

JOANNA HALICKA

Katedra i Klinika Psychiatrii
Uniwersytet Medyczny im. Piastów Śląskich we Wrocławiu
Wybrzeże L. Pasteura 10, 50-367 Wrocław
E-mail: joannahalicka@op.pl

EWERSJA KRESOMÓZGOWIA – EWOLUCYJNA SPECYFIKA MÓZGU RYB PROMIENIOPŁETWYCH (ACTINOPTERYGII)

WPROWADZENIE

Ryby promieniopłetwe (Actinopterygii) stanowią największą grupę żyjących kręgowców, liczącą obecnie około 30 tysięcy gatunków. W obrębie tej grupy taksonomicznej panuje olbrzymie zróżnicowanie pod względem anatomicznym, behawioralnym, a także ekologicznym (NELSON 2006).

W ostatnich latach obserwujemy wzrost zainteresowania badaczy budową morfologiczną kresomózgowia ryb promieniopłetwych, na który wpływ ma proces zwany ewersją. Temat ewersji kresomózgowia zyskuje zainteresowanie ze względu na coraz większe znaczenie danio pręgowanego (*Danio rerio*, Cyprinidae, Teleostei), należącego do ryb promieniopłetwych, jako gatunku modelowego. W związku z tym, coraz bardziej istotnym wydaje się poznanie podstaw fizjologii, anatomii i mechanizmów regulacji zachowania u tego gatunku. Dotyczy to także mechanizmów rozwoju kresomózgowia, formującego się odmiennie w stosunku do innych kręgowców. Powodem tego zróżnicowania jest zjawisko zwane ewersją (inwaginacja).

W niniejsze pracy podjęto próbę opisu dwóch typów morfogenetycznej budowy kresomózgowia szczękowców, za który odpowiedzialne są przeciwstawne procesy: ewersja i inwersja. Opisano także organizację kresomózgowia ryb promieniopłetwych, a także homologię ośrodków tej części mózgu. W procesie ewersji następuje odwrotna lokalizacja przyśrodkowego i bocznego płaszcza (łac. *pallium*), w porównaniu do innych kręgowców.

DWA SPOSOBY ROZWOJU KRESOMÓZGOWIA U SZCZĘKOWCÓW: INWERSJA I EWERSJA

Wyróżnia się dwa typy budowy morfologicznej kresomózgowia szczękowców, za które odpowiedzialne są przeciwstawne procesy: ewersja i inwersja.

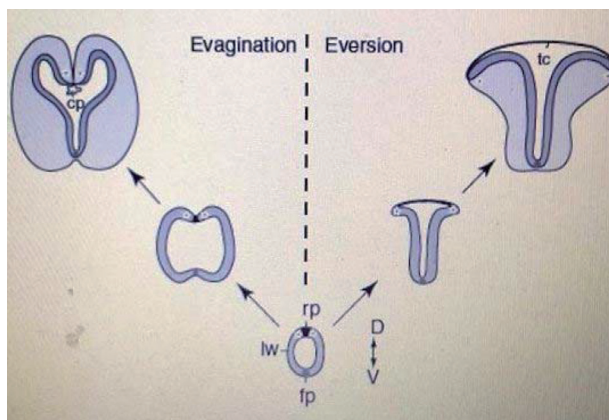
U większości taksonów kręgowców występuje inwersja kresomózgowia. Proces ten ma miejsce u czworonogów (Tetrapoda), u ryb chrzęstnych (Chondrichthyes) oraz ryb kostnych (Osteichthyes), z wyjątkiem promieniopłetwych (Actinopterygii). Inwersja polega na odginaniu się części grzbietowej kresomózgowia do wewnątrz. Górne i dolne ściany kresomózgowia rozszerzają się wolniej niż ściany boczne, w efekcie czego kresomózgowie dzieli się na dwie półkule. Po początkowym okresie ekspansji proliferacyjnej, ściany kresomózgowia stopniowo gęstnieją, a komórki wzrostowe gromadzą się na powierzchni nabłonka. U gadów, ptaków i ssaków to pogrubienie jest tak wyraźne, że prowadzi do formowania się kilku dokomorowych grzbietów (np. węzły kardynalne u ssaków), które stopniowo zwiększają wielkość kresomózgowia (STRIEDTER i NORTHCUTT 2006).

