jr. (1944) Ocular anatomy and light sensitivity studies on the blind fish from Cueva de los Sabinos, Mexico. *Zoologica* (N.Y.) 29: 131-144
- Breder, C. M. Jr. und E. B. Gresser (1941) Correlations between structural eye defects and behaviour in the Mexican blind characin. *Zoologica* N.Y. 26: 123-132
- Breder, C. M. Jr. und P. Rasquin (1943) Chemical sensory reactions in the Mexican blind characins. *Zoologica* (N.Y.) 28: 169-200
- Breder, C. M. Jr. und P. Rasquin (1947) Comparative studies in the light sensitivity of blind characins from a series of Mexican caves. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 89: 325-351
- Burgers, A. C. J., P. J. H. Bennink und G. J. Van Oordt (1962) Investigations into the regulation of the pigmentary system of the blind mexican cave fish, *Anoptichthys jordani*. *Proc. K. Ned. Akad. Wet.* 66: 189-195
- Buser, P. (1955) Analyse des réponses lectriques du lobe optique stimulation de la voie visuelle chez quelques vertébrés inferieur. Thesis, Paris
- Butler, A. B. und R. G. Northcutt (1992) Retinal projections in the bowfin, *Amia calva*: cytoarchitectonic and experimental analysis. *Brain Behav. Evol.* 39: 169-194
- Butler, A. B. und R. G. Northcutt (1993) The diencephalon of the pacific herring, *Clupea harengus*: cytoarchitectonic analysis. *J. Comp. Neurol.* 328: 527-546
- Butler, A. B. und W. M. Saidel (1991) Retinal projections in the freshwater butterfly fish, *Pantodon buchholzi* (Osteoglossoidei). I. Cytoarchitectonic analysis and primary visual pathways. *Brain Behav. Evol.* 38: 127-153
- Butler, A. B., M. F. Wullimann und R. G. Northcutt (1991) Comparative cytoarchitectonic analysis of some visual pretectal nuclei in teleosts. *Brain Behav. Evol.* 38: 92-114
- Cahn, P. H. (1958) Comparative optic development in *Astyanax mexicanus* and in two of its blind cave derivates. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 115: 69-112
- Campbell, C. B. G. und S. O. E. Ebbesson (1969) The optic system of a teleost: *Holocentrus* re-examined. *Brain Behav. Evol.* 2: 415-430
- Charlton, H. H. (1933) The optic tectum and its related fiber tracts in blind fishes. *J. Comp. Neurol.* 57: 285-325
- Collin, S. P. (1989) Anterograde labelling from the optic nerve reveals multiple central targets in the teleost, *Lethrinus chrysostomus* (Perciformes). *Cell Tissue Res.* 256: 327-335
- Collin, J. P., P. Brisson, J. Falcon und P. Voisin (1986) Multiple cell types in the pineal: functional aspects. In P. J. O'Brien und D. C. Klein: Pineal and retinal relationships. Academic Press Inc., London, S. 15-32
- Collin, S. P. und R. G. Northcutt (1995) The visual system of the florida garfish, *Lepisosteus platyrhincus* (Ginglymodi). *Brain Behav. Evol.* 45: 34-53

- Committee on Names of Fishes (1991) Common and scientific names of fishes from the United States and Canada. Amer. Fisher. Soc., Special Publication: 138ff
- Davis, R. E. und R. G. Northcutt (1983) Fish Neurobiology. Vol.2. University of Michigan Press, Ann Arbor
- Ebbesson, S. O. E. und H. Ito (1980) Bilateral retinal projections in the black piranha (*Serrasalmus niger*). Cell Tiss. Res. 213: 483-495
- Ebinger, P. (1995) Domestication and plasticity of brain organization in mallards (*Anas platyrhynchos*). Brain Behav. Evol. 45: 286-300
- Echteler, S. M. W. M. Saidel (1981) Forebrain connections in the goldfish support telencephalic homologies with land vertebrates. Science 212: 683-685
- Fernald R. D. (1982) Retinal projections in the African cichlid fish, *Haplochromis burtoni*. J Comp Neurol 206: 379-389
- Fernald, R. D. und L. C. Shelton (1985) The organization of the diencephalon and the pretectum in the cichlid fish, *Haplochromis burtoni*. J. Comp. Neurol. 238: 202-217
- Fiebig, E., S. O. E. Ebbesson und D. L. Meyer (1983) Afferent connections of the optic tectum in the piranha (*Serrasalmus nattereri*). Cell Tissue Res. 231: 55-72
- Finger, T. E. (1978) Cerebellar afferents in teleost catfish (Ictaluridae). J. Comp. Neurol. 181: 173-182
- Finger, T. E. (1987) Gustatory nuclei and pathways in the central nervous system. In T. E. Finger und W. L. Silver: Neurobiology of taste and smell. John Wiley & Sons, New York, S. 331-353
- Finger, T. E. und H. J. Karten (1978) The accessory optic system in teleosts. Brain Res. 153: 144-149
- Franck, A. (1964) Vergleichende Untersuchungen am Höhlenfisch *Anoptichthys antrobius* und seinem oberirdischen Vorfahren *Astyanax mexicanus*. Zool. Anz. 172: 95-107
- Fricke, D. (1988) Alarmreaktion und Schwarmverhalten bei den ober- und unterirdisch lebenden Populationen der Art *Astyanax fasciatus* (Cuvier 1819) und ihrer Bastarde (Characidae, Pisces). Hamburg, Universität, Dissertation
- Fritsch, B. (1988) Phylogenetic and ontogenetic origin of the dorsolateral auditory nucleus of anurans. In B. Fritsch, M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. E. Hetherington und W. Walkowiak: The evolution of the amphibian auditory system. Wiley, New York, S. 561-585
- Fritsch, B. und C. Wilm (1992) The development of ipsilateral retinal projections into the tectum in the cichlid fish *Haplochromis burtoni*: a Dil study in fixed tissue. J. Neurobiol. 23: 708-719

