

MORFOMETRÍA Y TOPOLOGÍA DEL CEREBRO DEL PEZ TETRA COLA ROJA,
Aphyocharax anisitsi (CHARACIFORMES: CHARACIDAE)

LAURA RINCÓN^{1, 2}, LUCIANO CAVALLINO^{1, 2}, FELIPE ALONSO^{1, 3},
FABIANA LO NOSTRO² y MATÍAS PANDOLFI^{1, 2}

¹Laboratorio de Neuroendocrinología y Comportamiento, Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires (UBA), Ciudad Universitaria, C1428EHA - Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina
correo electrónico: pandolfi@bg.fcen.uba.ar

²Instituto de Biodiversidad y Biología Experimental y Aplicada (IBBEA), Universidad de Buenos Aires (UBA), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina

³División Ictiología, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR - Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina

RESUMEN. Se presenta una descripción histológica de los núcleos neuronales en las distintas regiones del cerebro del pez tetra cola roja *Aphyocharax anisitsi*. Se muestra, además, la morfología externa del cerebro que se estudió cuantificando la longitud y el área de los principales lóbulos (bulbos olfatorios, hemisferios telencefálicos, lóbulos ópticos y cerebelo). Se realizó un ANOVA para determinar posibles diferencias significativas entre dichas estructuras. Se fijaron diez individuos en solución de Bouin y se disecaron los cerebros para describir la anatomía externa y la captura digital de imágenes. Para estudiar la topología interna se procesaron los cerebros para un protocolo histológico de parafina con cortes en micrótopo y tinción de Nissl. Los resultados indicaron la presencia de los lóbulos típicos descriptos para otras especies de teleosteos. El análisis morfométrico mostró los lóbulos ópticos de mayor área y longitud y los bulbos olfatorios de menor tamaño. Dichos resultados sugieren predominio del sistema visual. El cerebelo presentó mayor longitud total que los hemisferios telencefálicos sin diferencias respecto al área. En lo que concierne a la topología interna, se observó a los núcleos asociados al cerebro anterior, medio y posterior. Los núcleos hallados en las distintas regiones no presentaron diferencias respecto de aquellos descriptos para otros miembros del Superorden Ostariophysi como el pez cebra (*Danio rerio*) o el neón cardenal (*Paracheirodon axelrodi*).

Palabras clave: *Aphyocharax anisitsi*, peces ornamentales, cerebro, neuronas, morfometría e histología.

MORPHOMETRY AND TOPOLOGY OF THE BRAIN OF BLOODFIN TETRA FISH
Aphyocharax anisitsi (CHARACIFORMES: CHARACIDAE)

SUMMARY. In this work a histological description of the neuronal nuclei present in the different regions of bloodfin tetra fish *Aphyocharax anisitsi* brain is presented. In addition, its external morphology studied quantifying the length and area of the main lobes (olfactory bulbs, telencephalic hemisphere, optic lobes and cerebellum) is shown. An ANOVA was performed to determine any possible significant differences among said structures. Ten individuals were fixed in Bouin's solution and brains dissected to describe the external anatomy and digital image capture. In order to study the internal topology brains were processed for a paraffin histological protocol with microtome sections and Nissl stain. Results indicated the presence of the typical lobes described for other teleost species. The morphometrical analy-

sis showed the optic lobes of the largest area and length and the olfactory bulbs of the smallest size. Said results suggest a predominance of the visual system. The cerebellum presented a larger total length than the telencephalic hemispheres with no differences as regards the area. Concerning the internal topology, it was observed that nuclei were associated to the anterior, medium and posterior brain. The nuclei found in the different regions did not show differences with regard to those described for other members of the Ostariophysi Superorder such as the zebra fish (*Danio rerio*) or the cardinal tetra (*Paracheirodon axelrodi*).

Key words: *Aphyocharax anisitsi*, ornamental fishes, brain, neurons, morphometry and histology.

INTRODUCCIÓN

Los teleósteos conforman el grupo de mayor radiación dentro de los vertebrados, con más de 32.000 especies y un amplio espectro de patrones comportamentales y cerebrales (Kotrschal *et al.*, 1998; Ishikawa *et al.*, 1999; Wagner, 2001). El estudio del cerebro de los teleósteos ha sido de gran interés, tanto en estudios evolutivos como morfológicos, dado el alto grado de diversidad filogenética y adaptabilidad funcional, acompañada de una elevada variación morfológica (Kotrschal *et al.*, 1998; Iwaniuk, 2010). El encéfalo de los vertebrados puede dividirse, según un criterio embriológico, en tres partes: el cerebro anterior (prosencefalo) que comprende al telencefalo y el diencefalo, el cerebro medio (mesencefalo) y el cerebro posterior (rombencefalo) que comprende al metencefalo y mielencefalo (Wullimann *et al.*, 1996; Roberts, 2001; Butler, 2011).

En el telencefalo, los bulbos olfatorios son los encargados de recibir las señales olfatorias (Takashima y Hibiya, 1995) y los hemisferios telencefálicos son importantes en la recepción y transmisión de impulsos olfatorios, la reproducción, la alimentación, la visión a color y el aprendizaje (Chiason y Radke, 1991; Wullimann *et al.*, 1996; Huber *et al.*, 1997; Rodríguez-Gómez *et al.*, 2000; Cerdá-Reverter *et al.*, 2001 a; Schilling, 2002; Butler, 2011). Por otra parte, el diencefalo es un centro de integración neuronal de información gustativa, olfatoria, reproductiva y visual, y está relacionado con el sistema nervioso autónomo y el sistema endócrino (Roberts, 2001;

Cerdá-Reverter *et al.*, 2001 b; Schilling, 2002; Butler, 2011).

En el mesencefalo, el *tectum* óptico es el principal centro visual, donde se integra la información del movimiento, forma, color y ubicación de los objetos (Wullimann *et al.*, 1996; Wullimann, 1998; Schilling, 2002; Butler, 2011; Obando-Bulla *et al.*, 2013). Así mismo, el mesencefalo está involucrado con funciones del control postural, detección de niveles de luminiscencia, monitoreo del movimiento sacádico, entradas auditivas y de la línea lateral e incluye también el sentido del equilibrio y algunas funciones motoras (Chiason y Radke, 1991; Wullimann *et al.*, 1996; Kotrschal *et al.*, 1998; Roberts, 2001; Schilling, 2002; Cerdá-Reverter *et al.*, 2008; Butler, 2011).

Por último, en el metencefalo, compuesto por la protuberancia y cerebelo, se llevan a cabo funciones involucradas en el equilibrio, la coordinación y la ejecución correcta de los movimientos rápidos (Butler y Hodos, 1996; Wagner, 2001; Cerdá-Reverter *et al.*, 2008; Butler, 2011). En el mielencefalo o médula oblonga, los nervios craneales de esta área incluyen eferentes motoras que inervan varios músculos faciales, también incluye componentes del sistema nervioso parasimpático y está involucrado con algunos sentidos tales como la audición, el equilibrio y la aceleración (conocido como sentido vestibular) (Wullimann *et al.*, 1996; Wagner, 2001; Cerdá-Reverter *et al.*, 2008; Butler, 2011).

El tetra cola roja, *Aphyocharax anisitsi* (Eigenmann y Kennedy, 1903) es una especie de pez subtropical, de tamaño pequeño, que habita principalmente los ríos Paraná y Paraguay. Pertenece a la Familia Characidae y tiene potencial econó-

mico debido a su utilización como pez ornamental (Pelicice y Agostinho, 2005). Se han descripto algunos aspectos de su biología reproductiva, como la presencia de estructuras sexuales dimórficas, tales como los “hooks” o ganchos en las aletas anal y pélvica en machos. Así como también, la presencia de glándulas secretoras en las branquias del macho (Malabarba y Weitzman, 2003; Gonçalves *et al.*, 2005; Oliveira *et al.*, 2012). A su vez, se reportó sobre sus hábitos alimenticios en ambiente natural a través del estudio del contenido estomacal (Russo y Hahn, 2006).

Sin embargo, poco o nada se conoce sobre la organización neuroanatómica de esta especie, lo cual representaría una importante base potencial para estudios sobre comportamiento, neuroendocrinología y fisiología de la reproducción. Teniendo en cuenta esto, en el presente trabajo se realizó un estudio de la morfología y organización interna del cerebro *A. anisitsi*. Asimismo, se llevó a cabo un análisis morfométrico de algunas regiones externas del cerebro, con el fin de establecer si las diferencias en cuanto al tamaño de estas regiones permitiría realizar una aproximación sobre la interacción sensorial de esta especie en el ambiente donde habita.

MATERIALES Y MÉTODOS

Procesamiento de los animales

Se utilizaron 11 individuos de *A. anisitsi*, cuya longitud estándar promedio fue de $2,98 \pm 0,44$ cm, de los cuales cinco fueron machos y seis hembras. Dichos individuos se obtuvieron mediante muestreo en el Río de Oro, Provincia del Chaco (Argentina) ($26^\circ 54' S$; $58^\circ 47' W$). Posteriormente se procedió al sacrificio de los mismos, siguiendo las normas para el manejo ético de animales, tanto institucionales como nacionales (Comisión Institucional para el Cuidado y Uso de Animales de Laboratorio, Facultad

de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires y Comité Nacional de Ética en la Ciencia y la Tecnología). Los individuos fueron anestesiados con benzocaína ($0,1 \text{ g l}^{-1}$), y sacrificados con un corte en la medula espinal, en la parte posterior de la cabeza. Se fijaron las cabezas enteras en solución de Bouin a temperatura ambiente durante 24 horas.

