

---

ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI  
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

# RENDICONTI

---

MILENA MARINI

## L'organo sottocommessurale durante lo sviluppo di un Anfibio anuro (*Hyla arborea*)

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,  
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 33 (1962), n.3-4, p.  
170-175.*

Accademia Nazionale dei Lincei

[http://www.bdim.eu/item?id=RLINA\\_1962\\_8\\_33\\_3-4\\_170\\_0](http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1962_8_33_3-4_170_0)

L'utilizzo e la stampa di questo documento digitale è consentito liberamente per motivi di ricerca e studio. Non è consentito l'utilizzo dello stesso per motivi commerciali. Tutte le copie di questo documento devono riportare questo avvertimento.

---

*Articolo digitalizzato nel quadro del programma  
bdim (Biblioteca Digitale Italiana di Matematica)  
SIMAI & UMI*

<http://www.bdim.eu/>

**Biologia.** — *L'organo sottocommessurale durante lo sviluppo di un Anfibio anuro (Hyla arborea) (\*)*. Nota (\*\*) di MILENA MARINI, presentata dal Corrisp. A. STEFANELLI.

Da quando è stato riscontrato che il secreto dell'organo sottocommessurale ha le stesse affinità tintoriali del neurosecreto con i metodi usualmente impiegati per questo (fucsina-paraldeide e cromoematossilina-flocina), pur non avendone la stessa composizione chimica <sup>(1)</sup>, è iniziata una revisione di questo organo secretorio diencefalico nella serie dei Vertebrati <sup>(2)</sup>. È stato così messo in evidenza che il quadro morfologico e secretorio dell'organo sottocommessurale può variare anche nell'ambito di una stessa classe; non è stata però ancora raggiunta una visione unitaria e manca un'analisi sistematica sulla variabilità di questo organo in una stessa classe, per cui ancora non si intravede il significato delle differenze morfologiche messe in evidenza.

Valendomi dei metodi ecologico-comparativo ed embriologico, seguiti dalla Scuola a cui appartengo (Stefanelli, Baffoni <sup>(3)</sup>), ho iniziato una serie di osservazioni sull'organo sottocommessurale degli Anfibi. Ho scelto questa classe di Vertebrati in quanto, già da spunti esistenti in letteratura, risulta che in questi animali l'organo sottocommessurale ha una variabilità di struttura che ho ritenuto meritevole di essere esaminata sistematicamente; inoltre gli Anfibi presentano una varietà di *habitat* e una complicazione strutturale diversa, sia tra i vari gruppi zoologici che durante lo sviluppo di uno stesso individuo (larva e adulto), le quali possono far luce sul significato delle differenze morfologiche.

Qualche tempo fa, in una Nota pubblicata su questi Rendiconti <sup>(4)</sup>, ho precisato alcuni dati sull'andamento dell'attività secretoria dell'organo sottocommessurale di un Anfibio urodelo (*Triturus cristatus*). In embrioni a stadio 36 compaiono i primi granuli di secreto nella regione soprannucleare della cellula, vicino al nucleo; allo stadio 37, mentre nella regione sopra-

(\*) Ricerca eseguita nell'Istituto di Zoologia ed Anatomia comparata dell'Università di Modena e nel Centro di Neuroembriologia del C.N.R. di Roma.

(\*\*) Pervenuta all'Accademia il 18 settembre 1962.

(1) W. BARGMANN e Th. H. SCHIEBLER, «Z. Zellforsch.», XXXVII, 583-596 (1952); V. MAZZI, «Arch. Zool. Ital.», XXXVII, 445-464 (1952); G. B. WISLOCKI e E. H. LEDUC, «J. Comp. Neurol.», XCVII, 515-535 (1952).

(2) Per la bibliografia ved.: A. OKSCHE, «Z. Zellforsch.», LIV, 549-612 (1961).