- Frühbeis, B. (1984) Verhaltensphysiologische Untersuchungen zur Frequenzunterscheidung und Empfindlichkeit durch das Seitenlinienorgan des blinden Höhlenfisches *Anoptichthys jordani* (Hubbs et Innes). Mainz, Univ., Dissertation
- Godement, P., J. Vanselow, T. Thanos und F. Bonhoeffer (1987) A study in developing visual systems with a new method of staining neurones and their processes in fixed tissue. *Development* 101: 697-713
- Gómez-Segade, P., L. A. Gómez-Segade und R. Anadón Alvarez (1986) Quantification of the annual cycle of the preoptic magnocellular nucleus of the teleosts *Gaidropsarus mediterraneus* and *Coris julis*. *Acta Microsc.* 9: 67-73
- Gresser, E. B. und C. M. Breder Jr. (1940) The histology of the eye of the cave characin, *Anoptichthys*. *Zoologica (N.Y.)* 25: 113-116
- Grobbel, G. und G. Hahn (1958) Morphologie und Histologie der Seitenorgane des augenlosen Höhlenfisches *Anoptichthys jordani* im Vergleich zu anderen Teleostern. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 47: 249-266
- Grover, B. G. und S. C. Sharma (1981) Organization of extrinsic tectal connections in goldfish (*Carassius auratus*). *J. Comp. Neurol.* 196: 471-488
- Grunewald-Lowenstein, M. (1956) Influence of light and darkness on the pineal body in *Astyanax mexicanus* (Filippi). *Zoologica (N.Y.)* 41: 119-128
- Günzler, E. (1964) Über den Verlust der endogenen Tagesrhythmik bei dem Höhlenkrebs *Niphargus putaneus* (Koch). *Biol. Zentralbl.* 83: 677-694
- Hahn, G. (1960) Ferntastsinn und Strömungssinn beim augenlosen Höhlenfisch *Anoptichthys jordani* Hubbs et Innes im Vergleich zu einigen anderen Teleostern. *Naturwiss.* 24: 611
- Herre, W., N. P. Kristensen, G. Osche und D. Sperlich (1984) *Regressive Evolution und Phylogenese*, Verlag Paul Parey, Hamburg - Berlin
- Herwig, H. J. (1976) Comparative ultrastructural investigations of the pineal organ of the blind cave fish, *Anoptichthys jordani*, and its ancestor, the eyed river fish, *Astyanax mexicanus*. *Cell Tiss. Res.* 167: 297-324
- Holmqvist, B. I., T. Östholm und P. Ekström (1992) Dil tracing in combination with immunocytochemistry for analysis of connectivities and chemoarchitectonics of specific neural systems in a teleost, the atlantic salmon. *J. Neurosci. Methods* 42: 45-63
- Honig, M. G. und R. I. Hume (1986) Fluorescent carbocyanine dyes allow living neurons of identified origin to be studied in long-term cultures. *J. Cell Biol.* 103: 171-187
- Honig, M. G. und R. I. Hume (1989) Dil and DiO: versatile fluorescent dyes for neuronal labelling and pathway tracing. *TINS* 12: 333-341

- Hubbs, C. L. und W. T. Innes (1936) The first known blind fish of the family characidae: a new genus from Mexico. Occasional papers of the Museum of Zool. (Univ. Michigan) 342: 1-7
- Humbach, I. (1960) Geruch und Geschmack bei den augenlosen Höhlenfischen *Anoptichthys jordani*, Hubbs und Innes und *Anoptichthys hubbsi*, Alvarez. Naturwissenschaften 47: 551
- Ito, H., T. Murakami, T. Fukuoka und R. Kishida (1986) Thalamic fiber connections in a teleost (*Sebasticus marmoratus*): visual, somatosensory, octavolateral, and cerebellar relay regions to the telencephalon. J. Comp. Neurol. 250: 215-227
- Kähling, J. (1962) Untersuchungen über den Lichtsinn und dessen Lokalisation bei dem Höhlenfisch *Anoptichthys jordani* Hubbs & Innes (Characidae). Biologisches Zentralblatt 80: 439-451
- Kanwal, J. S., T. E. Finger und J. Caprio (1984) Gustatory centers exist in the telencephalon and thalamus of catfish: support for homology with mammalian forebrain. Soc. Neurosci. Abstr. 10: 855
- Keller, C. H., L. Maler und W. Heiligenberg (1990) Structural and functional organization of a diencephalic sensory-motor interface in the gymnotiform fish, *Eigenmannia*. J. Comp. Neurol. 293: 347-376
- Kishida, R. (1979) Comparativ study on the teleostean optic tectum: lamination and cytoarchitecture. J. Hirnf. 20: 57-67
- Klüver, H. und E. Barrera (1953) A method for the combined staining of cells and fibers in the nervous system. J. Neuropathol. Exp. Neurol. 12: 400-403
- Kosswig, C. (1960a) Darwin und die degenerative Evolution. Abhandl. u. Verh. Naturw. Verein Hamburg, N.F. 4: 21-42
- Kosswig, C. (1960b) Zur Phylogenese sogenannter Anpassungsmerkmale bei Höhlentieren. Int. Revue ges. Hydrobiol. 45: 493-512
- Kosswig, C. (1962) Über präadaptive Mechanismen in der Evolution vom Gesichtspunkt der Genetik. Zool. Anz. 169: 4-14
- Kosswig, C. (1963) Genetische Analyse konstruktiver und degenerativer Evolutionsprozesse. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 1: 205-239
- Kosswig, C. (1967) Über das Tempo evolutorischer Prozesse. Zool. Beitr. 13, 441-450
- Kuhn, O. und J. Kähling (1954) Augentrückbildung und Lichtsinn bei *Anoptichthys jordani* Hubbs und Innes. Experientia (Basel) 10: 385-393
- Lamprecht, G. und F. Weber (1975) Die Circadian-Rhythmik von drei unterschiedlich weit an ein Leben unter Höhlenbedingungen adaptierten *Laemostenus*-Arten (Col., Carabidae). Ann. Spéléol. 30: 471-482