Procesamiento histológico

Luego de la fijación y decalcificación, los cerebros fueron deshidratados (gradación creciente de alcoholes), aclarados con xilol e incluidos en parafina. Se realizaron cortes transversales del cerebro de $6 \mu\text{m}$ de espesor, con micrótomo. La coloración se realizó siguiendo la metodología de Nissl (Gridley, 1960) la cual permite visualizar núcleos de todas las células (neuronas y células gliales) y la sustancia de Nissl (ribosomas libres y asociados a membranas de neuronas). Los preparados definitivos fueron observados y fotografiados mediante un microscopio óptico (Nikon Microphot FX) equipado con una cámara digital (Coolpix 4500, Nikon). Los distintos núcleos neuronales observados en el plano transversal se identificaron teniendo en cuenta los trabajos realizados por Wullimann *et al.* (1996) en el pez cebrá (*Danio rerio*), por Anken y Bourrat (1998) en el pez medaka (*Oryzias latipes*) y por Obando-Bulla *et al.* (2013) en el neón cardenal (*Paracheirodon axelrodi*).

Análisis morfométrico y estadístico

Para el análisis morfométrico, se disecaron los cerebros determinando parámetros como el área y la longitud de los distintos lóbulos. Estos valores se obtuvieron mediante el análisis de fotografías tomadas desde las vistas ventral, dorsal y lateral de los distintos cerebros, con una lupa estereoscópica (Nikon) con cámara digital. Se tomaron medidas de longitud total de cuatro estructuras cerebrales (bulbos olfatorios, hemisferios telen-

cefálicos, lóbulos ópticos y cerebelo), las cuales se realizaron sobre las imágenes laterales del encéfalo e imágenes dorsales para el caso del cerebelo. Las medidas de área de las cuatro estructuras cerebrales se realizaron sobre las imágenes dorsales, delimitando el contorno de cada estructura, de acuerdo con lo propuesto en estudios anteriores (Londoño y Hurtado, 2010; Obando-Bulla *et al.*, 2013; Valderrama *et al.*, 2013). En el caso de las estructuras pareadas, se tomaron medidas de ambos lóbulos. Con el objetivo de disminuir el error, todas las mediciones fueron realizadas por un mismo operador, y de cada estructura se obtuvieron datos por cuadruplicado, que luego fueron promediados. Para estudiar si existían diferencias en la longitud y área entre las distintas regiones cerebrales analizadas, se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) con un diseño de bloques aleatorizado (considerando cada cerebro como un bloque), seguido de análisis *posthoc* con prueba de Tukey. El umbral de significancia estadística fue establecido en $p < 0,025$, para de esta manera corregir por las múltiples comparaciones realizadas.

RESULTADOS

Morfología del cerebro

Se identificaron estructuras en tres orientaciones del cerebro (dorsal, ventral y lateral) de *A. anisitsi*. Dorsalmente, se observan los bulbos olfatorios, hemisferios telencefálicos, lóbulos ópticos y cerebelo. Los bulbos olfatorios (BO) se localizan en la parte más anterior del cerebro yuxtapuestos a los hemisferios telencefálicos, son pares y no presentan tracto olfatorio. Unidos, en la parte más anterior de los bulbos olfatorios, se encuentran los nervios olfatorios. Los hemisferios telencefálicos (HTel) se ubican caudalmente a los bulbos olfatorios, son pares y alargados. Los lóbulos ópticos (LO) se encuentran detrás de los

hemisferios telencefálicos, son pares y esféricos. El cerebelo (CE) tiene una forma ovoide irregular y se localiza entre la parte dorso-caudal de los lóbulos ópticos. Ventral y lateralmente se identificaron los lóbulos inferiores (LI) del hipotálamo, por debajo de los lóbulos ópticos. Los LI son pares, alargados en sentido antero-posterior, dispuestos en forma de “v” y en medio de éstos se encuentra la hipófisis. La médula oblonga (MO) es la estructura más caudal del cerebro, presenta una forma alargada y se continúa con la médula espinal (Figura 1).

Organización interna del cerebro

La Figura 2 representa el mapa de los planos correspondientes a las secciones transversales del cerebro que corresponden a las Figuras 3-5.

Cerebro anterior

Los BO se componen de tres capas, que están dispuestas más o menos concéntricamente en la mayor parte de la extensión del bulbo, ellas son: capa celular interna (ICL), capa celular externa (ECL) conformada por las células mitrales y la capa glomerular (GL) (Figura 3 A). En los hemisferios telencefálicos se identificaron el área telencefálica dorsal (D) y el área telencefálica ventral (V), que a su vez se subdividen en varios núcleos. En D se identificaron cinco zonas: zona central (Dc), dorsal de D (Dd), lateral (DI), media (Dm) y posterior (Dp) de D. Adicionalmente, se encuentra en esta región el núcleo *taeniae* (NT), dispuesto ventral a la zona Dp, en la región más caudal del telencéfalo. En la región V se identificaron cuatro núcleos que están situados periventricularmente, en contacto con el revestimiento endimario del ventrículo: el núcleo dorsal del área ventral telencefálica (Vd), el núcleo postcomisural de V (Vp), el núcleo supracomisural de V (Vs) y el núcleo ventral de V (Vv). Los núcleos Vd y Vv se encuentran hacia la parte rostral de la comisura anterior (Cant). Por otro lado, el núcleo lateral del área ventral telencefálica (VL) junto con la porción

dorsal y ventral del núcleo entopeduncular (ENd y ENv, respectivamente) se ubican hacia la periferia ventrolateral del cerebro. En el eje antero-posterior, VI en la región más rostral del telencéfalo, ENd y ENv en la región más caudal del telencéfalo (Figura 3 B-H). Con respecto a los tractos y fibras, en el telencéfalo se identificaron el tracto olfatorio medial (MOT) (Figura 3 C) y la Cant (Figura 3 D).

En el diencéfalo se localizaron las seis regiones descritas en vertebrados: área preóptica, epitálamo, hipotálamo, tálamo, pretectum y tuberculum posterior. El área preóptica se ubica ventralmente, abarcando desde la parte media de los hemisferios telencéfalos hasta el inicio de los lóbulos ópticos, rodeando el ventrículo diencefálico (DiV). El núcleo preóptico magnocelular (PM) está localizado dorsal al núcleo preóptico parvocelular (PP), el cual a su vez está dividido en una zona anterior (PPa), ubicada ventralmente en la parte media de los hemisferios telencéfalos, y una posterior (PPp), ubicado ventralmente en la parte más caudal de los hemisferios telencéfalos. Junto con PPp aparece el núcleo supraquiasmático (SC), en el margen más ventral de PPp y del DiV, dorsal al quiasma óptico (CO) (Figuras 3 D-H y 4 I).

En el epitálamo se ubica la habénula, que está dividida en dos núcleos, dorsal (Had) y ventral (Hav). Con ella se identifican dos derivaciones dorsales, el órgano pineal y el saco dorsal (SD). El órgano pineal está compuesto por un tallo pineal, el cual termina en un engrosamiento llamado vesícula pineal, que se ubica dorsalmente entre los hemisferios telencéfalos (Figuras 3 H y 4 I). El pretectum superficial incluye el núcleo pretectal superficial magnocelular (PSm), mientras que en el pretectum central se encuentra el núcleo pretectal central (CPN) y el núcleo óptico accesorio dorsal (DAO), adyacente a la zona ventral de PSm (Figuras 3 H y 4 I).

El tálamo se ubica ventral al epitálamo y se divide en tálamo dorsal y tálamo ventral. El tálamo dorsal está conformado por el núcleo talámico

intermedio (I), mientras que el tálamo ventral se encuentra el núcleo talámico ventromedial (VM) y el núcleo talámico ventrolateral (VL) (Figuras 3 G-H y 4 I).

El hipotálamo comprende tres zonas principales: zona hipotalámica ventral (Hv), zona hipotalámica dorsal (Hd) y zona hipotalámica caudal (Hc). Junto con Hd, se encuentra el núcleo difuso del lóbulo inferior (DIL) y el receso lateral del ventrículo diencefálico (LR). Hacia la parte lateral de Hv se encuentra el núcleo tuberal anterior (ATN) y el núcleo hipotalámico lateral (LH). Y por último, junto con el Hc se encuentra el receso del ventrículo posterior (PR). La hipófisis se encuentra unida a las zonas del hipotálamo caudal y ventral, por un tallo hipofisario (Figura 4 J-M).

El tuberculum posterior está conformado por el núcleo periventricular del tuberculum posterior (TPp), el núcleo tuberal posterior (PTN), el núcleo preglomerular (PG) y el medial (PGm). También se encuentran asociados al tuberculum posterior, el corpus mamilar (CM) y el torus lateral (TLa) (Figura 4 J-M).

