
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI
RENDICONTI

FRANCO MANGIA, GUIDO PALLADINI

**Il sacco olfattorio delle Lampetra italiane. - I .
Osservazioni morfologiche**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 42 (1967), n.2, p. 284-289.*

Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1967_8_42_2_284_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. — *Il sacco olfattorio delle Lampetra italiane.* — I. Osservazioni morfologiche (*). Nota di FRANCO MANGIA e GUIDO PALLADINI presentata (**) dal Socio A. STEFANELLI.

SUMMARY. — The authors have studied the morphology of the olfactory sac in three species of Italian lampreys, *L. fluviatilis* L., *L. planeri* Block and *L. zanandreaei* (Vlad).

The morphology of the olfactory lamellae is gradually simplified from *L. fluviatilis* to *L. zanandreaei*. These observations are interpreted as indicating an evolution of *L. zanandreaei* from *L. planeri*, rather from *L. fluviatilis*, which is a more primitive species.

In the author's opinion, the evolution of the olfactory sac is attributed to a gradually increasing tendency of the three species to accelerate sexual maturity.

Various biogeographical and ecological data are reported to confirm this hypothesis.

INTRODUZIONE.

È ben noto quanto importante sia il ruolo che nei pesci il senso dell'olfatto assume nella attiva ricerca della preda. Anche negli ultimi anni diversi Autori, con una serie di studi sulla morfologia degli organi olfattori di vari pesci ossei, hanno valorizzato tale fattore, ponendo in stretta relazione lo sviluppo dei sacchi stessi con le abitudini di vita dell'animale (Chabanaud, 1942 [1]; Faure, 1944 [2]; Teichmann, 1954 [3]; Bodrova, 1960 [4]; Schmalgauzen, 1962 [5]; Branson, 1963 [6]; Pfeiffer, 1963, 1964, 1965 [7-8-9]).

La correlazione fra ecologia e sviluppo dell'apparato olfattorio è particolarmente evidente anche nei Ciclostomi, in cui tale organo è del tutto rudimentale per massima parte della vita larvale, raggiungendo la morfologia adulta solo a metamorfosi inoltrata.

Questo tardivo sviluppo ontogenetico è indubbiamente da ricollegarsi (Kleerekoper e van Erkel, 1960 [10]) alle diverse ecologie della larva, o ammocete, avente nutrizione a tipo vorticatorio, e dell'adulto, che conduce invece vita parassitaria.

Questo quadro di funzionalità del sacco è però complicato dalla presenza, accanto alle parassite, di specie non parassite loro strettamente affini, nelle quali ci è sembrato di riconoscere, rispetto alle prime, fenomeni di riduzione nello sviluppo del sacco olfattorio.

Esaminando infatti vari esemplari di *Lampetra*, sia ammoceti che adulti, notammo nelle varie specie delle caratteristiche diversità nel numero e nella disposizione delle lamelle olfattorie, sia tra la *L. fluviatilis* e la *L. planeri*, che tra queste due e la *L. zanandreaei*: cosa a nostro avviso degna di studio,

(*) Ricerca eseguita nell'Istituto di Anatomia Comparata « G. B. Grassi » e nel Centro di Neuroembriologia del C.N.R. dell'Università di Roma, con il contributo del Gruppo di Embriologia del C.N.R.

(**) Nella seduta dell'11 febbraio 1967.

sembrandoci di poter interpretare tali differenze morfologiche non solo in base alla diversa ecologia delle specie suddette, ma soprattutto ai complessi problemi di filogenesi delle *Lampetra* italiane.

Secondo infatti le vedute moderne (Vladykov, 1955 [11]), le specie italiane di *Lampetra* sono in realtà tre: la *L. fluviatilis* L., la *L. planeri* Block, e la *L. zanandreaei* (Vlad.), quest'ultima avente una sua caratteristica e ristretta localizzazione geografica nel bacino di sinistra del fiume Po.