- Langecker, T. G. und G. Longley (1993) Morphological adaptations of the Texas blind catfishes *Trogloglanis pattersoni* and *Satan eurystomus* (Siluriformes: Ictaluridae) to their underground environment. *Copeia* 4: 976-986
- Langecker, T. G. und H. Wilkens (1992) Comparative ultrastructural studies on the pineal organ of the Mexican catfish *Rhamdia laticauda* Heckel, 1858 and one of its cave-dwelling derivatives (Pimelodidae, Teleostei). *Acta Zoologica* 73: 247-253
- Lauder, G. V. und K. F. Liem (1983) The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 150: 95-197
- Lázár, G., S. Libouban und T. Szabo (1984) The mormyrid mesencephalon. III. Retinal projections in a weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *J. Comp. Neurol.* 230: 1-12
- Lázár, G., P. Toth und T. Szabo (1987) Retinal projections in gymnotid fishes. *J. Hirnforsch.* 28: 13-26
- Lüling, K. H. (1953a) Über das Sehen jugendlicher *Anoptichthys jordani* (Hubbs und Innes). *Die Aquarien- und Terrarien-Zeitschrift* 6: 62-65
- Lüling, K. H. (1953b) Die Heimat und die Entdeckung unseres Blindfisches *Anoptichthys jordani*. *Die Aquarien- und Terrarien-Zeitschrift* 6: 314-318
- Lüling, K. H. (1954a) Untersuchungen am Blindfisch *Anoptichthys jordani* HUBBS und INNES (Characidae). II. Beobachtungen und Experimente an *Anoptichthys jordani* zur Prüfung der Einstellung zum Futter, zum Licht und zur Wasserturbulenz. *Zool. Jahrbuch., Abtl. Allgem. Zool. und Physiol.* 65: 9-42
- Lüling, K. H. (1954b) Untersuchungen am Blindfisch *Anoptichthys jordani* Hubbs und Innes (Characidae). Einige Beobachtungen über das Verhalten des Blindfisches *Anoptichthys jordani* beim Laichen. *Naturwissenschaftliche Rundschau (Stuttgart)*: 197-203
- Lüling, K. H. (1955) Untersuchungen am Blindfisch *Anoptichthys jordani* HUBBS und INNES (Characidae). III. Vergleichend anatomisch-histologische Studien an den Augen des *Anoptichthys jordani*. *Zool. Jahrbuch., Abtl. Anat. u. Ontogenie* 74: 401-477
- Lüling, K. H. (1955) Zur Augenreduktion des aus mexikanischen Höhlen stammenden blinden Salmlers *Anoptichthys jordani* (Hubbs und Innes). *Photographie und Forschung* 6: 138-143
- Luiten, P.G.M. (1981) Afferent and efferent connections of the optic tectum in the carp (*Cyprinus carpio* L.). *Brain Res.* 220: 51-65

- Lundberg, J. G. (1982) The comparative anatomy of the toothless blind cat, *Trogloglanis pattersoni* Eigenmann, with a phylogenetic analysis of the ictalurid catfishes. Miscellaneous Publications, Mus. Zool. Univ. Michigan 163: 1-85
- Maler, L., E. Sas, S. Johnston und W. Ellis (1991) An atlas of the brain of the electric fish *Apteronotus leptorhynchus*. J. Chem. Neuroanat. 4: 1-38
- Marin, F. und L. Puelles (1994) Patterning of the embryonic avian midbrain after experimental inversions: a polarizing activity from the isthmus. Dev. Biol. 163: 19-37
- Marshall, N. B. und G. Thinès (1958) Studies of the brain, sense organs and light sensitivity of a blind cave fish (*Typhlogarra widdowsoni*) from Iraq. Proc. Zool. Soc. London 131: 441-456
- McCormick, C. A. (1988) Evolution of auditory pathways in the amphibia. In B. Fritsch, M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. E. Hetherington und W. Walkowiak: The evolution of the amphibian auditory system. Wiley, New York, S. 587-612
- McNulty, J. A. (1978) Fine structure of the pineal organ in the troglobitic fish *Typhlichthyes subterraneus* (Pisces: Amblyopsidae). Cell Tiss. Res. 195: 535-545
- Medina, M., J. Repérant, R. Ward, J.-P. Rio und M. Lemire (1993) The primary visual system of flatfish: an evolutionary perspective. Anat. Embryol. 187: 167-191
- Meek, J. (1983) Functional anatomy of the tectum mesencephali in the goldfish. Brain Res. Rev. 6: 247-297
- Mitchell, R. W., W. H. Russell und W. R. Elliot (1977) Mexican eyeless characin fishes, genus *Astyanax*: environment, distribution, and evolution. Spec. Publications Mus. Texas Tech. Univ. 12: 1-89
- Murakami, T., Y. Morita und H. Ito (1986) Cytoarchitecture and fiber connections of the superficial pretectum in a teleost, *Navodon modestus*. Brain Res. 373: 213-221
- Nelson, J. S. (1994) Fishes of the world. Wiley, New York.
- Neumeyer, C. (1992) Tetrachromatic color vision in goldfish: evidence from color mixture experiments. J. Comp. Physiol. A 171: 639-649
- Nieuwenhuys, R. (1963) The comparative anatomy of the actinopterygian forebrain. J. Hirnforsch. 6: 171-192
- Nieuwenhuys, R. (1982) An overview of the organization of the brain of actinopterygian fishes. Amer. Zool. 22: 287-310
- Nieuwenhuys, R. und E. Pouwels (1983) The brain stem of actinopterygian fishes. In R. G. Northcutt and R. E. Davis: Fish neurobiology. Vol.1, University of Michigan Press, Ann Arbor, S. 25-87