En el diencéfalo se identificaron los siguientes tractos y fibras: el tracto óptico ventrolateral (VOT) (Figuras 3 I y 4 H-L), el tracto pretectum mamilar (TPM) (Figura 4 K y L), el fascículo retroflexo (FR) (Figura 4 L) y la comisura post óptica (Cpop) (Figuras 3 H y 4 I).

Cerebro medio

En la región dorsal se encuentra el tectum óptico (TeO), en el cual la capa más externa corresponde a la zona blanca y gris, que consta varias capas alternantes de neuropilo, que exhibe procesos neuronales organizados centripétamente, y haces de fibras. Así mismo, puede distinguirse la capa gris de la zona periventricular (PGZ), que está claramente delimitada por la presencia de una capa densamente coloreada de cuerpos de neuronas granulares. Asociado con el tectum, en la zona medial del ventrículo tectal (TeV), se encuentra una estructura compuesta por células granulares, denominada torus longitudinal (TL),

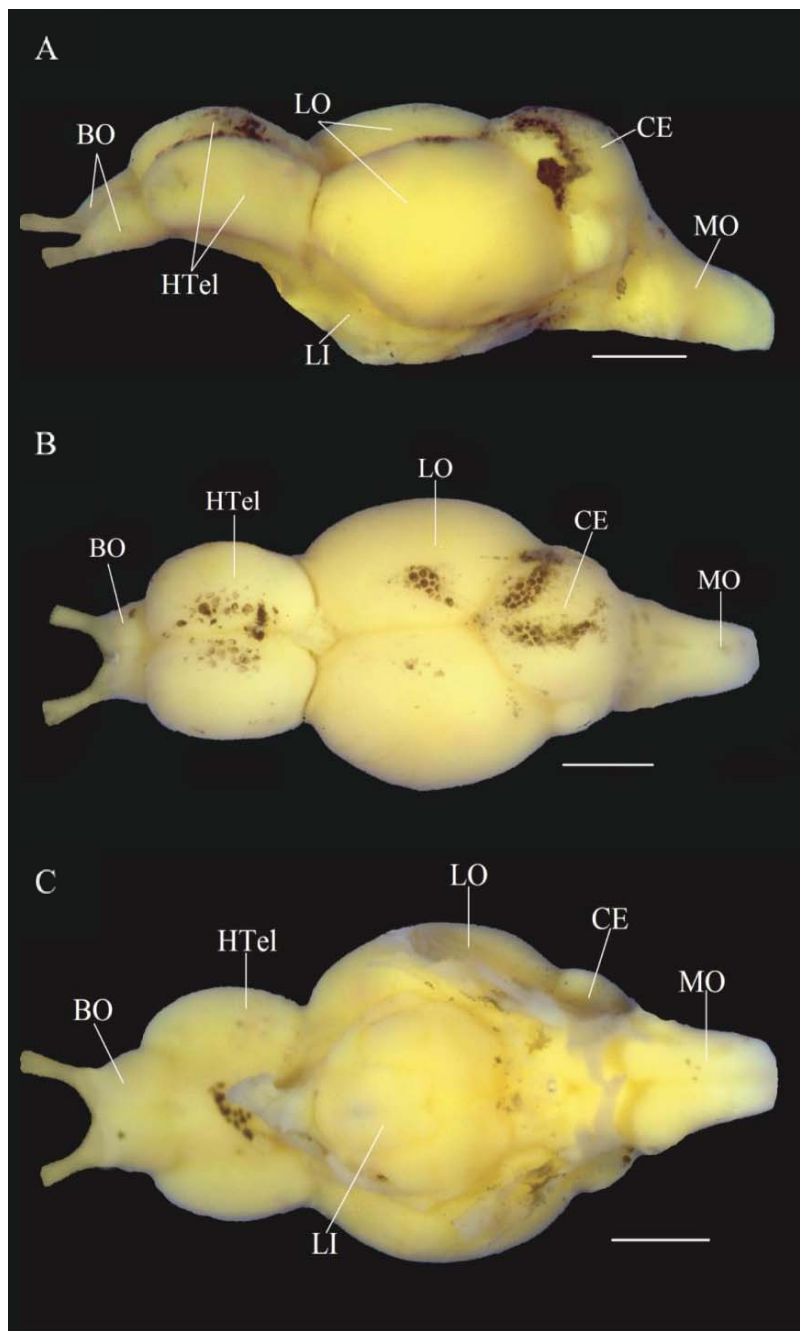


Figura 1. Vista lateral (A), vista dorsal (B) y vista ventral (C) del encéfalo de *Aphyocharax anisitsi* (Characiformes: Characidae). BO: bulbos olfatorios, CE: cerebelo, HTel: hemisferios telencefálicos, LI: lóbulos inferiores, LO: lóbulos ópticos, MO: Médula oblonga. Barra 1 mm.

Figure 1. Side view (A), dorsal view (B) and ventral view (C) of the brain of *Aphyocharax anisitsi* (Characiformes: Characidae). BO: olfactory bulbs, CE: cerebellum, HTel: telencephalic hemispheres, LI: lower lobes, LO: optic lobes, MO: medulla oblongata. 1 mm bar.

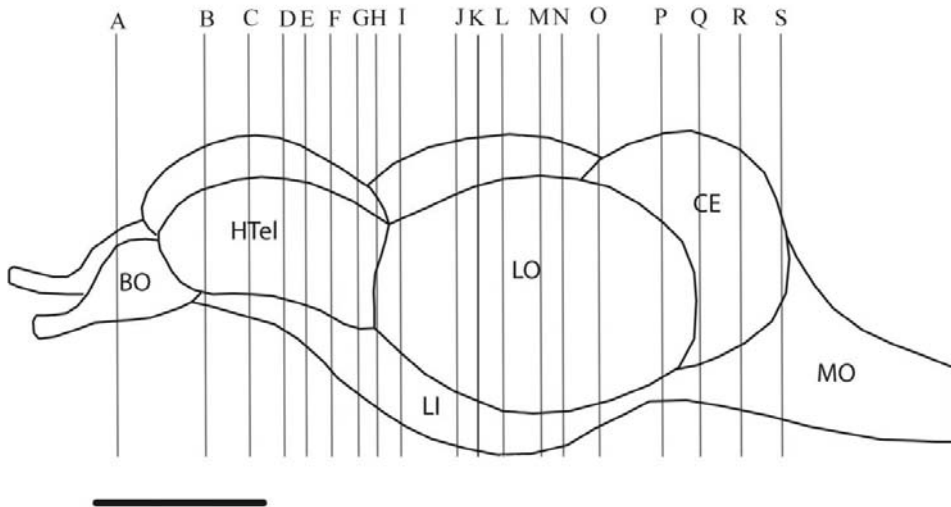


Figura 2. Vista lateral del encéfalo de *Aphyocharax anisitsi* (Characiformes: Characidae) indicando los planos de cortes transversales que comprenden desde la letra A hasta la letra S y donde se demarca un punto cero que corresponde a la letra I para la descripción topológica (barra 1 mm). BO: bulbos olfatorios, CE: cerebelo, HTel: hemisferios telencefálicos, LI: lóbulos inferiores, LO: lóbulos ópticos, MO: Médula oblonga.

Figure 2. Lateral view of the brain of *Aphyocharax anisitsi* (Characiformes: Characidae) indicating the cross-sectional planes that range from letter A through letter S and where a zero point that corresponds to letter I is demarcated for the topological description (1 mm bar). BO: olfactory bulbs, CE: cerebellum, HTel: telencephalic hemispheres, LI: lower lobes, LO: optic lobes, MO: medulla oblongata.

dorsal al polo caudal de la comisura posterior (Cpost). En la parte más ventrolateral del TeV, se halla el torus semicircularis (TS) dispuesto en el polo caudal de la superficie pretectal del diencéfalo, limitado dorsalmente por TeV y TeO y ventralmente por el tracto tecto-bulbar (TTB) (Figuras 3 H y 4 I-N).

El TeV separa la región dorsal del tegmento, en el cual se encuentran algunos núcleos motores como la región rostral de la formación reticular superior (SRF), el núcleo tegmental dorsal (DTN) y el núcleo interpeduncular (Nln) (Figura 4 L-N).

Cerebro posterior

En el CE fue posible distinguir el lóbulo vestibulo lateral, compuesto por células pequeñas, muy coloreadas y densamente agrupadas. Éste incluye al lóbulo caudal cerebelar (Lca), que rodea el ventrículo romboencefálico (RV), y la eminencia granular (EG). Asimismo, se identificó la válvula cerebelar que está subdividida en la

válvula medial (Vam) y lateral (Val), y se compone de dos capas celulares, la molecular y la granular. La válvula cerebelar ocupa la mayor parte del TeV, alcanzando el polo más caudal del tegmento mesencefálico. Más caudalmente, aparece el corpus cerebelar (CCe) ocupando la posición de la válvula dentro del ventrículo tectal. Finalmente, se observa la comisura cerebelar (CCer) (Figuras 4 N-P y 5 Q-S).