A tali conclusioni si è giunti in base agli studi di Zanandrea (1951, 1953, 1954, 1955 [12-12-14-15]), il quale, (facendo seguito alle osservazioni classiche di Hubbs e Trautman (1937 [16]) sulla speciazione dicotomica delle lamprede americane del genere *Ichthyomizon*, con formazione da un antenato comune di una coppia di specie, aventi ambedue le stesse abitudini di vita larvale, ma di cui l'una dopo la metamorfosi, migratoria, conduce per qualche tempo vita parassitaria, ritornando poi nelle acque interne solo alla riproduzione; l'altra invece, stazionaria, raggiunge in breve tempo la maturità sessuale, si riproduce e muore), stabilì la stretta affinità filogenetica delle *Lampetra fluviatilis* e *planeri*. Della coppia *fluviatilis-planeri*, la prima infatti rappresenta il membro dopo la metamorfosi migratorio e parassita, la seconda invece lo stazionario, a precoce maturità sessuale.

L'esistenza della coppia *fluviatilis-planeri* è del resto confermata dalle più antiche osservazioni di molti Autori (Borri, 1921 [17]; Weissemberg, 1925 [18]; Cotronei 1927 *a*, 1927 *b*, 1927 *c*, 1942 [19-20-21-22]) che giustamente misero in luce le strette affinità sistematiche di queste due specie.

Quanto poi alla *L. zanandreaei* il quadro è più complesso. Secondo Zanandrea (1962 [23]) sono ipotizzabili due possibilità: o formazione di un ipotetico progenitore parassita di una coppia di specie aventi le caratteristiche della suddetta coppia *fluviatilis-planeri*, avente cioè un membro non parassita, la *L. zanandreaei*, ed uno parassita, ora estinto; o, più probabilmente, origine della *zanandreaei* da un membro della coppia suddetta per mutazione ed isolamento geografico.

In tale contesto di problemi noi vogliamo ora inserire queste nostre osservazioni sul sacco olfattorio delle *Lampetra* italiane, sperando di apportare un ulteriore contributo alla conoscenza di questo genere.

MATERIALE E METODI.

Abbiamo utilizzato per le nostre ricerche vari esemplari, sia ammoceti che adulti, di *Lampetra fluviatilis* L. provenienti da Castel Volturno (Napoli), di *L. planeri* Block. provenienti da Subiaco (Rieti) e da Popoli (Pescara) (Zanandrea 1962 [24]) e di *L. zanandreaei* (Vlad.) provenienti da Cerenasco-Villafranca (Torino)⁽¹⁾. Gli esemplari sono stati fissati in

(1) Cogliamo l'occasione per ringraziare il Rev. S. Maffeo S. J., Rettore dell'Istituto M. Massimo, che ha gentilmente messo a nostra disposizione il materiale residuo della Collezione Zanandrea, ora presso il Museo Civico di Storia Naturale di Verona.

Bouin o in formalina al 10%, inclusi in solfuro-paraffina e sezionati in serie a 10 micron, nei piani trasverso e sagittale.

I preparati, colorati con le usuali metodiche, sono stati disegnati alla camera lucida, per eseguire successivamente ricostruzioni tridimensionali dell'organo intero.

OSSERVAZIONI.

Il sacco olfattorio dei Petromizonti è del tutto peculiare e caratteristico, essendo rappresentato da un'unica cavità impari mediana, le cui pareti connettivali sono ripiegate all'interno del lume a formare numerose pliche o lamelle. Il sacco è, allo stadio adulto, racchiuso in una robusta capsula cartilaginea, da cui posteriormente fuoriescono i due tratti olfattori. Esso comunica anteriormente con la narice tramite il « tubo nasale » ed infero-caudalmente col sacco naso-faringeo. Tali inserzioni impegnano la metà anterior-inferiore del sacco, il cui pavimento è infatti scavato in una gronda che successivamente si chiude continuandosi nel sacco naso-ipofisario. Quest'ultimo decorre poi sotto il pavimento della cavità olfattoria, dalla quale è separato da un sepimento connettivale. Il connettivo delle pareti del sacco è ricco di cellule pigmentate; tale pigmentazione, in genere assente nell'ammocete, compare negli stadi immediatamente precedenti la metamorfosi, in correlazione con lo sviluppo completo dell'organo.

