ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI

CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

RENDICONTI

Aldo Rossi, Antonia Basile

Studio comparativo sulla topografia delle cellule gangliari del nervo terminale dei Teleostei

Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. **45** (1968), n.6, p. 635–642. Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1968_8_45_6_635_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.



Biologia. — Studio comparativo sulla topografia delle cellule gangliari del nervo terminale dei Teleostei (*). Nota di Aldo Rossi e Antonia Basile, presentata (**) dal Socio A. Stefanelli.

SUMMARY. — The topographic pattern of *nervus terminalis* ganglion cells has been studied in 51 species of Teleosteans.

Evidence has been shown of the correlation between the morphology of the rhinencephalon and topographic distribution of nervus terminalis ganglion cells.

In the species which have the olfactory bulb closely connected to the nasal sac the ganglion cells are localized among the primary olfactory fibres, next to the glomerular layer. On the contrary in the species which have the olfactory bulb connected to the cerebral hemisphere the ganglion cells show a variable degree of migration towards the caudal part of the bulb. The probable reason of these differences has been discussed, as related to the systematic position, to the size of the individual animal or to the size and the growth rate of the species.

Il nervo terminale dei pesci deriva da cellule gangliari bipolari i cui dendriti si estendono fra le cellule della mucosa olfattoria, mentre i neuriti arrivano ai centri del telencefalo (Sheldon 1912 [1]). Questo nervo è stato osservato nell'Anfiosso (Grassè 1958 [2]), nei Selaci (Locy 1905 [3]), nei Dipnoi (Pincus 1894 [4]; Bing e Burckhardt 1904 [5]), negli Olostei (Allis 1897 [6], Brookover 1908 [7]) e nei Teleostei (Sheldon 1909 [8]; Brookover e Jackson 1911 [9]) e gli sono state attribuite diverse funzioni: di nervo simpatico (Allis 1897; Brookover 1910 [10]), di nervo vaso motore (Brookover e Jackson 1911) e di nervo somato sensitivo (Grassè 1958).

Nei Selaci (Locy 1905) ed in *Amia* (Allis 1897; Brookover 1910), il nervo terminale segue il decorso del nervo e del tratto olfattorio, decorre lungo la loro sede ventromediana e rimane distinto da essi. Diversamente, nei Teleostei, il nervo terminale decorre all'interno del nervo, del bulbo e del tratto olfattorio, ma sempre nella loro sede ventromediana (Sheldon 1912, in *Cyprinus carpio*).

Per quanto riguarda i Teleostei, scarse sono le notizie sulla topografia di queste cellule gangliari. In *Cyprinus carpio* esse sono state descritte (Sheldon 1909) lungo il nervo olfattorio e in posizione ventromediana, tra il bulbo è la capsula olfattoria; qualche cellula gangliare è stata talvolta osservata sia caudalmente al bulbo che vicino alle capsule olfattorie. In *Ameiurus nebulosus*, è stato notato che le cellule gangliari derivano dal placode ectodermico olfattorio e nell'adulto si localizzano ai lati del nervo olfattorio,

^(*) Lavoro eseguito nel centro di Neuroembriologia del C.N.R. presso l'Istituto di Anatomia comparata «G. B. Grassi» dell'Università di Roma con i contributi del gruppo di ricerca per lo studio del differenziamento del C.N.R.

^(**) Nella seduta del 14 dicembre 1968.

strettamente connesse ai vasi sanguigni (Brookover e Jackson 1911). Una situazione molto simile è stata osservata nell'Olosteo, *Amia calva* (Brookover 1910).

È noto che i Teleostei, comprendendo diversi ordini, presentano delle notevoli differenze nella morfologia del rinencefalo (Nieuwenhuys 1963 [11]) e che lo sviluppo delle cellule del ganglio terminale è strettamente connesso a quello del sacco, del nervo e del bulbo olfattorio (Brookover e Jackson 1911); pertanto ci è sembrato interessante studiare, su un ampio materiale, quali fossero le variazioni della topografia di questi elementi gangliari in rapporto alle modificazioni delle strutture rinencefaliche.