Ewersja jest natomiast procesem rozwoju kresomózgowia występującym u ryb promieniopłetwych (Actinopterygii), które stanowią ponad połowę gatunków wszystkich kręgowców. Proces ten polega na odginaniu na boki części grzbietowej (łac. *area dorsalis telencephalon*) embrionalnego kresomózgowia. W wyniku tego procesu powstają dwie półkule, które otacza pojedyncza komora (BUTLER i HODOS 1996, NIEUWENHUYTS 2011).

Słowa kluczowe: ewersja, kresomózgowie, promieniopłetwe

U ryb promieniopłetwych kresomózgowie również rozszerza się podczas wczesnego okresu rozwojowego, ale nierównomiernie. W przeciwieństwie do inwersji, ewersja jest procesem, gdzie ściany boczne wyginają się na zewnątrz wzdłuż linii grzbietowej, a następnie rozszerzają się na boki. Po rozpoczęciu neurogenezy ściany kresomózgowia zaczynają gęstnieć, podobnie jak w procesie inwersji. Dlatego kresomózgowie powstałe w procesie ewersji nie musi być małe. Jedynie komory kresomózgowia są mniejsze z powodu ewersji, nawet przed rozpoczęciem neurogenezy (STRIEDTER i NOTHCUTT 2006). Drugim ważnym aspektem ewersji jest to, że początkowo grzbietowo-przyśrodkowe obszary kresomózgowia, zajmują grzbietowo-boczną pozycję w kresomózgowiu osobników dorosłych. Na rycinie 1 przedstawiono porównanie rozwoju ontogenetycznego kresomózgowia w procesie inwersji i ewersji.

Tuż po zamknięciu cewy nerwowej, kresomózgowie zarodków wszystkich kręgowców, z wyjątkiem ryb promieniopłetwych, tworzy mały pęcherzyk, który składa się wyłącznie z *neuroepithelium* (Ryc. 1). W miarę postępu ontogenezy, to *neuroepithelium* rozszerza się na powierzchnię, ale pozostaje na względnie stałym poziomie grubości. Ponieważ górne i dolne ściany kresomózgowia (odpowiednio Rp i Fp) rozszerzają się wolniej niż ściany boczne (Lw), pęcherzyk kresomózgowia stopniowo dzieli się na dwie półkule. Rozbudowa *neuroepithelium* kresomózgowia u ryb promieniopłetwych nie prowadzi do tworzenia dwóch półkul, ale powoduje, że ściany grzbietowe kresomózgowia wywijają się na boki. Jako część tego wywinięcia, ściana górna rozrzedza się i tworzy tkankę naczyniówkową (łac. *tela choroidea*, Tc). Po rozpoczęciu neurogenezy, ściany kresomózgowia zagęszczają się, tak jak w procesie inwersji.



Ryc. 1. Schemat porównawczy rozwoju kresomózgowia w procesie inwersji (po lewej) oraz ewersji (po prawej) na przekrojach poprzecznych (STRIEDTER i NOTHCUTT 2006).

Być może największą różnicą pomiędzy kresomózgowiem powstałym w procesie inwersji i ewersji jest to, że grzbietowo-przyśrodkowa część młodego pęcherzyka kresomózgowia zachowuje grzbietowo-przyśrodkowe stanowisko w procesie inwersji, a przesuwa się w kierunku grzbietowo-brzusznym w procesie ewersji (STRIEDTER i NOTHCUTT 2006).

ORGANIZACJA I HOMOLOGIA OŚRODKÓW KRESOMÓZGOWIA GRZBIETOWEGO PROMIENIOPŁETWYCH

ORGANIZACJA KRESOMÓZGOWIA GRZBIETOWEGO PROMIENIOPŁETWYCH

U ryb promieniopłetwych płaszcz mózgu można podzielić na pięć rejonów (Dm, Dd, Dla, Dlb i Dl) o ostro zarysowanych granicach. Niektóre z tych obszarów wystają jako oddzielne płaty do wnętrza przestrzeni komorowej.