(3) A. STEFANELLI, «Arch. Zool. Ital.», XXIX, 159-199 (1941); «Arch. Ital. Anat. Embriol.», XLV, 360-412 (1941); «Monit. Zool. Ital.», LIV, 65-72 (1943); «Comm. Pont. Ac. Sci.», VIII, 147-293 (1944); «Arch. di Fisiol.», XLIV, 49-77 (1944); «Riv. di Biol.», XLI, 249-269 (1949); «Experientia», IX, 277-285 (1953); G. M. BAFFONI, «Riv. di Neurobiol.», V, 33-73 (1959); «Boll. di Zool.», XXVIII, (Suppl.), 661-680 (1961).

(4) M. MARINI, «Rend. Acc. Naz. Lincei» (ser. VIII), XXIII, 96-101 (1957).

nucleare i granuli aumentano e raggiungono il bordo ventricolare, nella regione sottocellulare compaiono le prime granulazioni. L'esame dell'organo sottocommessurale nei successivi stadî ha permesso di descrivere il ciclo secretorio della regione sopranucleare; nella regione sottocellulare, invece, è stato riscontrato che il secreto è più scarso, rispetto all'altro polo della cellula, e resta localizzato solo in prossimità del nucleo.

Per quanto riguarda l'organo sottocommessurale durante lo sviluppo degli Anfibi anuri, i dati sono più numerosi. Mazzi <sup>(5)</sup>, per primo, ha osservato in *Rana agilis* che l'organo sottocommessurale comincia a secernere in embrioni a stadio 22 (lunghezza 8,4 mm.).

Olsson <sup>(6)</sup> in *Xenopus laevis* ha rinvenuto i primi granuli di secreto nelle cellule sottocommessurali di embrioni di 4 mm., e in quelli di 5 mm. ha osservato la continuità tra il secreto e la fibra di Reissner; questa però è già presente nella regione caudale del neurasse di embrioni giovanissimi (lunghezza 2-2,5 mm.).

Baffoni <sup>(7)</sup> ha osservato che in *Bombina pachypus* i primi granuli di secreto compaiono, come in *Triturus*, nella regione sopranucleare delle cellule sottocommessurali di embrioni a stadio 19. Allo stadio 23 il secreto prodotto dalle cellule è in continuità con la fibra di Reissner, mentre nella regione sottocellulare sono evidenti le prime tracce di secreto. Questo Autore, oltre a confermare nelle cellule sottocommessurali dell'Anfibia anuro il ciclo secretorio da me descritto nell'Urodelo, accenna alla presenza di granuli secretori lungo il prolungamento sottocellulare e sulla membrana limitante esterna. Secondo l'A. nell'organo sottocommessurale di *Bombina*, poco prima della metamorfosi, il secreto si rarefa notevolmente.

Di recente Oksche <sup>(8)</sup> ha osservato nell'organo sottocommessurale di *Rana temporaria* che i primi granuli secretori si distinguono dal pigmento solo in larve di 6-6,5 mm. In larve di 8-9 mm. sono presenti catene di granuli nel prolungamento sottocellulare e nella sua dilatazione terminale, ancorata alla membrana limitante esterna. Negli stadî successivi l'Autore ha rinvenuto granuli nel pericarion e sul bordo ventricolare delle cellule sottocommessurali, in rapporto con la fibra di Reissner, oltre ad un progressivo aumento di secreto nella regione sottocellulare.

Al termine del periodo larvale nella regione sottocellulare il secreto continua ad accumularsi in prossimità del nucleo mentre si rarefa nella dilatazione terminale dei prolungamenti. Secondo Oksche in *Rana temporaria*, durante tutto lo sviluppo, l'attività secretoria nella regione sottocellulare è sempre maggiore che nella regione sopranucleare.

(5) V. MAZZI, « Monit. Zool. Ital. », LXII, 78-82 (1954).

(6) R. OLSSON, « Acta Zool. », (Stockholm), XXXVI, 167-198 (1955); XXXVII, 235-250, (1956).

(7) G. M. BAFFONI, « Rend. Acc. Naz. Lincei », (ser. VIII), XXV, 610-616 (1958).

(8) A. OKSCHE, « Z. Zellforsch. », LIV, 549-612 (1961).