A questo scopo sono state prese in esame 51 specie di Teleostei appartenenti a 11 ordini, come risulta dalla Tabella I. Le sezioni seriate dei cervelli (secondo la norma trasversa, sagittale e frequentemente frontale) di 10 μ , sono state impregnate secondo la tecnica di Bodian al protargolo. Alcuni cervelli sono stati colorati con la gallocianina–cromallume e con emallume–eosina.

Prima di passare alle osservazioni sulla topografia delle cellule gangliari del nervo terminale, è necessario premettere che nei Teleostei studiati vi sono due fondamentali tipi di morfologia del rinencefalo, dato che il sacco, il nervo, il bulbo, il peduncolo olfattori e gli emisferi telencefalici presentano delle variazioni sia nei rapporti spaziali che nella organizzazione strutturale:

- I) Il bulbo è situato in prossimità del sacco e pertanto il nervo olfattorio è molto breve, mentre la connessione col rispettivo emisfero telencefalico si realizza tramite un lungo peduncolo olfattorio (attraverso il quale decorrono i tratti olfattori laterale e mediale e il nervo terminale [Sheldon 1912]) che raggiunge l'eminenza ventrale telencefalica. Questo tipo di organizzazione rincefalica è caratteristico dei Ciprinidi studiati (tranne *Puntius titteya*) e del Siluride, Bagride, *Ameiurus nebulosus*.
- II) Il bulbo olfattorio è associato all'eminenza ventrale del telencefalo tramite la parte precommessurale del nucleo olfattorio anteriore. Quest'ultima è costituita da piccole cellule granulari della porzione caudale del nucleo omonimo (Nieuwenhuys 1963) e presenta nella sua sede ventromediana, il tratto olfattorio mediale ed il nervo terminale. Di conseguenza il bulbo, trovandosi vicino all'emisfero telencefalico è connesso al sacco tramite un lungo nervo olfattorio.

Questo secondo tipo di organizzazione del rinencefalo, che è caratteristica di tutti gli altri Teleostei presi in esame, presenta a sua volta due differenti condizioni in rapporto all'estensione della parte precommessurale del nucleo olfattorio anteriore: A) nei Percoidei, Labroidei, Trachinoidei e in Salmo trutta fario, Puntius titteya, Corydoras aeneus, Anguilla anguilla, Muraena helena, Conger conger, Syngnathus typhle, Mugil auratus, la parte precommessurale si estende dal bulbo in forma di breve peduncolo che si connette all'eminenza ventrale del telencefalo (fig. 1); B) nei Caracidi, Pecilidi, Blennidi e in Tetraodon fluviatilis, Belone belone, Hippocampus hippocampus, Pterophyllum scalare, Mastacembelus armatus, la parte precommessurale è

TABELLA I.

Sardina pilchardus sardina (Risso) Salmo trutta fario L.	Tetraodon fluviatilis Ham-Buch.	Hyphessobrycon innesi Myers Gymnocorymbus ternetzi Eigenmann Moenkhausia oligolepis (Günter) Thajeria sanctaemariae Ladiges	Barbus plebeius Valenciennes Brachydanio rerio (Hamilton) Carassus auratus (Bloch) Gyprinus carpio L. Leucissus cephalus (Risso) Puntius fasciatus (Bleeker) Puntius titteya Deraniygala Ruithas rubito (Bonaparte) Tima tinca (L.)	Ameiurus nebulosus (Le Sueur)	Corydoras aeneus Gill	Anguilla anguilla (L.) Muraena helena (L.)	Conger conger (L.)	Belone belone (L.)	$Hippocampus\ hippocampus\ (L.)$ Syngnathus typhle $(L.)$	
Clupeidae Salmonidae	Tetraodontidae	Characidae	Cyprinidae	Bagridae	Callichthydae	Anguillidae Muraenidae	Congridae	Belonidae	Syngnathidae	
Clupeoidei Salmonoidei	Tetraodontoidei	Characoidei	Cyprinoidei	Siluroidei		Anguilloidei	Congroidei	Belonoidei		
CLUPEIFORMES	Tetraodontiformes	CYPRINIFORMES				Anguilliformes		Beloniformes	Syngnathiformes	