Stopień ewersji ścian kresomózgowia różni się znacznie pomiędzy różnymi grupami promieniopłetwych (JOHNSTON 1911, NIEUWENHUYS 1963, NOTHCUTT i BRADFORD 1980), co prowadzi do znacznego zróżnicowania organizacji kresomózgowia w tej grupie kręgowców (Northcutt i Davis 1983 za: ROMANOW 2009). U *Cladistia* ewersja jest niezwykle wyraźna, ale nie towarzyszy temu procesowi pogrubienie ścian płaszczu. U niektórych promieniopłetwych, Ginglymodi czy Salmonidae, ewersja jest jedynie nieznaczna, ale u *Amia* oraz u większości ryb doskonałokostnych jest znacznie bardziej zaakcentowana. U wszystkich promieniopłetwych powierzchnia wyściółkowa i komorowa kresomózgowia są większe od powierzchni opon mózgowo-rdzeniowych, a ta różnica jest dodatnio skorelowana ze stopniem ewersji (MARK i BRAFORD 2009).

Podłużna bruzda boczna (łac. *sulcus externus*) u wielu promieniopłetwych ogranicza powierzchnię oponową kresomózgowia. Głębokość bruzdy jest na ogół dodatnio skorelowana ze stopniem ewersji. Ta bruzda zewnętrzna nie występuje w kresomózgowiu, które uległo w nieznacznym tylko stopniu ewersji, np. u narybku chrzęstnokostnych z rodzaju *Scaphirhynchus*, jak również u innych chrzęstnokostnych – *Polyodon*, także u niszczuka *Lepisosteus*, a pośród kostnych, u Salmonidae. Bruzda jest płytka w umiarkowanie ewertowanym przodomózgowiu *Danio rerio* i bardzo dobrze widoczna u *Amia* i u większości innych ryb doskonałokostnych.

W kresomózgowiu, które uległo silnemu procesowi ewersji, np. u *Anguilla* i *Synbranchus*, bruzda boczna jest głębokim wcięciem, wypełnionym naczyniami (NIEUWENHUYS

2009). BUTLER (2000) zaobserwowała podobne zjawisko u *Astronotus*. Również u *Mormyrus* bruzda zewnętrzna jest głęboka, wąska szczelina. Przodomózgowie u *Arius* stanowi wyjątek od reguły. Im silniej zachodzi proces ewersji, tym głębsza bruzda boczna; u tego rodzaju ewersja jest zaawansowana, a mimo to bruzda jest słabo rozwinięta.

HOMOLOGIE KRESOMÓZGOWIA GRZBIETOWEGO RYB PROMIENIOPŁETWYCH

Homologia oznacza wspólne ewolucyjnie pochodzenie struktur, występujące u różnych grup taksonomicznych. Polega ona na istotnym podobieństwie ewolucyjnym i ontogenetycznym organów bądź ich części (ULLICH 1973). Cechę potomków uznaje się za homologiczną, jeśli występowała u wspólnego ich przodka.

Początkowo sądzono, że w kresomózgowiu ewertowanym homologiczne grupy komórek zajmują morfologicznie podobną pozycję, co w kresomózgowiu inwertowanym (HOLMGREN 1920). W późniejszym czasie pogląd ten ewoluował. Zakładano, że jest to proces znacznie bardziej skomplikowany, polegający na zmianie pozycji grup komórek kresomózgowia (NIEUWENHUYNS 1969). Hipoteza ta została potwierdzona w późniejszych badaniach histochemicznych.

Model częściowej ewersji (WULLIMANN i MUELLER 2004) zakłada, że obszar wchłowy płaszcz (rejon grzbietowy kresomózgowia, strefa tylna; Dp) jest homologiczny do płaszczu bocznego (kory gruszkowatej) u ssaków i jest migrującą pochodną obszaru przykomorowego, który u ryb promieniopłetwych leży w części rejonu grzbietowego kresomózgowia, strefie przyśrodkowej. Istnieją znaczące dowody w połączeniach nerwowych (NORTHCUTT 2006), które wskazują na to, że Dm jest homologiczne do ciała migdałowatego (brzuszej pochodnej płaszczu), a Dl jest homologiczne do hipokampa (przyśrodkowej pochodnej płaszczu) (SALAS i współaut. 2003).