De los nervios sensores y motores primarios que contiene la medula oblonga se identificaron: el nervio octaval (VIII), la raíz sensitiva del nervio facial (VIIs) y el nervio posterior de la línea lateral (PLLN). Además, se observó el núcleo del lóbulo facial (LVII), el núcleo octaval descendente (DON), el núcleo octaval anterior (AON), el núcleo octavolateral medial (MON) y la cresta cerebelar (CC) (Figuras 4 P y 5 Q-S).

Dentro de los núcleos que forman parte de la formación reticular, se identificaron dos núcleos de la zona media: el núcleo de la formación reti-

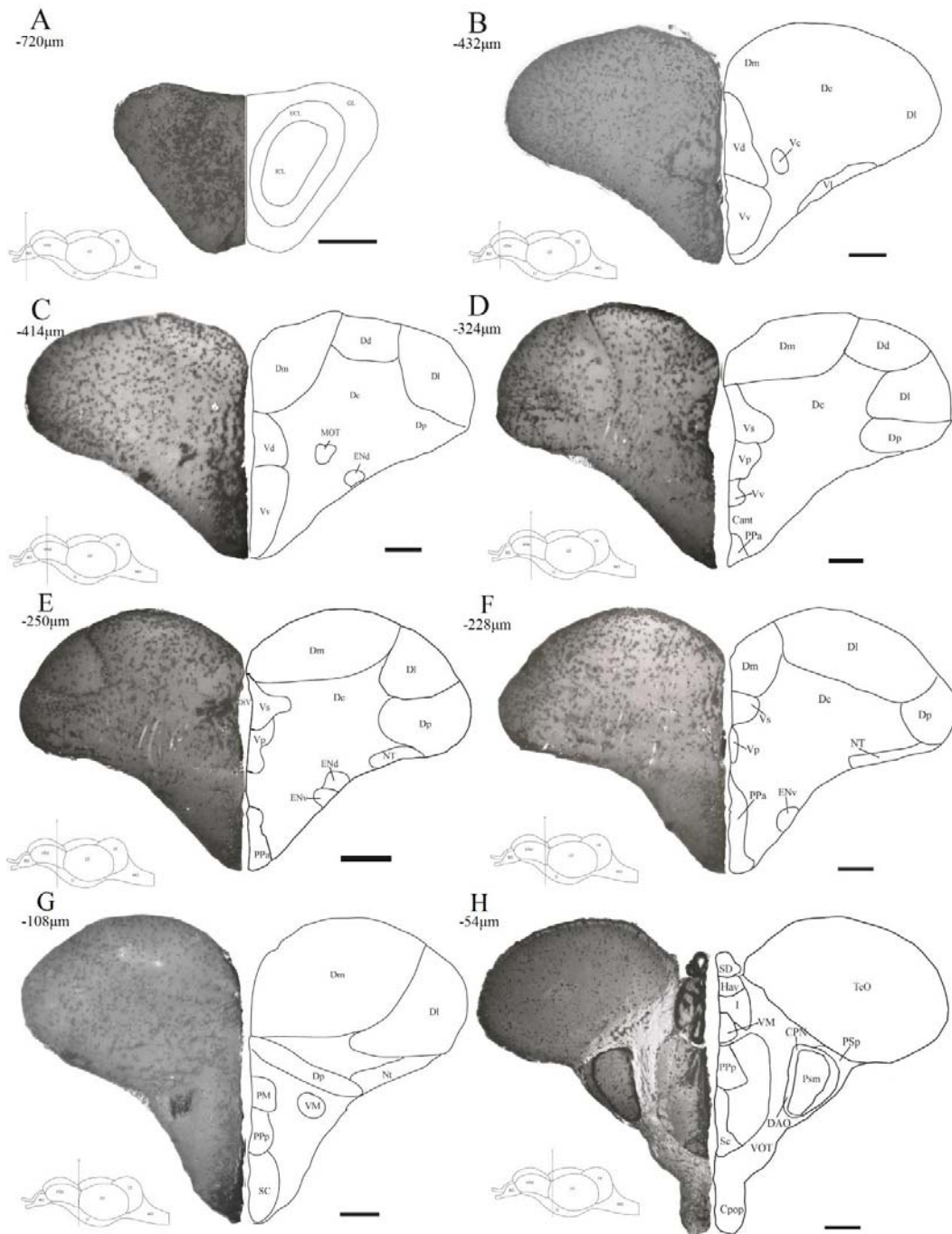


Figura 3. Esquemas de niveles de cortes transversales que abarcan desde la letra A a la letra H de la Figura 2. El número indica la distancia en μm al punto cero que corresponde al esquema de la letra I (tinción de Nissl; barras 100 μm). Abreviaturas en Anexo 1.

Figure 3. Schemes of crosscutting levels that range from letter A through letter H of Figure 2. The number indicates the distance in μm to the zero point that corresponds to the outline of letter I (Nissl stain; 100 μm bars). Abbreviations in Annex 1.

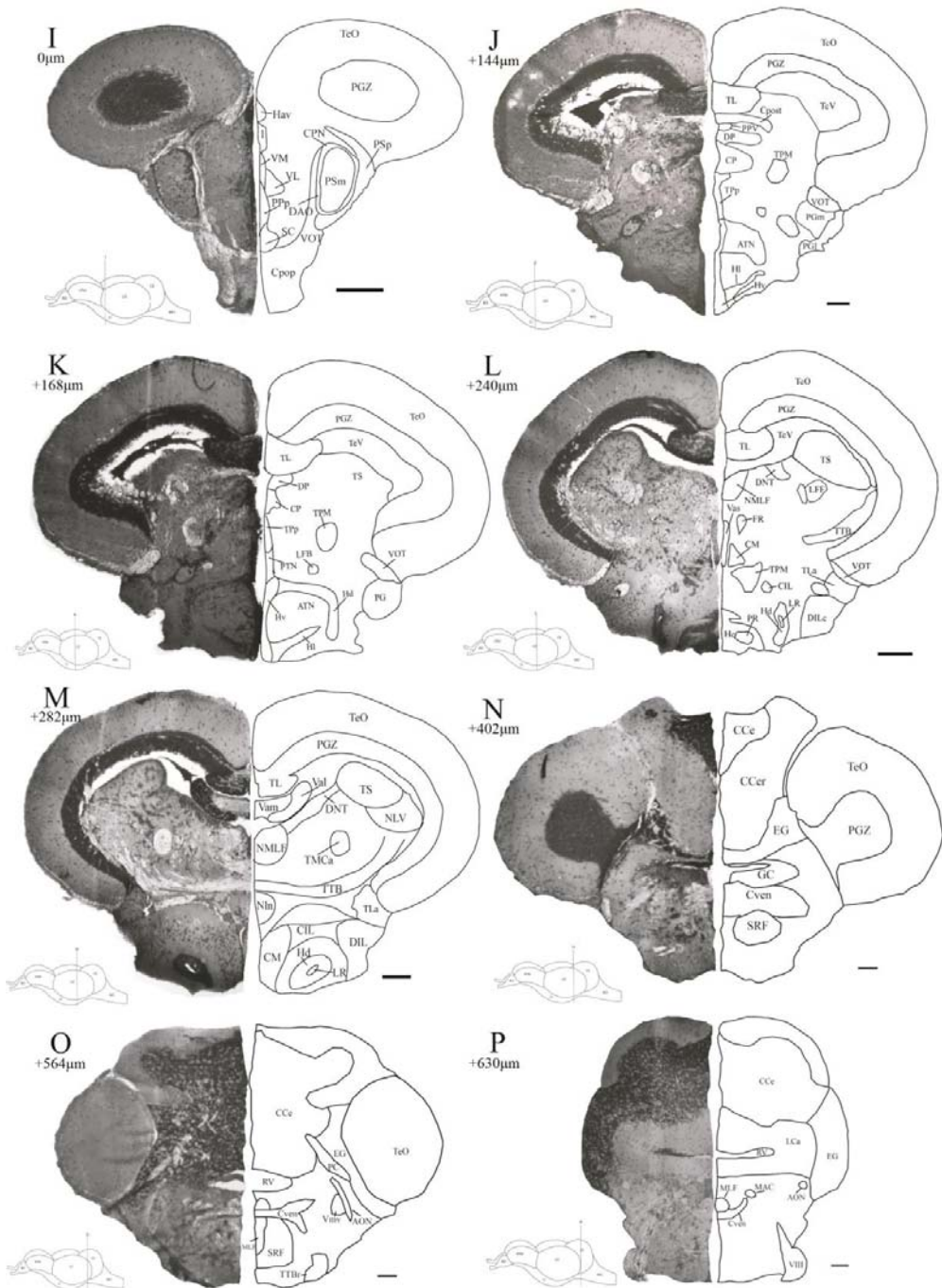


Figura 4. Esquemas de niveles de cortes transversales que abarcan desde la letra I a la letra P de la Figura 2. El número indica la distancia en μm al punto cero que corresponde al esquema de la letra I (tinción de Nissl; barras $100\ \mu\text{m}$). Abreviaturas en Anexo 1.

Figure 4. Schemes of crosscutting levels that range from letter I through letter P of Figure 2. The number indicates the distance in μm to the zero point that corresponds to the outline of letter I (Nissl stain; $100\ \mu\text{m}$ bars). Abbreviations in Annex 1.