- Northcutt, R. G. (1982) Cerebellar afferents in the longnose gar (Holostei). Soc. Neurosci. Abstr. 8: 762
- Northcutt, R. G. (1983) Evolution of the optic tectum in ray-finned fishes. In R. E. Davis and R. G. Northcutt: Fish neurobiology. Vol.2, University of Michigan Press, Ann Arbor, S. 1-42
- Northcutt, R. G. (1984) Evolution of the vertebrate central nervous system: patterns and processes. Am. Zool. 24: 701-716
- Northcutt, R. G. (1985) Brain phylogeny: speculations on pattern and cause. In M. J. Cohen und F. Strumwasser: Comparative Neurology. Wiley, New York, S. 351-378
- Northcutt, R. G. und M. R. Braford Jr. (1980) New observation on the organization and evolution of the telencephalon of actinopterygian fishes. In S. O. E. Ebbesson, Plenum Press, S. 41-98
- Northcutt, R. G. und M. R. Braford Jr. (1984) Some efferent connections of the superficial pretectum in the goldfish. Brain Res. 296: 181-184
- Northcutt, R. G. und A. B. Butler (1991) Retinofugal and retinopetal projections in the green sunfish, *Lepomis cyanellus*. Brain Behav. Evol. 37: 333-354
- Northcutt, R. G. und A. B. Butler (1993) The diencephalon and optic tectum of the longnose gar, *Lepisosteus osseus* (L.): Cytoarchitectonics and distribution of acetylcholinesterase. Brain Behav. Evol. 41: 57-81
- Northcutt, R. G. und R. E. Davis (1983) Telencephalic organization in ray-finned fishes. In R. G. Northcutt and R. E. Davis: Fish neurobiology. Vol.1, University of Michigan Press, Ann Arbor, S. 203-236
- Northcutt, R. G. und M. F. Wullimann (1988) The visual system in teleost fishes: morphological patterns and trends. In J. Atema, R. R. Fay, A. N. Popper und W. N. Tavolga: Sensory biology of aquatic animals. Springer, New York, S. 515-552
- Omura, Y. (1975) Influence of light and darkness on the ultrastructure of the pineal organ in the blind cave fish, *Astyanax mexicanus*. Cell Tiss. Res. 160: 99-112
- Paul, D. H. (1982) The cerebellum of fishes: a comparative neurophysiological and neuroanatomical review. Adv. comp. Physiol. Biochem. 8: 111-177
- Peter, R. E. und J. N. Fryer (1983) Endocrine functions of the hypothalamus of actinopterygians. In R. E. Davis and R. G. Northcutt: Fish neurobiology. Vol.2, University of Michigan Press, Ann Arbor, S. 165-201
- Peter, R. E. und V. E. Gill (1975) A stereotaxic atlas and technique for forebrain nuclei of the goldfish, *Carassius auratus*. J. Comp. Neurol. 159: 69-102

- Peters, N. (1988) Quantitative Aspekte der regressiven Evolution - dargestellt am Beispiel der Augenrückbildung bei Höhlenfischen. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 26: 430-441
- Peters, N. (1990) Regressive und rekonstruktive Evolution bei Höhlenfischen - zwei Formen besonders schnellen phylogenetischen Wandels. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 28: 1-11
- Peters, N. (1992) Mehr Zwang als Zufall: Über die zeitliche Parallelität regressiver und rekonstruktiver Evolutionsprozesse bei Höhlenfischen. Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. 89: 97-113
- Peters, N. und G. Peters (1966) Das Auge zweier Höhlenformen von *Astyanax mexicanus* (Philippi) (Characinidae, Pisces). Wilhelm Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org. 157: 393-414
- Peters, N. und G. Peters (1968) Zur genetischen Interpretation morphologischer Gesetzmäßigkeiten der degenerativen Evolution. Z. Morph. Tiere 62: 211-244
- Peters, N., V. Schacht, W. Schmidt und H. Wilkens (1993) Gehirnproportionen und Ausprägungsgrad der Sinnesorgane von *Astyanax mexicanus* (Pisces, Characinidae). Ein Vergleich zwischen dem Flußfisch und seinen Höhlenderivaten „*Anoptichthys*“. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 31: 144-159
- Pfeiffer, W. (1966) Über die Vererbung der Schreckreaktion bei *Astyanax* (Characidae, Pisces). Z. Vererbungslehre 98: 97-105
- Pfeiffer, W. (1967) Die Korrelation von Körperlänge, Augen-, Linsen- und Pupillengröße bei Hybriden aus *Astyanax* x *Anoptichthys* (Characidae, Pisces). Wilhelm Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org. 158: 218-245
- Pflugfelder, O. (1952) Weitere volumetrische Untersuchungen über die Wirkung der Augenexstirpation und der Dunkelhaltung auf das Mesencephalon und die Pseudobranchien von Fischen. Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik 145: 549-560
- Popper, A. N. (1970) Auditory capacities of the Mexican blind cave fish (*Astyanax jordani*) and its eyed ancestor (*Astyanax mexicanus*). Anim. Behav. 18: 552-562
- Poulson, T. L. (1963) Cave adaptation in amblyopsid fishes. Am. Midl. Nat. 70: 257-290
- Prasada Rao, P. D. und S. C. Sharma (1982) Retinofugal pathways in juvenile and adult channel catfish, *Ictalurus (Ameiurus) punctatus*: an HRP and autoradiographic study. J. Comp. Neurol. 210: 37-48
- Presson, J., R. D. Fernald und M. Max (1985) The organization of retinal projections to the diencephalon and pretectum in the cichlid fish, *Haplochromis burtoni*. J. Comp. Neurol. 235, 360-374