Dai dati bibliografici riportati risulta che, durante lo sviluppo, l'organo sottocommessurale nei vari Anfibi anuri può presentare aspetti diversi, cosa che sembra non avvenga negli Urodeli, poichè in larve di *Triturus vulgaris meridionalis* Blgr. e di *Ambystoma mexicanum* Cope ho riscontrato (osservazioni inedite) quadri molto simili a quelli descritti in stadi corrispondenti di *Triturus cristatus*. Pertanto ho ritenuto opportuno iniziare la mia ricerca con l'esame dell'attività secretoria dell'organo sottocommessurale durante lo sviluppo di un Anfibio anuro che differisse da quelli studiati dai precedenti Ricercatori per *habitat* e posizione sistematica. A tal fine ho utilizzato le serie di *Hyla arborea arborea* L., allestite per un precedente lavoro <sup>(9)</sup>, al quale rimando per la descrizione del materiale e dei metodi impiegati.

In embrioni di *Hyla* allo stadio 20 (lungi 5 mm.) l'organo sottocommessurale ha un aspetto epiteliale, con cellule ancora simili a quelle circostanti che tappezzano il III ventricolo (Tav. I, fig. a). Negli stadi successivi le cellule sottocommessurali si allungano progressivamente, specie nella regione sottocellulare, la quale si trasforma in un prolungamento lungo e sottile, che attraversa la commessura posteriore e termina con una dilatazione contro la membrana limitante esterna (prolungamento sottocellulare o prossimale); la regione sopranucleare è meno estesa e forma un prolungamento più corto e grosso la cui estremità, bordata di ciglia, viene a delimitare un'area dorsale del III ventricolo (prolungamento sopranucleare o distale). (Cfr. Tav. I).

L'attività secretoria dell'organo sottocommessurale è iniziata in embrioni a stadio 20, come lo indica la presenza di pochi granuli minuti, ma intensamente colorati con la cromoematossilina di Gomori, sul bordo ventricolare delle cellule. A questo stadio e in quello successivo è invece poco chiaro il quadro secretorio nell'interno delle cellule secernenti per la presenza di profonde lobature, specie al polo superiore del nucleo, spesso in contatto con vacuoli e di sferule di tuorlo che infarciscono il citoplasma; inoltre piccoli granuli colorati in azzurro sono disseminati un po' dovunque nelle cellule che tappezzano la cavità del III ventricolo. L'esame di preparati non colorati ha dimostrato che parte di queste granulazioni sono dovute a pigmento melanico molto fine.

La fibra di Reissner, intensamente colorata, è già evidente allo stadio 20 e può essere seguita agevolmente nella porzione posteriore del tubo neurale, in accordo con quanto osservato da Olsson <sup>(6)</sup>; la fibra contrae rapporti con alcune cellule di aspetto secretorio situate nel pavimento della porzione posteriore del neurasse.

In embrioni a stadio 22 (lungi 6,5 mm.) nelle cellule sottocommessurali le sferule di tuorlo sono scomparse quasi completamente e i granuli di pigmento sono divenuti talmente rari da non interferire nella valutazione del quadro secretorio; il secreto, sotto forma di granuli minuti, è distribuito uniformemente nel citoplasma compreso tra il nucleo e il bordo libero della

(9) M. MARINI, « Rend. Acc. Naz. Lincei » (ser. VIII), XXXII (in corso di stampa) (1962).

cellula; granuli di maggiori dimensioni sono affollati sul bordo ventricolare e sulle ciglia delle cellule secernenti.

Al termine del periodo embrionale (stadî 23 e 24; embrioni di 7-8 mm.) nella regione sopranucleare delle cellule sottocommessurali aumentano il numero e le dimensioni dei granuli; compaiono infatti, oltre alle minute granulazioni degli stadî precedenti, dei granuli marcati anche nell'interno del citoplasma. La distribuzione del secreto è piuttosto uniforme, con addensamenti di granuli solo sul bordo ventricolare; talora si osservano però anche piccoli addensamenti di secreto in prossimità del nucleo (fig. *b*). Allo stadio 24 comincia a stabilirsi la continuità tra il secreto prodotto dalle cellule sottocommessurali e la preesistente fibra di Reissner.