Infero-caudalmente, immerso nel connettivo, si trova l'organo olfattorio accessorio, compreso fra l'epitelio olfattorio e la capsula cartilaginea (cfr. Palladini e Mangia, 1967 [25]).

Nella cavità olfattoria sporgono delle *plliche* o *lamelle* di varia grandezza e disposizione nelle varie specie, il cui asse è costituito da connettivo in continuità con quello parietale. Tali lamelle suddividono il lume nasale in camerette a fondo cieco; esse hanno andamento longitudinale e sono disposte simmetricamente a destra ed a sinistra del piano sagittale dell'animale, in maniera speculare. A seconda del loro relativo grado di sviluppo, esse sono distinguibili in PRINCIPALI e SECONDARIE, spingendosi le prime maggiormente in avanti delle seconde, aventi però tutte il massimo sviluppo nel fondo del sacco, ove le loro estremità si fondono delimitando piccole cavità tubulari a fondo cieco. Di queste pliche, le due impari mediane, una superiore e l'altra inferiore, sono particolarmente sviluppate, saldandosi fra loro all'altezza dei 2/3 posteriori del sacco a formare il c.d. « setto »; tale struttura è presente con sviluppo assai maggiore anche nel genere *Petromyzon* (Kleerekoper e van Erkel, 1959 [10]). Lo sviluppo del setto appare strettamente legato al percorso della gronda che scava il pavimento del sacco, continuando il tubo nasale nel sacco naso-faringeo. Infatti la plica longitudinale ventrale, dalla cui fusione con la corrispettiva dorsale ha origine questa struttura, si sviluppa solo a saldatura completa dei bordi della doccia.

L'epitelio che riveste le pareti interne del sacco olfattorio appare essere di due tipi, sia sensorio che mucoso, il secondo dei quali per lo più localizzato sull'estremità distale delle lamelle olfattorie e sulla gronda del pavimento.

L'epitelio olfattorio è costituito da cellule sensorie, che sporgono nel lume con un breve tratto del loro corpo cellulare; esse non raggiungono la membrana basale, ma, come le cellule olfattorie di tutti i vertebrati, si allungano prossimalmente in un sottile assone, che decorre fra le cellule di sostegno.

Le cellule di sostegno, cilindriche, si appoggiano con un'estremità sulla membrana basale dell'epitelio, e si affacciano nel lume dell'organo con l'altra, provvista di ciglia e microvilli (osservazioni ultrastrutturali personali [34]).

L'epitelio mucoso è costituito da cellule mucose tipiche, rotondeggianti, con nucleo localizzato nella metà prossimale della cellula; la metà distale è occupata da abbondanti granuli di secrezione mucosa. Le cellule suddette sono disposte in più strati a progressivi stadi di maturazione. La natura mucosa dell'epitelio suddetto non è stata riconosciuta come tale da Kleerekoper e van Erkel (1960 [10]), che lo definiscono « indifferente ».

Tale natura strettamente mucosa appare invece ben chiara nei nostri preparati, comprovata del resto da numerose reazioni istochimiche, su cui riferiamo in una Nota successiva (Palladini e Mangia, 1967 [25]).

Per ulteriori più approfondite notizie sulla struttura e sullo sviluppo ontogenetico delle varie parti dell'apparato nasale dei Petromizonti rimandiamo al suddetto lavoro di Kleerekoper e van Erkel [10] sul *Petromyzon marinus*, in cui le osservazioni originali sono integrate da ampi dati di letteratura sia antica che moderna.