- Repérant, J. und M. Lemire (1976) Retinal projections in cyprinid fishes: a degeneration and radioautographic study. *Brain Behav. Evol.* 13: 34-57
- Repérant, J., M. Lemire, D. Miceli und J. Peyrichoux (1976) A radioautographic study of the visual system in fresh water teleosts following intraocular injection of tritiated fucose and prolin. *Brain Res.* 118: 123-131
- Riedel, G. (1993) Die Rolle des Telencephalon beim Orientierungsverhalten: Untersuchungen am blinden Höhlenfisch (*Astyanax hubbsi*). Haag + Herchen, Frankfurt/Main
- Riedel, G. und L. Krug (1991) Olfaktorische Regionen im Vorderhirn des blinden Höhlenfisches *Astyanax hubbsi*. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 84: 458
- Riedel, G. und L. Krug (1997) The forebrain of the blind cave fish *Astyanax hubbsi* (characidae). II. Projections of the olfactory bulb. *Brain Behav. Evol.* 49: 39-52
- Rink, E. und M. Wullimann (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. *J. Comp. Neurol.* 394: 152-170
- Romero, A. (1984) Responses to light in cave and surface populations of *Astyanax fasciatus* (Pisces; Characidae): an evolutionary interpretation (behavior, caves, ecology). University of Miami (0125), Degree PHD
- Rowe, J. S. und R. D. Beauchamp (1982) Visual responses of nucleus corticalis neurons in the perciform teleost, northern rock bass (*Ambloplites rupestris rupestris*). *Brain Res.* 236: 205-209
- Sadoglu, P. (1955) A mendelian gene for albinism in natural cave fish. *Experientia* 13: 394-395
- Sadoglu, P. (1956) A preliminary report on the genetics of the Mexican cave characins. *Copeia* 113-114
- Sadoglu, P. (1958) Mendelian inheritance in the hybrids between the Mexican blind cave fishes and their overground ancestor. *Verh. D. Zool. Ges. Graz.* 1957, *Zool. Anz. Suppl.* 21: 432-439
- Saidel, W. M. und A. B. Butler (1991) Retinal projections in the freshwater butterfly fish, *Pantodon buchholzi* (Osteoglossoidei). II. Differential projections of the dorsal and ventral hemiretinas. *Brain Behav. Evol.* 38: 154-168
- Sakamoto, N. und H. Ito (1982) Fiber connections of the corpus glomerulosum in a teleost, *Navodon modestus*. *J. Comp. Neurol.* 205: 291-298
- Schatz, A., W. Briegleb, F. Sinapius und J. Neubert (1977) Rhythmik locomotor activity of the Grottenolm (*Proteus anguinus* Laur.) and the Gold-fish (*Carassius spec.*) measured in a mine. *J. interdiscipl. Cycle Res.* 8: 347-349

- Schemmel, C. (1967) Vergleichende Untersuchungen an den Hautsinnesorganen ober- und unterirdisch lebender *Astyanax*-Formen. Ein Beitrag zur Evolution der Cavernicolen. Z. Morph. Tiere 61: 255-316
- Schemmel, C. (1979) Zur Genetik adaptiver Evolutionsprozesse bei Höhlencharaciden. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1979, 265
- Schemmel, C. (1980) Studies on the genetics of feeding behaviour in the cave fish *Astyanax mexicanus* f. *anoptichthys*. Z. Tierpsychol. 53: 9-22
- Schemmel, C. (1984) Reduktion, Kompensation und Neuerwerb im Evolutionsprozeß. In W. Herre, N. P. Kristensen, G. Osche und D. Sperlich: Fortschritte in der zoologischen Systematik und Evolutionsforschung. Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin, S. 9-25
- Schmatolla, E. (1972) Dependence of tectal neuron differentiation on optic innervation in teleost fish. J. Embryol. Exp. Morph. 27: 555-576
- Schnitzlein, H. N. (1962) The habenula and the dorsal thalamus of some teleosts. J. Comp. Neurol. 118: 225-268
- Schroeder, D. M. und H. Vanegas (1977) Cytoarchitecture of the tectum mesencephali in two types of siluroid teleosts. J. Comp. Neurol. 175: 287-300
- Sligar, C. M. und T. J. Voneida (1976) Tectal efferents in the blind cave fish *Astyanax hubbsi*. J. Comp. Neurol. 165: 107-124
- Springer, A. D. und J. S. Gaffney (1981) Retinal projections in the goldfish: a study using cobaltous-lysine. J. Comp. Neurol. 203: 401-424
- Springer, A. D. und G. E. Landreth (1977) Direct ipsilateral retinal projections in goldfish (*Carassius auratus*). Brain Res. 124: 533-537
- Springer, A. D. und A. S. Mednick (1985) Retinofugal and retinopetal projections in the chichlid fish *Astronotus ocellatus*. J. Comp. Neurol. 236: 179-196
- Stefanelli, A. (1954) The differentiation of optic lobe neurons in a blind cave teleost. Experientia (Basel) 10: 436-438
- Striedter, G. F. (1990a) The diencephalon of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. I. Nuclear organization. Brain Behav. Evol. 36: 329-354
- Striedter, G. .F. (1990b) The diencephalon of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. II. Retinal, tectal, cerebellar and telencephalic connections. Brain Behav. Evol. 36: 355-377
- Striedter, G. .F. (1991) Auditory, electrosensory, and mechanosensory lateral line pathways through the forebrain in channel catfishes. J. Comp. Neurol. 312: 311-331
- Striedter, G. F. (1992) Phylogenetic changes in the connections of the lateral preglomerular nucleus in ostariophysan teleosts: a pluralistic view of brain evolution. Brain Behav. Evol. 39: 329-357