All'inizio del periodo larvale (st. I, larve di 9-10 mm.) mentre nel prolungamento sopranucleare delle cellule sottocommessurali il quadro secretorio è simile a quello descritto sopra, a parte una lieve rarefazione di granuli in prossimità del nucleo, nel prolungamento sottonucleare sono comparse minute granulazioni distribuite dal nucleo alla membrana limitante esterna (fig. *c*).

Nei successivi stadî larvali la quantità del secreto dell'organo sottocommessurale aumenta considerevolmente per il differenziarsi di nuovi elementi (l'attività mitotica, specie sui bordi dell'organo, è elevata sino allo stadio XIII) e nelle singole cellule (fig. *d-e*); agli stadî XIII e XVII (larve rispettivamente di 36 e 37 mm. circa) la maggior parte degli elementi secernenti è carica di secreto. In questi stadî si osservano granulazioni e aggregati grossolani ammassati attorno al nucleo (specie al polo superiore - formazione di coni e calotte); granuli marcati sono allineati lungo il prolungamento sottonucleare e addensati contro alla membrana limitante esterna; nel prolungamento sopranucleare le granulazioni infarciscono tutto il citoplasma e si affollano sul bordo ciliato (fig. *e-f*). Anche i filamenti con cui la fibra di Reissner si connette all'organo, e la fibra stessa, appaiono ispessiti (fig. *f*).

Nelle cellule sottocommessurali di animali prossimi alla metamorfosi (stadio XXII - inizio del riassorbimento della coda, che misura 13 mm.) i granuli di secreto più grandi sono situati di preferenza alle due estremità della cellula: sul bordo ventricolare e sulla membrana limitante esterna (nella dilatazione terminale del prolungamento sottonucleare); invece lungo i prolungamenti citoplasmatici (specie in quello sopranucleare) le particelle di secreto sono in genere più minute; anche gli accumuli perinucleari sono meno frequenti e più modesti rispetto a quelli osservati negli stadî XIII e XVII e i filamenti che uniscono la fibra di Reissner all'organo appaiono più sottili.

Il quadro secretorio dell'organo sottocommessurale e l'aspetto della fibra di Reissner non presentano variazioni rilevanti negli stadî successivi (stadio XXIII - coda ridotta a 4,5 mm., stadio XXIV - coda di 1-2 mm.) (fig. *g*).

In base ai dati analitici esposti si possono trarre le seguenti deduzioni:

1° L'attività secretoria dell'organo sottocommessurale in *Hyla* inizia prima che in *Rana agilis* <sup>(5)</sup> e allo stesso stadio che in *Bombina* <sup>(7)</sup>; non mi è possibile la comparazione tra *Hyla* e gli Anfibi anuri esaminati da Olsson <sup>(6)</sup>

e da Oksche<sup>(9)</sup> in quanto questi AA. non indicano lo stadio morfologico, ma solo la lunghezza dell'animale, la quale, com'è noto, varia da specie a specie, tra lotti diversi di una stessa specie e negli individui di uno stesso lotto.