Il sacco olfattorio dell'adulto di *L. fluviatilis* è caratterizzato dal notevole sviluppo: al grande volume, in parte almeno riconducibile alla maggior mole corporea, unisce un particolare sviluppo delle pliche che sporgono all'interno della cavità, occupandola in gran parte. Ciascuna metà, destra o sinistra, presenta posteriormente 4 pliche a maggior sviluppo o principali (A, B, C, D), intervallate da altrettante più piccole o secondarie (a, b, c, d) (fig. 1, 1).

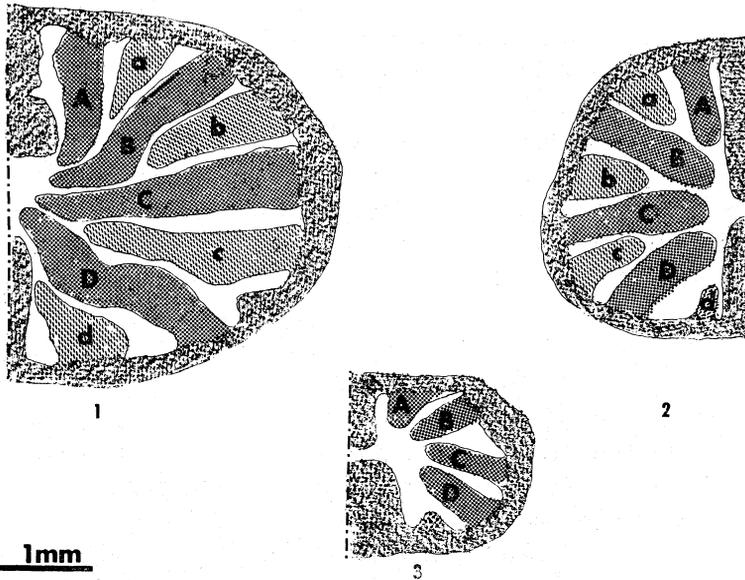


Fig. 1. — Emisezioni trasverse di sacco olfattorio di *Lampetra fluviatilis* (1)
Lampetra planeri (2) e *Lampetra zanandreae* (3).

Sono indicate le pliche o lamelle PRINCIPALI (A-B-C-D) e SECONDARIE (a-b-c-d). *Spiegazione nel testo.*

Lo schema morfologico del sacco della *L. planeri* appare sovrapponibile a quello della *L. fluviatilis*: oltre alle pliche centrali, superiore ed inferiore, che posteriormente si saldano a costituire il setto, anche qui sono presenti le 4 lamelle principali (A, B, C, D), alternate alle 4 secondarie (a, b, c, d) (fig. 1, 2).

Il sacco olfattorio della *L. zanandreae* appare il più ridotto fra quelli delle specie da noi esaminate: è evidente una riduzione nel numero delle pliche, che qui sono solamente 4 per lato, disposte simmetricamente al piano longitudinale.

Tale organizzazione è particolarmente evidente nell'ammocete in metamorfosi. Nell'adulto invece, la regolarità morfologica delle lamelle appare alterata, in quanto lo sviluppo antero-posteriore delle pliche non è fra queste eguale, ma alcune di esse terminano precocemente.

DISCUSSIONE.

Vasti problemi di varia natura, sia di ordine strettamente sistematico che riguardanti la funzionalità del sacco olfattorio, emergono dalle nostre osservazioni. La *L. fluviatilis* appare la specie con il maggior sviluppo del sacco olfattorio, sia in volume (il che almeno in parte, devesi ricondurre alla

maggior mole corporea) sia soprattutto in più grande estensione dell'epitelio olfattorio, dovuta al numero ed alla grande lunghezza delle lamelle olfattorie. Ciò appare chiaramente in connessione con l'ecologia di tale specie, cui, come già accennato nell'introduzione, una buona funzionalità olfattiva è indispensabile per l'attiva ricerca della preda, durante la vita parassitaria che conduce da adulta.