- Striedter, G. F. und R. G. Northcutt (1989) Two distinct visual pathways through the superficial pretectum in a percomorph teleost. *J. Comp. Neurol.* 283: 342-355
- Teyke, T. (1990) Morphological differences in neuromasts of the blind cave fish *Astyanax hubbsi* and the sighted river fish *Astyanax mexicanus*. *Brain Behav. Evol.* 35: 23-30
- Thines, G., F. Wolff, C. Boucquey und M. Soffie (1965) Etude comparative de l'activité du poisson cavernicole *Anoptichthyes antrobius* Alvarez et de son ancêtre épigé *Astyanax mexicanus* (Philippe). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.* 96: 61-115
- Trajano, E. (1994) Comparative study of the brain and olfactory organ of the troglobitic catfish, *Pimelodella kronei* (Ribeiro 1907), and its putative ancestor, *P. transitoria* (Ribeiro 1912) (Siluriformes Pimelodidae). *Tropical Zoology* 7: 145-160
- Vanegas, H. und S. O. E. Ebbesson (1973) Retinal projections in the perchlike teleost *Eugerris plumieri*. *J. Comp. Neurol.* 151: 331-358
- Vanegas, H., S. O. E. Ebbesson und M. Laufer (1984) Morphological aspects of the teleostean optic tectum. In H. Vanegas: Comparative neurology of the optic tectum. Plenum Press, New York, S. 93-120
- Voneida, T. J. und S. E. Fish (1984) Central nervous system changes related to the reduction of visual input in a naturally blind fish (*Astyanax hubbsi*). *Amer. Zool.* 24: 775-782
- Voneida, T. J. und C. M. Sligar (1976) A comparative neuroanatomic study of retinal projections in two fishes: *Astyanax hubbsi* (the blind cave fish), and *Astyanax mexicanus*. *J. Comp. Neurol.* 165: 89-106
- Weiss, B. A. und J. L. Martini (1970) Lateral-line sensitivity in the blind cavefish (*Anoptichthys jordani*). *J. Comp. Physiol. Psych.* 71: 34-37
- Wicht, H. und R. G. Northcutt (1990) Retinofugal and retinopetal projections in the pacific hagfish, *Eptatretus stouti* (Myxinoidea). *Brain Behav. Evol.* 36: 315-328
- Wilczynski, W. (1988) Brainstem auditory pathways in anuran amphibians. In B. Fritsch, M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. E. Hetherington und W. Walkowiak: The evolution of the amphibian auditory system. Wiley, New York, S. 209-231
- Wiley, E. O. (1981) Phylogenetics. Theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley & Sons, New York.
- Wilkens H. (1970a) Der Bau des Auges cavernicoler Sippen von *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces). *Wilhelm Roux' Arch. Entw. mech. Org.* 166: 54-75
- Wilkens, H. (1970b) Beiträge zur Degeneration des Auges bei Cavernicolen, Genzahl und Manifestationsart. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 8: 1-47

- Wilkins, H. (1970c) Beiträge zur Degeneration des Melaninpigments bei cavernicolen Sippen des *Astyanax mexicanus* (Filippi) (Characidae, Pisces). Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 8: 173-199
- Wilkins, H. (1971) Genetic interpretation of regressive evolutionary processes: studies on hybrid eyes of two *Astyanax* cave populations (Characidae, Pisces). Evolution 25: 530-544
- Wilkins, H. (1972) Über Präadaptationen für das Höhlenleben, untersucht am Laichverhalten ober- und unterirdischer Populationen des *Astyanax mexicanus* (Pisces). Zool. Anz. 188: 1-11
- Wilkins, H. (1988) Evolution and genetics of epigeal and cave *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces). In M. K. Hecht and B. Wallace: Evolutionary biology. Vol.23. New York, Plenum Press, S. 271-367
- Williams, B. und H. Vanegas (1982) Tectal projections in teleosts: responses of some target nuclei to direct tectal stimulation. Brain Res. 242: 3-9
- Wilm, C. und B. Fritsch (1990) Ipsilateral retinofugal projections in a percomorph bony fish: their experimental induction, specificity and maintenance. Brain Behav. Evol. 36: 271-299
- Winkelmann, L. und E. Winkelmann (1968) Vergleichend histologische Untersuchungen zur funktionellen Morphologie des Tectum opticum verschiedener Teleostier. J. Hirnforsch. 10: 1-16
- Wullimann, M. F. (1985) Zum Gehirn von *Rhinecanthus aculeatus* (Linnaeus 1758) (Balistidae, Tetraodontiformes, Teleostei). Inauguraldissertation, Basel
- Wullimann, M. .F. (1994) The teleostean torus longitudinalis: a short review on its structure, histochemistry, connectivity, possible function, and phylogeny. Europ. J. Morph. 32: 235-242
- Wullimann, M. F. (1997) The central nervous system. In D. H. Evans: The physiology of fishes. Boca Raton: CRC Press, S. 245-282
- Wullimann, M. F., M. H. Hofman und D. L. Meyer (1991a) Histochemical, connectional and cytoarchitectonic evidence for a secondary reduction of the pretectum in the European eel, *Anguilla anguilla*: a case of parallel evolution. Brain Behav. Evol. 38: 290-301
- Wullimann, M. F. und D. L. Meyer (1990) Phylogeny of putative cholinergic visual pathways through the pretectum to the hypothalamus in teleost fish. Brain Behav. Evol. 36: 14-29
- Wullimann, M. F., D. L. Meyer und R. G. Northcutt (1991b) The visually related posterior pretectal nucleus in the non-percomorph teleost *Osteoglossum bicirrhosum* projects to the hypothalamus: a Dil study. J. Comp. Neurol. 312: 415-435