Segue: TABELLA I

		The second secon		
Cyprinodontiformes		Poeciiliidae	Gambusia affnis holbrooki Girard Lebistes reticulatus (Peters) Xiphophorus helleri Heckel	
MUGILIFORMES		Mugilidae	Mugil auratus Risso	
Perciformes	Percoidei	Serranidae	Epinephelus guaza (L.) Serranus cabrilla (L.) Serranus scriba (L.)	
	y.	Centrarchidae Mullidae	Eupomotis gibbosus (L.) Mulhus euramiletus (I.)	
		Sparidae	Books salva (L.) Rooks salva (I.)	
			Diplodus sargus (L.) Diplodus sargus (L.) Diplodus unigaris (Geoff.) Oblada melanura (L.)	
		Centracanthidae	Maena smaris (L.)	
		Cichlidae	Pterophyllum scalare (Lichenstein)	
	Labroidei	Labridae	Coris julis (L.) Cremilabrus tinca (L.) Thalassoma pavo (L.)	
	Trachinoidei	Trachinidae	Trachinus vipera Cuvier	
		Uranoscopidae	Uranoscopus scaber (L.)	
	Blennioidei	Blenniidae	Blennius fluviatilis Asso Blennius pavo Risso	
	Scorpaenoidei	Scorpaenidae	Scorpaena notata Rafinesque Scorpaena porcus (L.)	
Pleuronectiformes	Pleuronectoidei	Bothidae	Arnoglossus laterna (Walbaum)	
MASTACEMBELIFORMES		Mastacembelidae	Mastacembelus armatus Lacepede	

molto ridotta e non formandosi un peduncolo, il bulbo è sessile sull'eminenza ventrale.

Le cellule gangliari del nervo terminale in genere si trovano in due sedi che definiamo *preglomerulare* e *postbulare*. Le cellule del gruppo preglomerulare stanno fra le fibre olfattorie primarie in prossimità dello strato glomerulare del bulbo (figg. 1–2), mentre le cellule del gruppo postbulbare (fig. 1) si estendono ventromedialmente lungo il decorso del tratto olfattorio mediale, dal suo punto di emergenza all'estremità caudale della parte precommessurale del nucleo olfattorio anteriore.

Nelle specie con il bulbo olfattorio associato al sacco omonimo, le cellule gangliari del nervo terminale si trovano essenzialmente nella sede preglomerulare: nei Ciprinidi studiati esse stanno dopo la decussazione delle fibre olfattorie primarie in prossimità del bulbo (fig. 1) e nel Bagride *Ameiurus nebulosus* esse sono distribuite lungo tutto il nervo olfattorio, dal sacco allo strato glomerulare del bulbo.

Nelle specie con il bulbo olfattorio associato agli emisferi telencefalici, vi è una notevole variabilità nella distribuzione topografica delle cellule gangliari in questione:

- in alcune specie, Salmo trutta fario, Puntius titteya, Corydoras aeneus, Conger conger, vi è solo il gruppo delle cellule preglomerulari e in particolare Corydoras e Salmo presentano alcuni elementi anche lungo il nervo olfattorio fino al sacco olfattorio.
- nei Percoidei (tranne il Ciclide, *Pterophyllum scalare*), Labroidei, Scorpenoidei e in *Sardina pilchardus sardina*, *Syngnathus typhle*, *Mugil auratus*, *Trachinus vipera*, *Arnoglossus laterna*, vi sono tanto le cellule gangliari del gruppo preglomerulare che quelle del gruppo postbulbare (fig. 1). Le cellule gangliari preglomerulari più distali rispetto al bulbo hanno una disposizione molto variabile, mentre quelle più prossimali si raggruppano verso la sua sede ventromediale. I due assetti controlaterali rivelano spesso delle notevoli asimmetrie sia nella disposizione che nel numero degli elementi gangliari: ciò è particolarmente evidente nei Scorpenoidei, dove uno dei due assetti può essere completamente mancante.