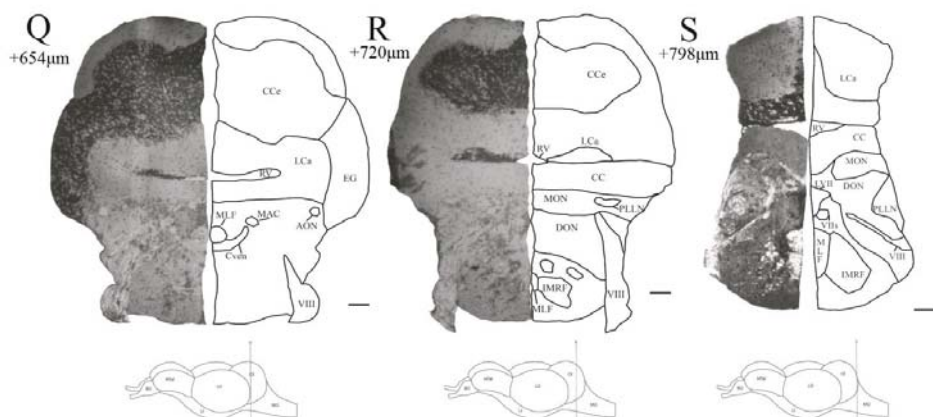


Figura 5. Esquemas de niveles de cortes transversales que abarcan desde la letra Q a la letra S de la Figura 2. El número indica la distancia en μm al punto cero que corresponde al esquema de la letra I (tinción de Nissl; barras 100 μm). Abreviaturas en Anexo 1.

Figure 5. Schemes of crosscutting levels that range from letter Q through letter S of Figure 2. The number indicates the distance in μm to the zero point that corresponds to the outline of letter I (Nissl stain; 100 μm bars). Abbreviations in Annex 1.

cular superior (SRF) en la parte más rostral y el núcleo de la formación reticular intermedia (IMRF) en la parte más posterior, conformando una zona de transición que se caracteriza por células más grandes y coloreadas que las observadas en SRF. En cuanto a los núcleos adicionales medulares, se identificaron el *griseum* central (GC), el núcleo lateral valvular (NLV), la célula de Mauthner (MAC) y el fascículo longitudinal medial (MLF), los cuales rodean a la comisura romboencefálica (Cven) (Figuras 4 N-P y 5 Q-S).

Morfometría del cerebro

La región del cerebro que presentó la mayor área fueron los lóbulos ópticos ($1,76 \pm 0,20 \text{ mm}^2$). No se encontraron diferencias entre el área promedio de los hemisferios telencefálicos ($0,77 \pm 0,44 \text{ mm}^2$) y del cerebelo ($0,84 \pm 0,05 \text{ mm}^2$). Finalmente, los bulbos olfatorios presentaron el menor valor promedio de área ($0,22 \pm 0,02 \text{ mm}^2$) (Figura 6 A). Con respecto a la longitud, los lóbulos ópticos presentaron la mayor longitud promedio ($1,84 \pm 0,07 \text{ mm}$). No se encontraron diferencias entre la longitud promedio del cerebelo ($1,34 \pm 0,05 \text{ mm}$) y los hemisferios telencefálicos ($1,25 \pm$

$0,05 \text{ mm}$). Y por último, los bulbos olfatorios con la menor longitud promedio ($0,95 \pm 0,05 \text{ mm}$) (Figura 6 B).

DISCUSIÓN

En el presente trabajo se realizó un estudio de la morfología y la citoarquitectura del cerebro de *A. anisitsi*, así como también de la morfometría de algunas regiones externas del cerebro. La descripción de la morfología del cerebro anterior comienza por los bulbos olfatorios. Éstos se caracterizan por ser de tipo sésil, es decir, están unidos a los hemisferios telencefálicos y no tienen un tracto olfatorio alargado. Estas características son similares a las que se observan en *Paracheirodon axelrodi* (Obando-Bulla *et al.*, 2013), perteneciente a la misma familia, así como también en *Danio rerio* (Wullimann *et al.*, 1996), *Oryzias latipes* (Anken y Bourrat, 1998; Ishikawa *et al.*, 1999) y *Anguilla japonica* (Mukauda y Ando, 2003). Contrasta, sin embargo, con los bulbos olfatorios de algunos siluriformes, los cuales están unidos a los hemisferios telencefálicos por un tracto olfatorio

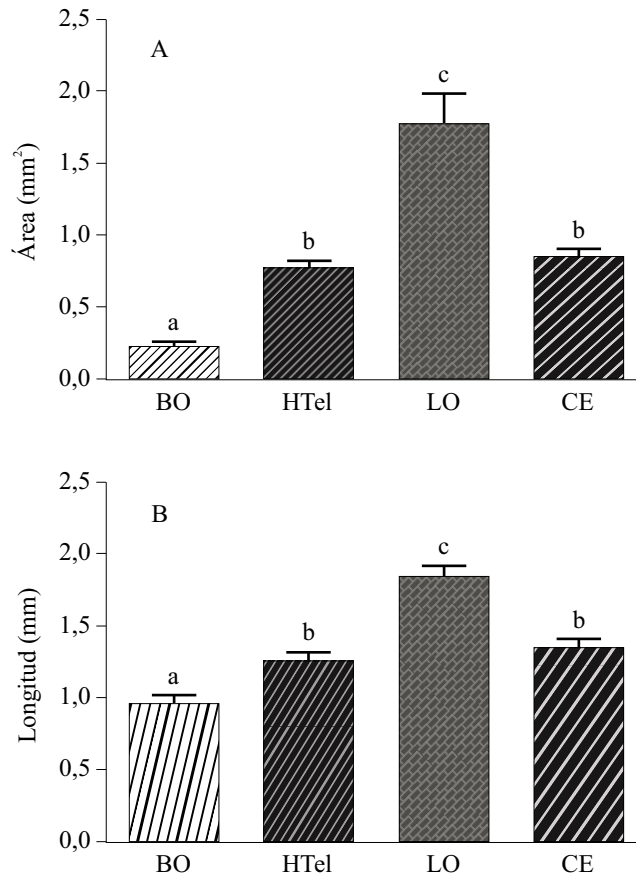


Figura 6. Área (A) y longitud (B) de las estructuras externas del encéfalo de *Aphyocharax anisitsi*. Cada barra representa el valor promedio \pm el error estándar de bulbos olfativos (BO), hemisferios telencefálicos (HTel), lóbulos ópticos (LO) y cerebelo (CE) ($n = 5$; $p < 0,001$ para ambos casos). Los datos de las áreas del cerebro se transformaron logarítmicamente.
 Figure 6. Area (A) and length (B) of the external structures of the brain of *Aphyocharax anisitsi*. Each bar represents the average value \pm standard error of olfactory bulbs (BO), telencephalic hemispheres (HTel), optic lobes (LO) and cerebellum (CE) ($n = 5$; $p < 0.001$ for both cases). The data from the brain areas were log transformed.

largo, como por ejemplo, en *Ariopsis seemanni* (Londoño y Hurtado, 2010) o *Pimelodus pictus* (Valderrama *et al.*, 2013). Los bulbos olfatorios cumplen una función primordial en la recepción de estímulos relacionados con el olfato en peces, y representan la vía de entrada olfatoria a otras regiones del cerebro como el área telencefálica ventral (V), la zona lateral del área telencefálica dorsal y algunos núcleos del diencéfalo (Wullimann *et al.*, 1996; Obando-Bulla *et al.*, 2013). Estas proyecciones se originan en las grandes células mitrales de la ECL y viajan a través de los

tractos olfatorios lateral y medial (LOT/MOT). El MOT parecería llevar a la información relacionada con los comportamientos sexuales, mientras que el LOT estaría involucrado con la alimentación y las respuestas de alerta (Wullimann *et al.*, 1996).

Los hemisferios telencefálicos de *A. anisitsi* presentan la forma evertida descrita para los peces de aleta radiada (Wullimann *et al.*, 1996; Cerdá-Reverter *et al.*, 2001 a; Butler, 2011; Obando-Bulla *et al.*, 2013). La zona posterior y central del área telencefálica dorsal (D) junto con el área telencefálica ventral (V), son los primeros

contactos del bulbo olfatorio, mientras que la zona media, dorsal, lateral y central de D reciben entradas sensoriales de varios núcleos del diencefalo, como el núcleo preglomerular lateral (PGL) (Striedter, 1991; Wullimann *et al.*, 1996). Adicionalmente, la zona media y lateral del área telencefálica dorsal podrían estar implicados en una función de aprendizaje espacial. Durán *et al.* (2002); Portavella y Vargas (2005); Saito y Watanabe (2006) y otros autores proponen que estas zonas podrían ser homólogas al hipocampo y la amígdala en mamíferos.

En relación al diencefalo, lo observado aquí para los núcleos que conforman el área preóptica de *A. anisitsi* es similar a la que se reporta para *P. axelrodi* (Obando-Bulla *et al.*, 2013), *D. rerio* (Wullimann *et al.*, 1996), *Ictalurus punctatus* (Striedter, 1990), *O. latipes* (Anken y Bourrat, 1998; Ishikawa *et al.*, 1999) y *A. japonica* (Mukuda y Ando, 2003). El área preóptica está funcionalmente relacionada con las porciones de la zona hipotalámica ventral y tuberal, y de hecho formaría un continuo estructural y funcional con éste (Meek y Nieuwenhuys, 1998), debido a que neuronas secretoras del área preóptica proyectan sus fibras directamente hacia la parte posterior de la hipófisis, la neurohipófisis (Norris y Carr, 2007; Cerdá-Reverter y Canosa, 2009).