- Wullimann, M. F. und R. G. Northcutt (1988) Connections of the corpus cerebelli in the green sunfish and the common goldfish: a comparison of the perciform and cypriniform teleosts. *Brain Behav. Evol.* 32: 293-316
- Wullimann, M. F. und R. G. Northcutt (1989) Afferent Connections of the valvula cerebelli in two teleosts, the common goldfish and the green sunfish. *J. Comp. Neurol.* 289: 554-567
- Wullimann, M. F. und R. G. Northcutt (1990) Visual and electrosensory circuits of the diencephalon in mormyrids: an evolutionary perspective. *J. Comp. Neurol.* 297: 537-552
- Wullimann, M. F., B. Rupp und H. Reichert (1996) *Neuroanatomy of the zebrafish brain.* Birkhäuser Verlag, Berlin
- Yew, D. T. und H. M. Yoshihara (1977) An ultrastructural study on the retina of the blind cave fish (*Astyanax hubbsi*). *Cytologia (Tokyo)* 42: 175-180
- Yokoyama, R., B. E. Knox und S. Yokoyama (1995) Rhodopsin from the fish, *Astyanax*: role of tyrosine 261 in the red shift. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 36: 939-945
- Yokoyama, S., A. Meany, H. Wilkens und R. Yokoyama (1995) Initial mutational steps toward loss of opsin gene function in cavefish. *Mol. Biol. Evol.* 12: 527-532
- Yoshimoto, M. und H. Ito (1993) Cytoarchitecture, fiber connections, and ultrastructure of the nucleus pretectalis superficialis pars magnocellularis (PSm) in carp. *J. Comp. Neurol.* 336: 433-446
- Zilles, K., B. Tillmann und R. Bennemann (1983) The development of the eye in *Astyanax mexicanus* (Characidae, Pisces), its blind cave derivative, *Anoptichthys jordani* (Characidae, Pisces), and their crossbreds. *Cell Tissue Res.* 229: 423-432

## 6 Anhang

### 6.1 Verzeichnis der verwendeten Reagenzien

Agar Agar.....	1615, Merck (Darmstadt)
Dil.....	Molecular Probes/Inc. (Eugene, Oreg., USA)
Dinatrium-EDTA (Titriplex III).....	8421, Merck (Darmstadt)
Eiweiß-Glycerin.....	3T 012, Chroma-Gesellschaft (Köngen/.N.)
Essigsäure.....	1.00063, Merck (Darmstadt)
Ethanol.....	1170, CG Chemikalien (Laatzen)
Filmentwickler.....	Rodinal, Agfa (Leverkusen)
Fixierer.....	Tetenal (Norderstedt)
Histoclear.....	3295, Life Sciences (Frankfurt/ Main)
Histomount.....	238205, Life Sciences (Frankfurt/ Main)
Histoplast-S.....	24895, Serva (Heidelberg)
Karion F.....	2993, Merck (Darmstadt)
Kresylviolett.....	5235, Merck (Darmstadt)
Lithiumcarbonat.....	5671, Merck (Darmstadt)
Luxol Fast Blue MBS.....	1B 389, Chroma-Gesellschaft (Stuttgart-Untertürkheim)
Natriumhydroxid Plätzchen.....	6462, Merck (Darmstadt)
Natronlauge.....	1.09137, Merck (Darmstadt)
Natriumdihydrogenphosphat-Monohydrat.....	438 Merck (Darmstadt)
wasserfreies di-Natriumhydrogenphosphat...	417 Merck (Darmstadt)
Papierentwickler.....	Neutol Liquid NE, Agfa (Leverkusen)
Paraformaldehyd.....	4005, Merck (Darmstadt)
Salzsäure.....	1.09057, Merck (Darmstadt)
Technovit.....	7100 und 3040 Heraeus Kulzer (Wehrheim/Ts.)
Tricainmethansulfonat.....	MS 222, Sigma (Deisenhofen)



## 6.2 Verzeichnis der verwendeten Lösungen

Phosphatpuffer: 0.2 M Stammlösung: - 5.52 g  $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$   
- 22.74 g  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$   
- 1000 ml bidestilliertes  $\text{H}_2\text{O}$   
→ pH 7.4 einstellen

Vorlauflösung der Perfusion: - 500 ml 0.2 m Phosphatpuffer  
- 500 ml bidestilliertes  $\text{H}_2\text{O}$   
- 250 mg  $\text{NaNO}_2$

Fixierungslösung: 4% Paraformaldehyd in 0,1 M Phosphatpuffer (pH 7,4)  
- 500 ml bidestilliertes  $\text{H}_2\text{O}$   
- 40 g Paraformaldehyd  
→ lösen bei 60-70 °C  
→ mit 1 N NaOH pH 7.4 einstellen  
- 500 ml 0.2 m Phosphatpuffer

Entkalkungslösung: - 41.3 g Dinatrium-EDTA  
- 4.4 g Natriumhydroxid Plätzchen  
- 1000 ml bidestilliertes Wasser  
- pH 7.2 einstellen

Luxol Fast Blue MBS-Lösung: - 1 g Luxol Fast Blue MBS  
- 1 l 96%iges Ethanol  
- 5 ml 10%ige Essigsäure

Kresylechtviolettlösung: - 1 g Kresylechtviolett  
- 1000 ml bidestilliertes Wasser  
- 15 Tropfen 10%ige Essigsäure

Lithiumcarbonatlösung: - 0.05 g Lithiumcarbonat  
- 100 ml bidestilliertes Wasser

### 6.3 Verzeichnis der verwendeten Verbrauchsmaterialien

Filme.....	Pan F (50) S/W, Ilford (Photobedarf) 400 Delta Professional S/W, Ilford (Photobedarf)
Mikrochirurgische Klinsen.....	BB365R, Aesculap (Tuttlingen)
Minutien.....	Entomologischer Bedarf, Fa. Fiebig (Berlin)
Photopapier.....	Ilfospeed RC Deluxe Glossy, Härte 4, Ilford, (Photobedarf)
Pinzetten.....	Hans Geuder (Heidelberg)
Rasierklinsen.....	Rotbart extra dünn, Gillette (Berlin)
Skalpelli Griff.....	B46, Aesculap (Tuttlingen)