La *L. planeri* poi, specie che moderne considerazioni tassonomiche (Zanandrea [12-13-14-15]) e più antichi studi di acuti osservatori (Cotronei [19-20-21-22]) pongono come strettamente affine alla *L. fluviatilis*, anche nel sacco olfattorio appare seguire in tutto l'organizzazione della specie appaiata, presentando un egual numero di lamelle (4 principali + 4 secondarie).

Il sacco olfattorio della *L. zanandreai* è invece nettamente diverso da quello della coppia *fluviatilis-planeri*, presentando rispetto a questa una riduzione del numero delle lamelle olfattorie, che da 8 per lato divengono 4; tale riduzione numerica, a nostro avviso, non segue però un piano di organizzazione aberrante da quello della coppia suddetta, ma ne rappresenta una ben definita evoluzione, potendosi razionalmente considerare la condizione a 4 lamelle come derivante da quella a 8 mediante perdita delle lamelle secondarie a minor sviluppo.

Tale interpretazione avvalora l'ipotesi di Zanandrea (1962 [23]) della derivazione filogenetica della *L. zanandreai* da un membro della coppia *fluviatilis-planeri* per mutazione ed isolamento geografico, derivazione dallo Zanandrea ritenuta possibile sia direttamente dalla *L. fluviatilis* sia tramite la *L. planeri*; parlerebbe a favore di questa seconda ipotesi il rinvenimento di *L. planeri* nel versante adriatico, presso Popoli (fiume Pescara) (Zanandrea, 1962 [24]), che l'Autore (Zanandrea, 1962 [23]) considera indice di una più antica distribuzione geografica della specie suddetta, piuttosto che come una presenza secondaria dovuta a una introduzione pliocenica dalla regione campana, tramite le comunicazioni a quel tempo esistenti tra i due versanti (Pasa, 1953 [26]).

A tali considerazioni biogeografiche si sovrappongono le nostre osservazioni indicanti una netta riduzione nello sviluppo del sacco olfattorio della *L. zanandreai* rispetto alle altre due specie suddette. Questo fenomeno potrebbe in effetti essere spiegato con una più stretta affinità della *zanandreai* non direttamente con *fluviatilis* ma con *planeri*, specie, rispetto alla sua forma appaiata, caratterizzata come già detto, dalla precoce maturità sessuale con conseguente non utilizzazione del sacco olfattorio, che nell'adulto mostra netti segni di involuzione rispetto al corrispondente stadio della *L. fluviatilis*. Anche considerazioni d'altra natura concorrono a far ritenere la *L. zanandreai* specie nettamente più evoluta rispetto alle altre due; se infatti nelle lamprede l'origine di una specie è riconducibile ad una evoluzione di tipo ormonale (Young, 1950 [27]; Leach, 1951 [28]; Zanandrea, 1957 [29], 1959 [30]), cui questi animali sono particolarmente tendenti nel senso di una sempre maggiore precocità della maturità sessuale in modo da abolire la fase trofica dello stadio adulto, nella *L. zanandreai* questa tendenza al raccorciamento della fase trofica residua, è notevolmente maggiore.

Estremamente indicativi in tal senso sono i non rari reperti di ammoceti neotenici di *L. zanandreaei*, mentre non sono noti per le altre due specie reperti analoghi (Zanandrea, 1956-7-8 [31, 32, 33]).

In conclusione quindi, la *L. zanandreaei* appare nettamente più specializzata rispetto alla *L. planeri*, che a sua volta rappresenta una prima evoluzione rispetto a *L. fluviatilis*; nelle tre specie vi è infatti una progressiva e graduale involuzione del sacco olfattorio, riconducibile a nostro avviso ad una tendenza via via più forte ad accelerare la maturità sessuale, eliminando di conseguenza la fase trofica o ciò che di essa rimane.