YAMAMOTO i współaut. (2007) zaproponowali model ewersji płaszczu u promieniopłetwych, który obejmuje następujące homologie: homologiem jądra taśmowego (nT) jest płaszcz brzuszny, Dp jest homologiem płaszczu bocznego, a obszary Dm, Dd i Dld są homologiczne do płaszczu grzbietowego. Natomiast przyśrodkowa część płaszczu czworonogów jest homologiczna do Dlv u promieniopłetwych. Głównym argumentem przemawiającym za teorią przynależności Dld do grzbietowego płaszczu jest jego pozycja topologiczna i układ dróg zstępujących do międzymózgowia (WULLIMANN i MUELLER 2004). NORTHCUTT (2006) oraz BRUCE i BRAFORD (2008) umiejscowili jednak Dld razem z Dlv w przyśrodkowej części płaszczu.

Wskazówką do identyfikacji przyśrodkowego homologa płaszczu jest zamocowanie tkanki naczyńiówkowej. U karpiowatych tkanka naczyńiówkowa pochodzi z brzuszno-bocznych krawędzi Dl. Zatem obszar Dl jest homologiczny do przyśrodkowego płaszczu innych kręgowców. Ostatnie badania behawioralne potwierdziły, że obszar Dlv jest homologiczny do przyśrodkowej części płaszczu (ADRIO i współaut. 2002, SALAS i współaut. 2003, SAITO i WATANABE 2006).

Niektórzy badacze (BRAFOR D 1995, YAMAMOTO i współaut. 2007) zaprzeczają powszechnemu pogładowi o prostej ewersji, polegającej na prostym wywinieciu ściany grzbietowej kresomózgowia. Ich zdaniem, gdyby zachodziła prosta ewersja, granice części grzbietowej kresomózgowia byłyby ustanowione zawsze promieniowo. Natomiast w ogonowej części kresomózgowia występuje horyzontalny układ granic. Co więcej, nie wszystkie części grzbietowego kresomózgowia można znaleźć na tym poziomie. Dl jest duże dogłowowo, ale znika ogonowo do przedniego spoidła (Ryc. 2 D). Dp jest resztkowe i występuje tylko w końcowym odcinku, do połowy części kresomózgowia. W obszarze ogonowym, Dp staje się coraz większe, zwłaszcza w częściach: przyśrodkowej, ogonowej i bocznej (Ryc. 2 E). nT jest nieobecne w części dogłowowej kresomózgowia. Widoczna grzbietowo granica pomiędzy Dl i Dm biegnie ukośnie ogonowo-bocznie i nie osiąga ogonowego marginesu kresomózgowia (Ryc. 2 F). Z powyższej analizy wynika, że organizacja kresomózgowia ryb promieniopłetwych nie może być wyjaśniona przez prostą ewersję.

Zgodnie hipotezą YAMAMOTO i współaut. (2007), ewersja występuje nie tylko grzbietowo-bocznie, ale również ogonowo-bocznie (Ryc. 2 F). Jeśli ta hipoteza jest słuszna, ogonowo zorientowane elementy wywiniecia dominowałyby w brzusznej części płaszczu. Część okołokomorowa płaszczu powinna przesunąć się w kierunku tylnym. Wówczas, ta część kresomózgowia mogłaby zostać utracona na poziomie dogłowowym. To może tłumaczyć, dlaczego Dp i nT jest resztkowe lub nieobecne dogłowowo. Model ten ma za zadanie wyjaśnić dokomorowy charakter ogonowych i bocznych marginesów Dp i nT (domniemyanych homologów bocznej i brzusznej części kory mózgowej ssaków). Te strefy płaszczu kresomózgowia promieniopłetwych tworzą obszar dogłowowy w korze ssaków (YAMAMOTO i współaut. 2007). Ponadto, model ten dobrze wyjaśnia także ukośną granicę między Dm i Dl i zanik grzbietowego Dl na tylnym biegunie kresomózgowia.

W modelu częściowej ewersji jądra kresomózgowia położone są przyśrodkowo, a

Część badaczy uznała, że granica między *pallium* i *subpallium* odpowiada granicy między częścią grzbietową i częścią brzuszną kresomózgowia (NIEUWENHUYNS 1963), podczas gdy inni badacze uznali, że leży ona między obszarem grzbietowym części przyśrodkowej (Dm) i obszarem bocznym (Dp) (NORTHCUTT i BRAFORD 1980). Niedawne badania molekularne popierają tę hipotezę (ALUNNI i współaut. 2004, KAGE i współaut. 2004).