En cuanto al epitalamo, está conformado por el complejo pineal y el núcleo habenular dorsal y ventral. El complejo pineal comprende al órgano pineal, que crece para formar la vesícula, situada dorsal al cerebro anterior, inmediatamente debajo del techo del cráneo (Ekström y Meissl, 1997; Wanger, 2011). El órgano pineal es un órgano fotosensible que traduce la información fotoperiódica en señales neuronales y hormonales (Collin *et al.*, 1989; Falcón *et al.*, 2011; Herrera *et al.*, 2011). En el tálamo, el núcleo talámico intermedio y ventrolateral, y los núcleos pretectales centrales, dorsales y ventrales están involucrados en los reflejos oculomotores optocinéticos (Butler y Saidel, 1991; Northcutt y Butler, 1993; Wullimann *et al.*, 1996).

En el hipotálamo, los núcleos se pueden agrupar en tres zonas: la zona hipotalámica ventral, dorsal y caudal (Wullimann *et al.*, 1996). La zona ventral es conocida como un área hipofisiotrófica importante, en *C. auratus* por ejemplo, se encontraron células marcadas retrógradamente luego de implantar cristales de DiI en la hipófisis (Anglade *et al.*, 1993). En la zona dorsal se secretan neuropeptidos como colecistoquinina (CCK), péptido liberador de gastrina (GRP), somatostatina (SST) y neurotransmisores como la serotonina (Butler y Hodos, 1996; Norris y Carr, 2007, Cerdá-Reverter y Canosa, 2009; Kawauchi *et al.*, 2009). Por otro lado, en la zona caudal se secreta principalmente hormona liberadora de corticotropina (CRH), galanina, neuropeptido Y (NPY), hormona liberadora de tirotrópina (TRH) y urotensina I (UI) (Norris y Carr, 2007; Cerdá-Reverter y Canosa, 2009).

En el cerebro medio de *A. anisitsi* se identificó el tectum óptico, el cual consiste de una corteza laminada que recibe entradas multimodales de varias fuentes, como la retina, el tálamo, el pretectum y el núcleo istmo (Wullimann *et al.*, 1996; Cerdá-Reverter *et al.*, 2008), así como también entradas no visuales del torus semicircularis y del telencéfalo. Este núcleo se caracteriza por una citoarquitectura con entradas multimodales segregadas, cumpliendo una función importante en las tareas de orientación integrativa, tales como la identificación y ubicación de objetos, y el control de la coordinación motora (Wullimann *et al.*, 1996; Butler, 2011; Obando-Bulla *et al.*, 2013). Asociados al tectum se encuentran el torus longitudinalis y el torus semicircularis. El torus longitudinalis juega un papel en las tareas de orientación visual tales como el movimiento en respuesta a un estímulo específico de varios puntos en el espacio (Butler y Hodos, 1996; Kotrschal *et al.*, 1998). El torus semicircularis está involucrado en el sistema mecano sensorial, y recibe proyecciones secundarias de los núcleos de la línea lateral, proyectando luego hacia el núcleo preglomerular lateral (Striedter, 1991).

En el cerebro posterior, el cerebelo de *A. anisitsi* presenta la citoarquitectura típica de los teleósteos compuesto por: el lóbulo vestibulo lateral, la válvula cerebelar, el corpus cerebelar y la formación reticular (Wullimann *et al.*, 1996; Cerdá-Reverter *et al.*, 2008; Butler, 2011). El lóbulo vestibulolateral, que comprende la eminencia granularis y el lóbulo caudal, el cual se postula como homólogo al vestibulo cerebellum presente en todos los vertebrados, ya que éste recibe entradas octavales primarias, así como proyecciones de la línea lateral (Butler y Hodos, 1996). La válvula cerebelar, que se encuentra alojada dentro del espacio del ventrículo del tectum óptico, también recibe proyecciones de la línea lateral. A diferencia de lo que ocurre en los mormíridos por ejemplo, los cuales presentan una válvula cerebelar de gran tamaño que sobresale caudalmente entre los hemisferios telencefálicos (Butler, 2011), en *A. anisitsi*, la válvula cerebelar no protruye hacia el exterior. El gran desarrollo de la válvula en los mormíridos se asocia a una función eléctrica. En la médula oblonga, se ubican los núcleos involucrados en la audición y en el gusto. Además, la médula oblonga junto con el tegmento (región ventral del mesencéfalo) constituye una red neuronal muy compleja denominada la formación reticular, la cual presenta conexiones recíprocas con el tectum óptico y también con el cerebelo (Wullimann *et al.*, 1996; Obando-Bulla *et al.*, 2013).

Por otra parte, algunos estudios realizados en teleósteos han reportado que existe una relación entre la morfología y el tamaño de las estructuras del encéfalo, con parámetros comportamentales y ecológicos (Chiason y Radke, 1991; Kotschal *et al.*, 1998). Particularmente, se ha descrito que peces que habitan zonas de baja corriente tienen una mayor dependencia del sentido de la visión y el gusto para la búsqueda de alimento, en comparación con el sentido del olfato, presentando lóbulos ópticos de mayor tamaño (Chiason y Radke, 1991). Asimismo, en cuerpos de agua clara se observa un mayor tamaño de las estructuras relacionadas con la visión (Huber *et al.*, 1997) y por lo

tanto un mayor desarrollo de los lóbulos ópticos, comparado con el descrito en especies que habitan cuerpos de agua turbia (Kotschal *et al.*, 1998). También en algunos ciprínidos que se alimentan de plancton en la superficie, la línea lateral y los lóbulos visuales presentan un mayor desarrollo (Kotschal y Junger, 1988; Kotschal y Palzenberger, 1992). Lo contrario se observa en especies que habitan aguas más turbias o de mayor profundidad, como las de la Familia Liparidae (Eastmon y Lannoo 1998) y Gadidae (Delfini y Diagne 1985), en las cuales los bulbos olfatorios presentan un mayor tamaño, siendo los lóbulos ópticos más pequeños.

Teniendo en cuenta lo anterior, en el caso de especies que habitan cuerpos de agua clara y poco corrientosas, se esperaría observar un mayor tamaño de los lóbulos ópticos en comparación con los bulbos olfatorios. Efectivamente, *A. anisitsi* presenta lóbulos visuales semejantes a los ciprínidos, como es el caso de *D. rerio* (Huber y Rylander, 1992) y al de otros miembros de los Characiformes, como es el caso de *P. axelrodi* (Obando-Bulla *et al.*, 2013). Es importante resaltar que las especies anteriormente mencionadas tienen dietas que se componen principalmente de microcrustáceos (Kotschal y Junger, 1988; Kotschal y Palzenberger, 1992; Hahn y Loureiro-Crippa, 2006), como *A. anisitsi*.

Huber *et al.* (1997) reportaron que el tamaño de los hemisferios telencefálicos está relacionado con la habilidad de la especie para subsistir en ambientes espacialmente complejos, así como también se relaciona con los hábitos reproductivos y el aprendizaje (Salas *et al.*, 2006). Los hemisferios telencefálicos de *A. anisitsi* presentan un tamaño considerable, lo cual podría relacionarse con que esta especie suele encontrarse en zonas vegetadas, por lo que la composición estructural de su ambiente es compleja. Pero este dato no es concluyente, ya que es escaso el conocimiento que se tiene de esta especie en cuanto a territorialidad, composición social y estrategias reproductivas que permitan determinar más aspectos de su reproducción y comportamiento.

Por último, se sabe que el cerebelo presenta una mayor proporción en aquellos peces que habitan aguas rápidas, debido a que el control motor debe ser más preciso que en los que habitan aguas lentas (Cadwallader, 1975). *A. anisitsi* suele habitar aguas con poca corriente o zonas inundadas y congruentemente no se observa un cerebelo de tamaño considerable, por lo que es probable que esta especie no se halle adaptada a un ambiente en constate movimiento y perturbación. Por el contrario, en otras especies como *Ariopsis seemanni* (Londoño y Hurtado, 2010) o *Pimelodus pictus* (Valderrama *et al.*, 2013), que habitan aguas con corrientes más rápidas, se observó que la estructura de mayor tamaño es el cerebelo.