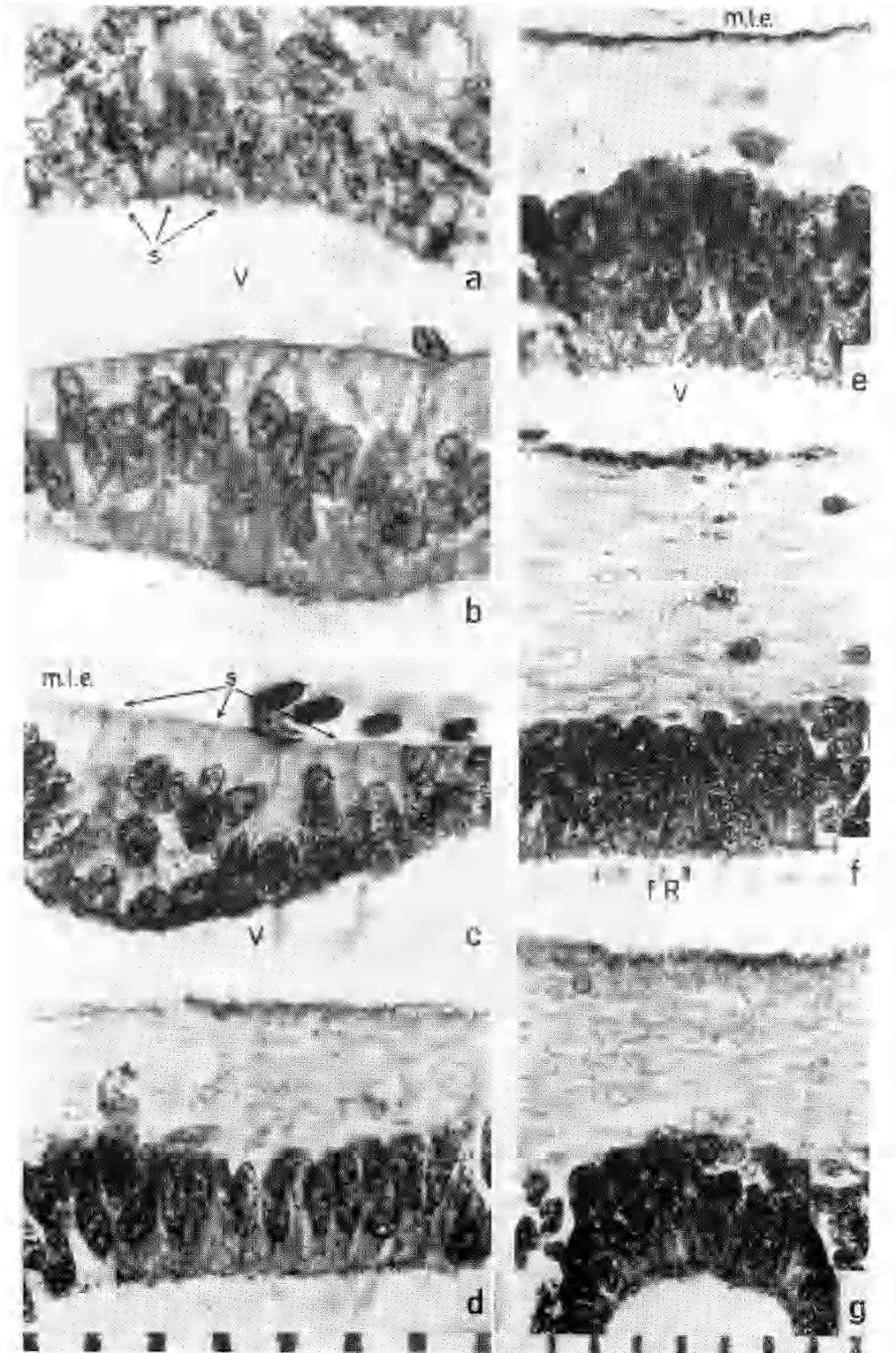
Nelle cellule sottocommessurali di *Hyla* il secreto compare prima nella regione sopranucleare (fig. *a*) e più tardi in quella sottonucleare (fig. *c*), come in *Triturus*<sup>(4)</sup> ed in *Bombina*; nei due Anuri, però, la comparsa del secreto nella regione sottonucleare avviene ad uno stadio morfologico più tardivo che in *Triturus*, nonostante gli Anuri abbiano uno sviluppo più rapido. Questo fenomeno fa pensare che il secreto presente nella regione sottonucleare delle cellule sottocommessurali assuma negli Anuri un significato che non ha negli Urodeli.

2° Durante la prima metà del periodo larvale, nelle cellule sottocommessurali di *Hyla* il secreto aumenta ad entrambi i poli e specialmente a quello sopranucleare (formazione di accumuli perinucleari) (fig. *d-e*). In prossimità della metamorfosi, invece, il secreto diminuisce nella regione sopranucleare (riduzione delle particelle di secreto e degli accumuli perinucleari), mentre nella regione sottonucleare non presenta variazioni rilevanti (fig. *g*). Pertanto nell'organo sottocommessurale di *Hyla* durante la metamorfosi non si osservano né i quadri descritti da Oksche in *Rana* (rarefazione di secreto all'estremità del prolungamento sottonucleare ed accumulo progressivo vicino al nucleo), né la evidente rarefazione di secreto illustrata da Baffoni in *Bombina*.