Wszystkie ryby promieniopłetwe mogą posiadać odpowiedniki czterech regionów płaszcza czworonogów, czyli części: grzbietową, brzuszną (ciało migdałowe), boczną i przyśrodkową (hipokamp).

Brzuszne i boczne obszary płaszcza są ściśle ze sobą powiązane, tak samo jak części grzbietowe i przyśrodkowe. Pierwotnie obszary położone najbliżej płaszcza stanowiły drogi węchowe. Wejście dróg węchowych do płaszcza stawało się z czasem mniej rozległe i dochodziło do wzrostu złożoności jąder, których komórki wymigrowały z guzka tylnego. Stały się one zaczątkiem szlaków łączących międzymózgowie i kresomózgowie. W korelacji z ostatnimi zmianami, cele dróg wstępujących: brzusznego i grzbietowego płaszcza, zwiększały swoje wymiary, złożoność i stopień parcelacji.

ROLA BIAŁKA REELIN W PROCESIE EWERSJI

Uważa się, iż białko Reelin funkcjonuje w interakcjach pomiędzy komórkami oraz jako mediator w migracji neuronowej w warstwowych strukturach ośrodkowego układu nerwowego. COSTAGLI i współaut. (2002) oddzielając ortolog genu reeliny i badając jej przejawy w mózgu u form embrionalnych i osobników dorosłych, rzucił światło na rozumienie rozwoju kresomózgowia ryb kosntych, które jest fomowane w procesie ewersji i skutkuje utworzeniem nielaminarnego (nieuwarstwionego) płaszcza. W piątym dniu po zapłodnieniu znaleziono u form embrionalnych ryb kosntych znaczne ilości reeliny mRNA w kresomózgowiu grzbietowym, w obszarach wzgórze i podwzgórze, w jądrach przedpokrywowych, w pokrywie optycznej, mózdzku, tyłomózgowiu, tworze siatkowym, oraz rdzeniu kręgowym, ograniczając się głównie do neuronów postmitotycznych. Schemat ten utrzymuje się u danio pręgowanego w wieku od 1 do 3 miesięcy. Wykazano tym samym, że dystrybucja reeliny mRNA jest zachowana w wielu obszarach mózgu kręgowców. Natomiast wyjątkiem jest fakt, iż reelina występuje w większości komórek obszarów grzbietowych ewertowanego kresomózgowia embrionalnych form danio pręgowanego, podczas gdy ogranicza się ona do specyficznych populacji neu-

ronalnych w rozwoju kresomózgowia u owo-dniowców. Aby lepiej zrozumieć genezę tych różnic, przeanalizowano występowanie reeliny w kresomózgowiu płazów. Występowanie reeliny kresomózgowej u *Xenopus laevis* (plata-na szponiasta) wykazuje więcej podobieństw do schematu budowy owo-dniowców niż ryb kosntych. Zatem różnice w występowaniu reeliny pomiędzy rybami kosntymi a czworonogami są prawdopodobnie spowodowane odmiennymi rolami reeliny w procesie ewersji, charakterystycznej dla kresomózgowia ryb kosntych.