En conclusión, la organización interna del cerebro de *A. anisitsi* presenta características similares a las descritas en otros grupos de teleosteos. En particular, se encontró que los bulbos olfatorios no presentan tracto olfatorio. Se identificó el núcleo preóptico magnocelular PM, pero no se identificaron las subdivisiones gigantocelular (PMg) y parvocelular (PMp) reportadas en otras especies. Asimismo, en el prepectum se reconoció únicamente el prepectum superficial y el prepectum central, entre las subdivisiones descritas para esta área. En el tálamo ventral no se identificó el núcleo rostro-lateral (R). El núcleo preglomerular (PG) presenta varias subdivisiones (PGa, PGI, PGm y PGc), sin embargo, en *A. anisitsi* solo se identificó el núcleo preglomerular medial (PGm). A través del análisis morfométrico se encontraron diferencias significativas entre los distintos lóbulos del cerebro, siendo los lóbulos ópticos las estructuras de mayor tamaño. Adicionalmente, los lóbulos faciales y vagales no se observaron en esta especie, contrastando con las especies que presentan barbillones y botones gustativos, como *A. seemanni* (Londoño y Hurtado, 2010) o *P. pictus* (Valderrama *et al.*, 2013), los cuales sí presentan lóbulos faciales y vagales bien desarrollados. Esto sugiere que *A. anisitsi* tendría una mayor dependencia del sentido de la vista para explorar su hábitat, en comparación con otros sentidos como el gusto y el tacto.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue apoyado por las siguientes subvenciones: PICT 1482 (Agencia de Promoción Científica y Tecnológica), UBACyT X0155 (Universidad de Buenos Aires) y PIP 0020 (CONICET).

BIBLIOGRAFÍA

- ANGLADE, I., ZANDBERGEN, H.A. & KAH, O. 1993. Origin of the pituitary innervation in the goldfish. *Cell Tissue Res.*, 273: 345-355.
- ANKEN, R. & BOURRAT, F. 1998. Brain Atlas of the Medaka fish *Oryzias latipes*. Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), Paris, 29 pp.
- BUTLER, A.B. 2011. Functional Morphology of the Brains of Ray-Finned Fishes. En: FARRELL, A.P. (Ed.). *Encyclopedia of fish physiology, from gene to environment*. Vol. 2. Academic Press, San Diego: 37-45.
- BUTLER, A.B. & HODOS, W. 1996. Comparative vertebrate neuroanatomy evolution and adaptation. Wiley-Liss, Nueva York, 514 pp.
- BUTLER, A.B. & SAIDEL, W.M. 1991. Retinal projections in the freshwater butterfly fish, *Pantodon buchholzi* (Osteoglossoidei). I. Cytoarchitectonic analysis and primary visual pathways. *Brain Behav. Evol.*, 38 (2-3): 127-140.
- CADWALLADER, P. 1975. Relationship between brain morphology and ecology in New Zealand Galaxiidae, particularly *Galaxias vulgaris* (Pisces: Salomoniformes). *N. Z. J. Zool.*, 2 (1): 35-43.
- CERDÁ-REVERTER, J.M. & CANOSA, L.F. 2009. Neuroendocrine Systems Of The Fish Brain. En: BERNIER, N.J., KRAAK, G.V.D., FARRELL, A.P. & BRAUNER, C.J. (Eds.). *Fish Neuroendocrinology*. Academic Press, Londres: 3-47.

- CERDÁ-REVERTER, J.M., ZANUY, S. & MUÑOZ-CUETO, J.A. 2001 a. Cytoarchitectonic Study of the Brain of a Perciform Species, the Sea Bass (*Dicentrarchus labrax*). I. The Telencephalon. *J. Morphol.*, 247: 217-228.
- CERDÁ-REVERTER, J.M., ZANUY, S. & MUÑOZ-CUETO, J.A. 2001 b. Cytoarchitectonic Study of the Brain of a Perciform Species, the Sea Bass (*Dicentrarchus labrax*). II. The Diencephalon. *J. Morphol.*, 247: 229-251.
- CERDÁ-REVERTER J.M., MURIACH, B., ZANUY, S. & MUÑOZ-CUETO, J.A. 2008. A cytoarchitectonic study of the brain of a perciform species, the sea bass (*Dicentrarchus labrax*): The mid-brain and hindbrain. *Acta Histochem.*, 110: 433-450.
- CHIASON, R. & RADKE, W. 1991. Laboratory anatomy of the perch. McGraw-Hill, Boston, 112 pp.
- COLLIN, J.P., VOISIN, P., FALCON, J., FAURE, J.P., BRISSON, P. & DEFAYE, J.R. 1989. Pineal transducers in the course of evolution: molecular organization, rhythmic metabolic activity and role. *Arch. Histol. Cytol.*, 52: 441-449.
- DELFINI, C. & DIAGNE, M. 1985. Brain of the cod (*Gadus morhua morhua*, Linne 1758) (Pisces, Paracanthopterygii). Qualitative and quantitative analysis of major subdivisions. *J. Hirnforsch.*, 26 (4): 439-449.
- DURÁN, E., OCAÑA, F.M., GÓMEZ, A., BROGLIO, C., JIMÉNEZ, F., RODRÍGUEZ, F. & SALAS, C. 2002. Place learning and hippocampal pallium in teleost fish. En: Annual Meeting of the JB Johnston Club of Comparative Neurology. Orlando (USA).
- EASTMON, J. & LANOO, M. 1998. Morphology of the brain and sense organs in the snail fish *Paraliparis devriesi*: neural convergence and sensory compensation on the Antarctic shelf. *J. Morphol.*, 237 (3): 213-236.
- EKSTRÖM, P. & MEISSL, H. 1997. The pineal organ of teleost fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 7: 199-284.
- FALCÓN, J., GALARNEAU, K.M., WELLER, J.L., RON, B., CHEN, G., COON, S.L. & KLEIN, D.C. 2001. Regulation of arylalkylamine N-acetyltransferase-2 (AANAT2, EC 2.3.1.87) in the fish pineal organ: evidence for a role of proteasomal proteolysis. *Endocrinology*, 142: 1804-1813.
- GÓMEZ, Y., VARGAS, J.P., PORTAVELLA, M. & LÓPEZ, J.C. 2006. Spatial learning and goldfish telencephalon NMDA receptors. *Neurobiol. Learn. Mem.*, 85 (3): 252-262.
- GONÇALVES, T., AZEVEDO, M., MALABARBA, L. & FIALHO, C. 2005. Reproductive biology and development of sexually dimorphic structures in *Aphyocharax anisitsi* (Ostariophysi: Characidae). *Neotrop. Ichthyol.*, 3 (3): 433-438.
- GRIDLEY, M.F. 1960. Manual of Histologic Special Staining Techniques. McGraw-Hill, Nueva York, 207 pp.
- HAHN, N.S. & LOUREIRO-CRIPPA, V.E. 2006. Estudo comparativo da dieta, hábitos alimentares e morfologia trófica de duas espécies simpátricas, de peixes de pequeno porte, associadas às macrófitas aquáticas. *Acta Sci. (Biol. Sci.)*, 28 (4): 359-364.
- HERRERA-PÉREZ, P., SERVILI, A., RENDÓN, M.C., SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F.J., FALCÓN, J. & MUÑOZ-CUETO, J.A. 2011. The pineal complex of the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*): I. histological, immunohistochemical and qPCR study. *J. Chem. Neuroanat.*, 41 (3): 170-180.
- HUBER, R. & RYLANDER, M. 1992. Quantitative histological study of the optic nerve in species of minnows (Cyprinidae, Teleostei) inhabiting clear and turbid water. *Brain Behav. Evolut.*, 40: 250-255.
- HUBER, R., VAN STAADEN, M., KAUFMAN, L. & LIEM, K. 1997. Microhabitat use, trophic patterns, and the evolution of brain structures in African Cichlids. *Brain Behav. Evolut.*, 50: 167-182.
- ISHIKAWA, Y., YOSHIMOTO, M. & ITO, H. 1999. A brain atlas of a wild-type inbred strain of the medaka, *Oryzias latipes*. *Fish Biol. J. Medaka*,