Il problema della morfologia del sacco olfattorio, posto in questi termini, ci sembra dunque interessante e degno di un ulteriore approfondimento, e nei riguardi di uno studio biometrico esteso alla variabilità della grandezza e del numero delle lamelle nelle tre specie e nei vari stadi di sviluppo, e nella determinazione del rapporto superficie sensoria/superficie mucosa.

BIBLIOGRAFIA.

- [1] P. CHABANAUD, « Bull. Mus. Hist. Nat. Paris », 15, 75 (1942).
- [2] M. L. FAURE, « Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille », 4, 1 (1944).
- [3] H. TEICHMAN, « Z. Morph. Oek. Tiere », 43, 171 (1954).
- [4] N. V. BODROVA, « Byull. Inst. Biol. Vodochr. », 6, 48 (1960).
- [5] T. SCHALGAUZEN, « Trud. Inst. Morph. Zhiv. », 40, 157 (1962).
- [6] B. A. BRANSON, « J. Morph. », 113, 215 (1963).
- [7] W. PFEIFFER, « Canad. J. Zool. », 41, 1233 (1963).
- [8] W. PFEIFFER, « Canad. J. Zool. », 42, 235 (1964).
- [9] W. PFEIFFER, « Canad. J. Zool. », 43, 223 (1965).
- [10] H. KLEEREKOPER e G. A. VAN ERKEL, « Canad. J. Zool. », 38, 209 (1960).
- [11] V. VLADIKOV, « Copeia », 3, 215 (1955).
- [12] G. ZANANDREA, « Boll. Pesca, Pisc. Idrobiol. », 27, 53 (1951).
- [13] G. ZANANDREA, « Boll. Pesca, Pisc. Idrobiol. », 29, 252 (1953).
- [14] G. ZANANDREA, « Boll. Zool. », 21, 461 (1954).
- [15] G. ZANANDREA, « Boll. Zool. », 22, 191 (1955).
- [16] C. L. HUBBS e M. B. TRAYTMANN, « Publ. Mus. Zool. Univ. Michigam », 35, 1 (1937).
- [17] C. BORRI, « Atti Soc. Tosc. Sc. Nat. », 33, 1 (1921).
- [18] R. WEISSEMBERG, « Zool. Anz. », 63, 293 (1925).
- [19] G. COTRONEI, « Pubbl. Staz. Zool. Napoli », 8, 331 (1927).
- [20] G. COTRONEI, « Rend. Acc. Naz. Lincei », ser. VI, 5, 349 (1927).
- [21] G. COTRONEI, « Rend. Accad. Naz. Lincei », ser. VI, 6, 121 (1927).
- [22] G. COTRONEI, « Pubbl. Staz. Zool. Napoli », 19, 1 (1942).
- [23] G. ZANANDREA, « Boll. Pesca, Pisc. Idrobiol. », 38, 153 (1962).
- [24] G. ZANANDREA, « Doriania », 3, 1 (1962).
- [25] G. PALLADINI e F. MANGIA, « Rend. Acc. Naz. Lincei », ser. VIII
- [26] A. PASA, « Mem. Biogeogr. Adriatico », 2, 175 (1953).
- [27] J. Z. YOUNG, in *The life of Vertebrates*, Oxford, ed. Oxford Univ. Press (1950).
- [28] W. J. LEACH, « J. Morph. », 89, 217 (1951).
- [29] G. ZANANDREA, « Nature », 179, 925 (1951).
- [30] G. ZANANDREA, « Nature », 184, 380 (1959).
- [31] G. ZANANDREA, « Boll. Zool. », 23, 412 (1956).
- [32] G. ZANANDREA, « Nature », 179, 925 (1957).
- [33] G. ZANANDREA, « Atti Ist. Men. Sc. Lett. Arti », 116, 179 (1958).
- [34] B. BERTOLINI e F. MANGIA (in stampa).