DANIO PRĘGOWANE JAKO ORGANIZM MODELOWY W BADANIACH WCZESNEJ FAZY ROZWOJU MÓZGU

W ostatnich latach obserwujemy wzrost znaczenia jednego z przedstawicieli promieniopłetwych, *Danio rerio*, jako organizmu modelowego. Obok żab (*Xenopus*) i *Mus musculus*, gatunek ten stanowi jeden z głównych modeli dla badań genetycznych wczesnej fazy rozwoju mózgu. WULLIMANN i PUELLES (1999) wykazał, że pomiędzy 1 a 10 dniem po zapłodnieniu, grzbietowa strefa proliferacji kresomózgowia (łac. *pallium*) rozciąga się spójnie z procesem ewersji w odcinku bocznym u szczytu kresomózgowia. Podpłaszczowa część kresomózgowia składa się z obszaru grzbietowego i brzusznego. Obszar preoptyczny również zawiera grzbietowe i brzuszne strefy proliferacji. W międzymózgowiu właściwym obecne są oddzielne strefy proliferacji w uzdeczce (łac. *habenula*) oraz w okołokomorowych masach komórek wzgórze grzbietowego, we wzgórzu brzuszno i w polu przedpokrywowym (*pretectum*). Idąc w stronę brzuszno-ogonową, trzy wymienione masywne strefy proliferacji wydają się być zastąpione przez cieńsze, ale wyraźnie zaznaczone strefy proliferacji. Dwie z nich reprezentują brzuszno-ogonową ciągłość grzbietowego i brzusznego wzgórze i znajdują się w obszarze tylnym u form dorosłych ryb kosntych. Trzecia leży w obrębie jądra przyśrodkowej podłużnej wiązki. Dodatkowo występuje kilka podwzgórzowych stref proliferacyjnych. Dane dla międzymózgowia są w dużej mierze zgodne z modelem neuromerycznym struktury mózgu PUELLESA i RUBENSTEINA (1993), opartym głównie na danych dotyczących owo-dniowców. Ogólnie rzecz biorąc, zrozumienie prosomerycznego pochodzenia mas komórkowych w przedomózgowiu ryb kosntych można uznać za kluczowe dla ich interpretacji porównawczej.

PODSUMOWANIE

Zjawisko ewersji zostało po raz pierwszy zbadane już ponad 100 lat temu (GAGE

1893, HOLMGREN 1922, NIEUWENHUYS 1963), a mimo to natura procesu nadal nie jest do końca wyjaśniona. Kresomózgowie ryb promieniopłetwych różni się pod względem anatomicznym od kresomózgowia innych kręgowców (NORTHCUTT i BRAFORD 1980, WULLMANN i MUELLER 2004).

Niniejsza praca przedstawia próby wyjaśnienia procesu ewersji. Początkowo ewersję uważano za proces prostej przebudowy zewnętrznego i dolnego płata grzbietowego fragmentu ściany kresomózgowia (GAGE 1893). Tę koncepcję podzielało wielu badaczy, którzy uważali, że homologiczne grupy komórek zajmują morfologicznie podobną pozycję, co u czworonogów (HOLMGREN 1920). W późniejszym czasie pogląd ten ewoluował; zakładano, że ewersja jest to proces znacznie bardziej skomplikowany, polegający na wędrowaniu grup komórek kresomózgowia (NIEUWENHUYS 1963). W procesie ewersji następuje odwrotna lokalizacja przyśrodkowego i bocznego płaszcza (*pallium*), w porównaniu do innych kręgowców. Największemu zróżnicowaniu względem czworonogów ulega część grzbietowa, podczas gdy część brzuszna pozostaje względnie niezmieniona (MEEK i NIEUWENHUYS 1998).

Poziom zaawansowania procesu ewersji jest różny w poszczególnych taksonach promieniopłetwych, co prowadzi do znacznego zróżnicowania organizacji kresomózgowia w tej grupie kręgowców (NORTHCUTT i DAVIS 1983 za: ROMANOW 2009). Ponadto, promieniopłetwe stanowią największą grupę żyjących kręgowców, liczącą obecnie około 30 tysięcy gatunków (NELSON 2006) i zróżnicowaną morfologicznie również pod względem budowy kresomózgowia. Z tego powodu ustalenie homologii ośrodków kresomózgowia *Actinopterygii* w stosunku do innych grup kręgowców jest bardzo trudne (NIEUWENHUYS 1963, NORTHCUTT i DAVIS 1983 za: ROMANOW 2009), mimo że mechanizmy leżące u podstaw regionalizacji i specjalizacji neuronów ośrodkowego układu nerwowego są dobrze zachowane w ewolucji kręgowców.

Niniejsza praca jest także próbą opisu zjawiska ewersji. Zjawisko to wymaga dalszych prac nad wyjaśnieniem przyczyn i mechanizmów molekularnych, a także skutków behawioralnych istnienia tego procesu.

STRESZCZENIE

Ryby promieniopłetwe (*Actinopterygii*) stanowią największą grupę żyjących kręgowców, liczącą obecnie około 30 tysięcy gatunków. W obrębie tej grupy taksonomicznej panuje olbrzymie zróżnicowanie pod względem anatomicznym, behawioralnym, a także ekologicznym.