### 6.4 Verzeichnis der verwendeten Geräte

Aufsetzkamera für.....	C 35 M, Zeiss (Oberkochen)
Mikrophotographie	
Fluoreszenzmikroskop.....	Universal, Zeiss (Oberkochen)
Operationsmikroskop.....	OPMI 6-F, Zeiss (Oberkochen)
Perfusionsvorrichtung.....	Eigenkonstruktion, bestehend aus zwei 1 l PE-Saugflaschen mit ableitendem Transfusionsbesteck (Tropfkammer und Transfusionschlauch) in 1 m Höhe befestigt. Die Systeme wurden mit einem Dreiweghahn verbunden, der über einen Perfusionschlauch in einer Perfusionskanüle endete. Mit einem zusätzlichen Hahn konnte eine genaue Dosierung ermöglicht werden.
Photomakroskop.....	M 400, Wild (Heerbrugg, Schweiz)
Photomikroskop.....	Photomikroskop III R524, Zeiss (Oberkochen)
Serienschnittmikrotom.....	Minot, Jung (Heidelberg)
Standardlichtmikroskop.....	Zeiss (Oberkochen)
Vibrator.....	Model G, Oxford (Foster City, Calif., USA)

### Eidesstattliche Versicherung

Hiernit versichere ich, die vorliegende Arbeit

- selbständig und nur unter zur Hilfenahme der von mir angegebenen Hilfsmittel angefertigt und
- weder als Diplomarbeit noch ähnliche Prüfungsarbeit verwendet zu haben.

Hannover, den 30.03.1999

*Ch. Natke*

## Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. K. Wächtler für seine Anregung, dieses interessante Thema zu bearbeiten, seine unterstützende Betreuung während der Durchführung der Untersuchungen, die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und den damit verbundenen Arbeitsmöglichkeiten sowie für alle Freiheiten, die er mir während meiner Arbeit am Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover gewährte.

Herrn Prof. Dr. W. Meyer vom Anatomischen Institut der Tierärztlichen Hochschule Hannover möchte ich für seine anregenden Diskussionen und für die Übernahme des Korreferates danken.

Dem Landesmuseum Hannover, vor allem Herrn Klaus Hempel, danke ich herzlich für die Überlassung der Flußfischpaare des *Astyanax mexicanus* und für die wertvollen Tips zu Hälterungs- und Nachzuchtfragen.

Danken möchte ich auch

- Herrn Prof. Dr. M. F. Wullimann für seine Hilfe bei der Interpretation einiger diencephaler Kerngebiete und seine Anregungen zu den Markierungsversuchen;
- Herrn Dr. P. Ebinger und Herrn Dr. B. Huchzermeyer für ihre ständige Hilfs- und Diskussionsbereitschaft;
- Herrn Dr. R. Löhmer und Herrn Prof. Dr. S. Steinlechner für interessante Gespräche;
- Frau H. Breitrück für ihre histologische Unterstützung;
- den vielen anderen Mitarbeitern, die für eine sehr angenehme Atmosphäre am Institut für Zoologie sorgen

und

- natürlich besonders meiner Familie für ihre Hilfe jeglicher Art.

Die vorliegende Untersuchung wurde durch ein Stipendium im Rahmen des Hochschulsonderprogramm III (Nds. Ministerium für Wissenschaft und Kultur) gefördert.

## Wissenschaftlicher Werdegang

Name:	Charlotte Natke
Anschrift:	Kochstr. 4, 30451 Hannover
Geboren:	14.08.1960 in Bremen
Familienstand:	ledig, ein Kind
1966 - 1979 15.06.1979	Grundschule und Gymnasien in Bremen und Hannover Abitur
03/1980 - 06/1980	Praktikum im Zoologischen Garten Hannover
WS 1980/81 - SS 1984	Studium der Geisteswissenschaften (Universität Hannover)
10/1984 - 04/1985	Freilandbeobachtung von Orang Utans (Sumatra/Indonesien)
WS 1985/86	Beginn des Studiums der Biologie an der Universität Hannover
WS 1990/91	Hauptdiplomprüfungen
02.05.1991 - 02/1992	Geburt meines Sohnes und Familienphase
02/1992 - 12/1993	Diplomarbeit an der Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft, Institut für Kleintierforschung in Celle, Forschungsbereich Physiologie bei Dr. R. Großmann, unter Leitung von Frau Prof. Dr. Parvizi zum Thema „Autoradiographischer Nachweis und Lokalisation von Angiotensin II - Rezeptoren im Gehirn des Huhnes ( <i>Gallus domesticus</i> )“
10.12.1993	Studienabschluß als Diplom-Biologin
01/1994 - 02/1995	Familienphase
01.03.1995 - 31.10.1995	Promotionsstipendium im Rahmen des Hochschulsonderprogrammes II/III durch die Universität Hannover. Arbeiten an der Dissertation „Vergleichende Untersuchungen am optischen System von Fluß- und Höhlenform des Silbersalmlers <i>Astyanax mexicanus</i> (Characidae, Teleostei): Faserdarstellung mit Hilfe fluoreszierender Carbocyanine“ unter Anleitung von Prof. Dr. K. Wächtler am Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover
01.11.1995 - 28.02.1998	Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover. Fortsetzung der Dissertation und Durchführung von Lehrveranstaltungen
02.06.1998 - 28.04.1999	Zusatzqualifikation „Management und Marketing in der Wirtschaft“ für Naturwissenschaftler und Ausbildung zur DGQ-Qualitätsmanagementbeauftragten u. internen Auditorin

**Bisherige Veröffentlichungen:**

- Natke C., R. Gerstberger und R. Grossmann (1993) Angiotensin II receptor binding in the chicken brain and pituitary: Autoradiographic localization. Proceedings of the 21th Göttingen Neurobiology Conference, 4th-6th June 1993. Thieme, Stuttgart, Abstr. 615
- Natke C., R. Gerstberger und R. Grossmann (1994) Angiotensin II receptor binding in chicken brain and pituitary: autoradiographic localization. Experimental and Clinical Endocrinology 102 [Suppl.1], 139 (Abstr. 200)
- Natke C., R. Gerstberger und R. Grossmann (1996) Angiotensin II-binding sites in chicken brain and pituitary: autoradiographic localization. Cell & Tissue Research 283, 297-303