3° Nelle cellule sottocommessurali di *Hyla* il ciclo secretorio della regione sopranucleare si svolge con le stesse modalità descritte in *Triturus*, anche se nell'Anuro la seriazione dei quadri è meno chiara perchè le cellule secernenti sono più piccole e più addensate.

4° A differenza di quanto osservato in *Triturus*, nelle cellule dell'organo sottocommessurale di *Hyla* è chiaramente dimostrabile una secrezione sottonucleare che inizia e procede indipendentemente da quella sopranucleare. Nella regione sottonucleare il secreto non forma mai accumuli perinucleari così massicci come ho visto, in certi stadi di sviluppo, all'altro polo, ma i granuli secretori tendono ad affollarsi nella dilatazione terminale della cellula. Tale quadro suggerisce che il secreto prodotto nella regione sottonucleare venga via via convogliato lungo il prolungamento citoplasmatico e si addensi alla sua estremità contro la membrana limitante esterna. In base a questi fatti ritengo che le cellule sottocommessurali di *Hyla* abbiano una secrezione bipolare. Concordo con Olsson<sup>(10)</sup> nel riconoscere l'importanza della secrezione ventricolare ed i suoi rapporti con la fibra di Reissner, non posso invece associarmi con questo Autore nel ritenere che l'organo sottocommessurale dei Vertebrati inferiori riversi il suo secreto *esclusivamente* nel III ventricolo e nel considerare il secreto presente nella regione sottonucleare come espressione di accumulo. Questa interpretazione, infatti, può essere valida per l'organo sottocommessurale di *Triturus*,

(10) R. OLSSON, « Acta Zool. » (Stockholm), XXXIX, 71-102 (1958).



Organo sottocommissurale di *Hyla arborea* in sezione sagittale a stadio 20 (a), 24 (b), I (c)  
o in sezione trasversale a stadio VIII (d), XIII (e), XVII (f), XXIII (g).

(V = ventricolo; s = secreto; m.l.e. = membrana limitante esterna; fR = fibra di Reissner).

(Ingrandimento delle foto e come nella scala sinistra; ogni intervallo delle scale 100μ).



dove il secreto nella regione sottonucleare è situato solo in prossimità del nucleo, ma sembra poco verosimile per l'organo sottocommessurale di *Hyla*, dove il secreto si accumula contro la membrana limitante esterna e pertanto dovrebbe percorrere il lungo cammino inverso per versarsi nel III ventricolo. Sembra più verosimile ritenere che il secreto, raggiunta la membrana limitante esterna, si versi nei vasi ad essa contigui. A questo riguardo concordo piuttosto con Oksche; va però tenuto presente che nelle larve di *Hyla* non ho osservato la differenziazione di strati e di tipi cellulari secretori descritti nell'organo sottocommessurale di *Rana* (cfr. Oksche figg. 4 e 26); infatti in *Hyla* le cellule scernenti sono allineate su un'unica fila e si estendono dalla superficie ventricolare alla membrana limitante esterna; solo i loro nuclei possono disporsi su più file, specie negli stadî più avanzati. Pertanto ne risulta che in *Hyla* la stessa cellula invia il secreto nel III ventricolo e contro la membrana limitante esterna.

5° Comparando i dati ottenuti dall'esame dell'organo sottocommessurale di *Hyla* durante lo sviluppo con quanto è stato descritto in altri Anfibi, il dato più saliente riguarda la secrezione extraventricolare (sottonucleare); questa modalità secretoria non è stata riscontrata negli Anfibi urodeli, mentre è evidente negli Anuri finora esaminati: essa è appena accennata in *Bombina*, ma è accentuata in *Rana* ed in *Hyla*.

Concludendo: nelle cellule sottocommessurali di *Hyla* i primi granuli secretori compaiono nella regione sopranucleare a stadio 20 embrionale e nella regione sottonucleare al I stadio larvale. L'organo sottocommessurale durante tutto il periodo larvale è monostratificato; le sue cellule presentano una secrezione bipolare: verso il III ventricolare e verso la membrana limitante esterna.