W ostatnich latach obserwujemy wzrost zainteresowania badaczy budową morfogenetyczną kresomózgowia ryb promieniopłetwych, do których należy *Danio rerio*,

organizm modelowy coraz częściej wykorzystywany do badań nad wczesną fazą rozwoju mózgu. Niniejsza praca jest próbą opisu zjawiska ewersji. Zjawisko to wymaga dalszych prac nad wyjaśnieniem przyczyn oraz poznaniem mechanizmów molekularnych, a także skutków behawioralnych istnienia tego procesu.

LITERATURA

- ADRIO F., ANADÓN R., RODRÍGUEZ-MOLDES I., 2002. *Distribution of tyrosine hydroxylase (TH) and dopamine hydroxylase (DBH) immunoreactivity in the central nervous system of two chondrosteian fishes (Acipenser baeri and Huso huso)*. J. Comp. Neurol. 448, 280-297.
- ALUNNI A., BLIN M., DESCHET K., BOURRAT F., VERNIER P., RÉTAUX S., 2004. *Cloning and developmental expression patterns of Dlx2, Lhx7 and Lhx9 in the medaka fish (Oryzias latipes)*. Mech. Dev. 121, 977-983.
- BRAFORD M. R. Jr., 1995. *Comparative aspects of forebrain organization in the ray-finned fishes: Touchstones or not?* Brain Behav. Evol. 46, 259-274.
- BRUCE L., BRAFORD M. R. JR., 2008. *Evolution of the limbic system*. [W:] *New encyclopedia of neuroscience*. SQUIRE L., ALBRIGHT T., BLOOM F., GAGE F., SPITZER N. (red.). San Diego, CA, Elsevier Academic Press.
- BUTLER A. B., 2000. *Topography and topology of the teleosts telencephalon: a paradox resolved*. Neurosci. Lett. 293, 95-98.
- BUTLER A. B., HODOS W., 1996. *Comparative Vertebrate neuroanatomy: evolution and adaptation*. Wiley-Liss, New York.
- COSTAGLI A., KAPSIMALI M., WILSON S. W., MILONE M., 2002. *Conserved and divergent patterns of Reelin expressions in the zebrafish central nervous system*. J. Comp. Neurol. 450, 73-93.
- GAGE S. P., 1893. *The brain of Diemyctilus viridescens from larval to adult life and comparison with the brain of Amia and Petromyzon*. [W:] *Wilder quarter century book*. Ithaca, NY, Comstock Publishing Co., 259-314.
- HOLMGREN N., 1920. *Zur Anatomie und Histologie des Vorder- und Zwischenhirns der Knochenfische*. Acta Zool. 1, 137-315.
- HOLMGREN N., 1922. *Points of view concerning forebrain morphology in lower vertebrates*. J. Comp. Neurol. 34, 491-459.
- ISHIKAWA Y., YAMAMOTO N., YOSHIMOTO M., YASUDA T., MARUYAMA K., KAGE T., TAKEDA H., ITO H., 2007. *Developmental origin of diencephalic sensory relay nuclei in teleosts*. Brain Behav. Evol. 69, 87-95.
- JOHNSTON J. B., 1911. *The telecephalon of ganoids and teleosts*. J. Comp. Neurol. 21, 489-591.
- KAGE T., TAKEDA H., YASUDA T., MARUYAMA K., YAMAMOTO N., YOSHIMOTO M., ARAKI K., INOHARA K., OKAMOTO H., YASUMATSU S., WATANABE K., ITO H., ISHIKAWA Y., 2004. *Morphogenesis and regionalization of the medaka embryonic brain*. J. Comp. Neurol. 476, 219-239.
- MARK R., BRAFORD M. R. Jr., 2009. *Stalking the everted telencephalon: comparisons of forebrain organization in basal ray-finned fishes and teleosts*. Brain Behav. Evol. 74, 56-76.
- MEEK J., NIEUWENHUYS R., 1998. *Holosteans and teleosts*. [W:] *The central nervous system of vertebrates. Tom 2*. NIEUWENHUYS R., DONKELAR H. J. TEN, NICHOLSON C. (red.). New York, Springer, 759-937.