- 10: 1-26.
- IWANIUK, A.N. 2010. Comparative Brain Collections are an Indispensable Resource for Evolutionary Neurobiology. *Brain Behav. Evol.*, 76 (2): 87-88.
- KAWAUCHI, H., SOWER, S.A. & MORIYAMA, S. 2009. The Neuroendocrine Regulation of Prolactin and Somatolactin Secretion in Fish. En: BERNIER, N.J., KRAAK, G.V.D., FARREL, A.P. & BRAUNER, C.J. (Eds.). *Fish Neuroendocrinology*. Academic Press, Londres: 97-234.
- KOTRSCHAL, K. & JUNGER, H. 1988. Patterns of brain morphology in mid-European Cyprinidae (Pisces, Teleostei): a quantitative histological study. *J. Hirnforsch.*, 29 (3): 341-352.
- KOTRSCHAL, K. & PALZENBERGER, M. 1992. Neuroecology of cyprinids: comparative, quantitative histology reveals diverse brain patterns. *Environ. Biol. Fish.*, 33: 135-152.
- KOTRSCHAL, K., VAN STAADEN, M. & HUBER, R. 1998. Fish brain: evolution and environmental relationship. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 8: 373-408.
- LONDOÑO, L. & HURTADO, H. 2010. Estudio preliminar morfológico y morfométrico del encéfalo del pez tiburoncito *Ariopsis seemanni*, (Pisces: Ariidae). *Universitas Scientiarum.*, 15 (2): 101-109.
- MALABARBA, L.R. & WEITZMAN, S.H. 2003. Description of a new genus with six new species from Southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Comun. Mus. Cienc. Tecnol. PUCRS Ser. Zool.*, 16: 65-151.
- MARCHETTI, M. & NEVITT, G. 2003. Effects of hatchery rearing on brain structures of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Environ. Biol. Fishes.*, 66 (1): 9-14
- MEEK, J. & NIEUWENHUYS, R.D. 1998. Holosteans and teleost. En: NIEUWENHUYS, R.D., DONKELAAR, H.J. & NICHOLSON, C. (Eds.). *The Central Nervous System of Vertebrates: An Introduction to Structure and Function*. Springer-Verlag, Berlin: 759-937.
- MUKUDA, T. & ANDO, M. 2003. Brain atlas of the Japanese Eel: comparison to other fishes. *Memoirs of Faculty of Integrated Arts and Sciences.*, 29: 1-25.
- NORRIS, D.O. & CARR, J.A. 2007. *Vertebrate endocrinology*. Elsevier Academic Press, San Diego: 157-160.
- NORTHCUTT, R.G. & BUTLER, A.B. 1993. The diencephalon of the Pacific herring, *Clupea harengus*: retino fugal projections to the diencephalon and optic tectum. *J. Comp. Neurol.*, 328 (4): 547-561.
- OBANDO-BULLA, M.J., GÓMEZ-RAMIREZ, E., TOVAR-BOHORQUEZ, M.O., RINCÓN-CAMACHO, L., CALDAS-MARTINEZ, M.L. & HURTADO-GIRALDO, H. 2013. Estudio morfométrico y topológico del cerebro del pez Neón Cardenal, *Paracheirodon axelrodi* (Characiformes: Characidae). *Actual. Biol.*, 35 (98): 45-61.
- OLIVEIRA, C.L.C., MALABARBA, L.R. & BURNS, J.R. 2012. Comparative morphology of gill glands in externally fertilizing and inseminating species of cheirodontine fishes, with implications on the phylogeny of the family Characidae (Actinopterygii: Characiformes). *Neotrop. Ichthyol.*, 10 (2): 349-360.
- PELICICE, F.M. & AGOSTINHO, A.A. 2005. Perspectives on ornamental fisheries in the upper Paraná River floodplain, Brazil. *Fish. Res.*, 72: 109-119.
- PORTAVELLA, M. & VARGAS, J. 2005. Emotional and spatial learning in goldfish is dependent on different telencephalic pallial systems. *Eur. J. Neurosci.*, 21 (10): 2800-2806.
- ROBERTS, R.J. 2001. *Fish pathology*. Elsevier Health Sciences, Toronto, 472 pp.
- RODRÍGUEZ-GÓMEZ, F.J., SARASQUETE, C. & MUÑOZ-CUETO, J.K. 2000. A morphological study of the brain of *Solea senegalensis*. I. The telencephalon. *Histol. Histopathol.*, 15: 355-364.
- RUSO, M.R. & HAHN, N.S. 2006. Importance of zooplankton in the diet of a small fish in lagoons of the upper Paraná River floodplain, Bra-

- zil. *Acta Limnol. Bras.*, 18 (4): 357-366.
- SAITO, K. & WATANABE, S. 2006. Deficits in acquisition of spatial learning after dorsomedial telencephalon lesions in goldfish. *Behav. Brain Res.*, 172 (2): 187-194.
- SALAS, C., BROGLIO, C., DURÁN, E., GÓMEZ, A., OCAÑA, F.M., JIMÉNEZ-MOÑA, F. & RODRÍGUEZ, F. 2006. Neuropsychology of Learning and Memory in Teleost Fish. *Zebrafish.*, 3 (2): 157-171.
- SCHILLING, T.F. 2002. The morphology of larval and adult zebrafish. En: NÜSSLEIN-VOLHARD, C. & DAHM, R. (Eds.). *Zebrafish: a practical approach*. Oxford University Press, Nueva York, 303 pp.
- STRIEDTER, G.F. 1990. The diencephalon of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. I. Nuclear organization. *Brain Behav. Evol.*, 36: 329-354.
- STRIEDTER, G.F. 1991. Auditory, electro sensory, and mechano sensory lateral line pathways through the forebrain in channel catfishes. *J. Comp. Neurol.*, 312 (2): 311-331.
- TAKASHIMA, F. & HIBIYA, T. 1995. An atlas of fish histology normal and pathological features. Kodansha, Tokio, 213 pp.
- VALDERRAMA-VIZCAINO, L.S., RINCÓN-CAMACHO, L., OBANDO-BULLA, M.J., GÓMEZ-RAMÍREZ, E. & HERNÁN-HURTADO, G. 2013. Estudio morfológico y morfométrico del cerebro del bagre tigrillo *Pimelodus pictus* (Pimelodidae) Steindachner (1876). *Revista Facultad de Ciencias Básicas*, 9 (1): 94-107.
- WAGNER, H. 2001. Sensory brain areas in mesopelagic fishes. *Brain Behav. Evol.*, 57: 117-133.
- WANGER, H.J. 2011. Extraretinal Photoreception. En: FARRELL, A.P. (Ed.). *Encyclopedia of fish physiology, from gene to environment*. Vol. 2. Academic Press, San Diego: 159-165.
- WULLIMANN, M. 1998. The Central Nervous System. En: EVANS, D.D.H. & CLAIBORNE, J.B. (Eds.). *The physiology of fishes*. CRC Press, Florida, 516 pp.
- WULLIMANN, M.F., RUPP, B. & RELCHERT, H. 1996. *Neuroanatomy of Zebrafish Brain: A Topological Atlas*. Birkhaeuser Verlag, Switzerland, 190 pp.

Recibido: 22-09-2015

Aceptado: 16-03-2016

ANEXO 1

Listado de abreviaturas de las Figuras 3-5

- AON: núcleo octaval anterior
 ATN: núcleo tuberal anterior
 Cant: comisura anterior
 CC: cresta cerebelar
 CCe: corpus cerebelar
 CCer: comisura cerebellar
 CIL: núcleo central del lóbulo inferior
 CM: cuerpo mamilar
 CP: núcleo talámico posterior central
 CPN: núcleo pretectal central
 Cpop: comisura post óptica
 Cpost: comisura posterior
 Cven: comisura rombencefálica
 DAO: núcleo óptico accesorio dorsal
 Dc: zona central del área telencefálica dorsal
 Dd: zona dorsal del área telencefálica dorsal
 DIL: núcleo difuso del lóbulo inferior
 Dl: zona lateral del área telencefálica dorsal
 Dm: zona media del área telencefálica dorsal
 DON: núcleo octaval descendente
 DTN: núcleo tegmental dorsal
 ECL: capa celular externa del bulbo olfatorio
 EG: eminencia granular
 ENd: núcleo entopeduncular, parte dorsal
 ENv: núcleo entopeduncular, parte ventral
 FR: fascículo retroflexo
 GL: capa glomerular del bulbo olfatorio
 Hav: núcleo habenular ventral
 Hc: hipotálamo periventricular zona caudal

Hd: hipotálamo periventricular zona dorsal	SRF: formación reticular superior
Hv: hipotálamo periventricular zona ventral	TeO: tectum óptico
I: núcleo talámico intermedio	TeV: ventrículo tectal
ICL: capa celular interna del bulbo olfatorio	TL: torus longitudinal
IMRF: formación reticular intermedia	TLa: torus lateral
LCa: lóbulo caudal del cerebelo	TMCa: tracto mesencéfalo-cerebelar anterior anterior
LR: ventrículo diencefálico del receso lateral	TPM: tracto pretecto mamilar
LVII: lóbulo facial,	TPp: núcleo periventricular del tuberculum posterior
MAC: celula de Mauthner	TS: torus semicircular
MLF: fascículo medial longitudinal	TTB: tracto tecto-bulbar
MON: núcleo octavolateralis medial	TTBr: tracto tecto-bulbar sin cruzar
MOT: tracto olfatorio medial	Val: división lateral de la válvula cerebelar
Nln: núcleo interpeduncular	Vam: división medial de la válvula cerebelar
NLV: núcleo lateral valvular	Vc: núcleo central del área telencefálica ventral
NMLF: núcleo del fascículo medial longitudinal	Vd: núcleo dorsal del área telencefálica ventral
NT: núcleo taeniae	VII: raíz sensitiva del nervio facial
PC: tracto cerebelar posterior	VIII: nervio octaval
PGm: núcleo preglomerular medial	VI: núcleo lateral del área telencefálica ventral
PGZ: zona gris periventricular del tectum óptico	VM: núcleo talámico ventromedial
PLLN: nervio posterior de la línea lateral	Vmv: nervio trigeminal de la raíz motora ventral
PM: núcleo preópticomagnocelular	VOT: tracto opticoventrolateral
PPa: núcleo preópticoparvocelular parte anterior	Vp: núcleo postcomisural del área telencefálica ventral
PPp: núcleo preópticoparvocelular parte posterior	Vs: núcleo supra comisural del área telencefálica ventral
PSp: núcleo pretectal superficial parvocelular	Vv: núcleo ventral del área telencefálica ventral
PR: receso posterior del ventrículo diencefálico	
Psm: núcleo pretectal superficial magnocelular	
PTN: núcleo tuberal posterior	
RV: ventrículo romboencefálico	
SC: núcleo supraquiasmático	