- NELSON J. S., 2006. *Fishes of the World*. Hoboken, John Wiley & Sons Inc., New Jersey.
- NIEUWENHUYNS R., 1963. The comparative anatomy of the actinopterygian forebrain. *J. Hirnforsch.* 6, 171-200.
- NIEUWENHUYNS R., 1969. A survey of the structure of the forebrain in higher bony fishes (Osteichthyes). *Ann. NY Acad. Sci.* 167, 31-64.
- NIEUWENHUYNS R., 2009. The forebrain of actinopterygians revisited. *Brain Behav. Evol.* 73, 229-252.
- NIEUWENHUYNS R., 2011. The development and general morphology of the telencephalon of actinopterygian fishes: synopsis, documentation and commentary. *Brain Struct. Funct.* 215, 141-157.
- NORTHCUTT R. G., 2006. Connections of the lateral and medial divisions of the goldfish telencephalic pallium. *J. Comp. Neurol.* 494, 903-943.
- NORTHCUTT R. G., BRADFORD M. R. JR., 1980. New observations on the organization and evolution of the telencephalon of actinopterygian fishes. [W:] *Comparative neurology of the telencephalon*. EBBESSON S. O. E. (red.). Plenum Press, New York, 41-98.
- PUELLES L., RUBENSTEIN J. L. R., 1993. Expression patterns of homeobox and other putative regulatory genes in the embryonic mouse forebrain suggests a neuromeric organization. *Trends Neurosci.* 16, 472-479.
- ROMANOW M., 2009. *Cytoarchitektonika kresomózgowia Acanthurus lineatus (Acanthuridae, Perciformes)*. Śląskie Prace Biologiczne 6.
- SAITO K., WATANABE S., 2006. Deficits in acquisition of spatial learning after dorsomedial telencephalon lesions in goldfish. *Behav. Brain Res.* 172, 187-194.
- SALAS C., BROGLIO C., RODRÍGUEZ F., 2003. Evolution of forebrain and spatial cognition in vertebrates: conservation across diversity. *Brain Behav. Evol.* 62, 72-82.
- STRIEDTER G. F., NORTHCUTT G., 2006. Head size constrains forebrain development and evolution in ray-finned fishes. *Evol. Develop.* 215-222.
- ULLICH W., 1973. *Zoopsychologia*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- WULLIMANN M. F., PUELLES L., 1999. Postembryonic neural proliferation in the zebrafish forebrain and its relationship to prosomeric domains. *Anat. Embryol.* 199, 329-348.
- WULLIMANN M. F., MUELLER T., 2004. Teleostean and mammalian forebrains contrasted: evidence from genes to behavior. *J. Comp. Neurol.* 475, 143-162.
- YAMAMOTO N., ITO H., 2005. Fiber connections of the anterior preglomerular nucleus in cyprinids with notes on telencephalic connections of the preglomerular complex. *J. Comp. Neurol.* 491, 212-233.
- YAMAMOTO N., ISHIKAWA Y., XUE H. G., BAHAXAR N., SAWAI I., YANG C. Y., OZAWA H., ITO H., 2007. A new interpretation on the homology of the teleostean telencephalon based on hodology and a new eversion model. *Brain Behav. Evol.* 69, 96-104.

KOSMOS Vol. 66, 3, 441-447, 2017

JOANNA HALICKA

Department and Clinic of Psychiatry, Medical University in Wrocław, Wybrzeże L. Pasteura 10, 50-367 Wrocław,
E-mail: joannahalicka@op.pl

EVERSION OF TLENCEPHALON – THE EVOLUTIONARY SPECIFICITY OF ACTINOPTERYGIAN FISH

Summary

Actinopteryngian fish constitute the biggest group of living vertebrates, which currently comprises around 30 thousand species. Within this taxonomic group there occurs a huge differentiation in respect of anatomy, behaviour and ecological environment.

In the last few years we have observed an increasing interest of scientists in the morphogenetic structure of the telencephalon of actinopteryngians. *Danio rerio*, a model organism for this group of fish, is increasingly used in studies on early phase of brain development. What particularly deserves attention is the distinct type of development of this part of brain in comparison with that of other vertebrates. The cause of this diversity is a phenomenon called eversion. This work consists an attempt to describe the phenomenon of eversion, which still needs further work to explain the causes and molecular mechanisms of cognition and behavioural effects of appearance of this process.

Key words: Actinopterygii, eversion, telecephalon