Le cellule gangliari postbulbari, si trovano di norma nella sede ventromediana della parte caudale del bulbo e in più specie esse si estendono sempre
ventromedialmente, lungo la parte precommessurale del nucleo olfattorio
anteriore seguendo il decorso del tratto olfattorio mediale. Nei Serranidi,
Sparidi, Scorpenidi ed in Eupomotis gibbosus, Mullus surmuletus, Arnoglossus
laterna, le cellule gangliari si estendono ventromedialmente fino all'estremità caudale della parte precommessurale del nucleo olfattorio anteriore. In
altre specie vi è una diversa citoarchitettonica: nei Labridi, Coris julis,
Crenilabrus tinca, Thalassoma pavo, il gruppo postbulbare è rappresentato
da poche cellule, localizzate solo nella parte caudale e ventromediale del
bulbo; in Sardina pilchardus sardina invece le cellule gangliari si trovano sparse fra la parte caudale del bulbo e la parte precommessurale del
nucleo olfattorio anteriore. Particolare è la situazione in Syngnathus typhle

ed in *Trachinus vipera*, dove gli elementi gangliari si estendono senza soluzione di continuità lungo il decorso del nervo terminale, dal gruppo preglomerulare a quello postbulbare.

– nei Caracidi, nei Pecilidi e in *Tetraodon fluviatilis*, *Anguilla anguilla*, *Muraena helena*, *Belone belone*, *Hippocampus hippocampus*, *Pterophyllum scalare*, *Mastacembelus armatus*, sono presenti solo le cellule del gruppo postbulbare.

Tra questi Teleostei, solo *Anguilla* e *Muraena*, hanno il bulbo olfattorio distinto dal telencefalo e le cellule gangliari, riunite in un ben definito gruppo, si estendono ventromedialmente dall'emergenza del tratto olfattorio mediale alla parte precommessurale del nucleo olfattorio anteriore.

Nelle altre specie, come sopradetto, il bulbo olfattorio è sessile sull'emisfero telencefalico e le cellule gangliari si trovano localizzate nelle parti più caudali della parte precommessurale. In *Tetraodon fluviatilis*, alcuni elementi gangliari seguono il decorso delle fibre del tratto olfattorio mediale fin quasi alla commissura anteriore; altre cellule, di aspetto gangliare, pur trovandosi all'esterno dell'eminenza ventrale del telencefalo, s'impegnano nel suo spessore con il neurite che si porta nella parte profonda del tratto olfattorio mediale.

Nei Pecilidi e sopratutto nei Caracidi vi è una notevole riduzione numerica degli elementi gangliari che, nelle sezioni trasverse, appaiono riuniti in un gruppo nella porzione lateroventrale del telencefalo: solo nelle sezioni sagittali paramediane si comprende che questa sede corrisponde all'estremità più caudale della parte precommessurale del nucleo olfattorio anteriore. Una topografia del tutto simile è presente anche in *Pterophyllum scalare* e in *Belone belone* con la differenza che in queste specie vi è un maggior numero di elementi gangliari. Particolare è la situazione in *Hippocampus hippocampus* dove i bulbi olfattori sono estremamente ridotti e all'emergenza del tratto olfattorio mediale è presente un esiguo numero di piccole cellule che probabilmente sono da considerarsi elementi gangliari del gruppo postbulbare.

Dall'analisi dei dati della presente ricerca risulta che le cellule gangliari del nervo terminale presentano una distribuzione topografica non uniforme nelle varie categorie sistematiche dei Teleostei studiati. In genere, le specie di una stessa famiglia hanno una simile localizzazione delle cellule gangliari, mentre specie di famiglie affini possono avere una differente distribuzione di questi elementi nervosi, come ad esempio si osserva paragonando Caracidi, Ciprinidi, Bagridi e Callictidi, che appartengono tutti ai Cipriniformi. Esiste però anche la condizione inversa e cioè, simile topografia delle cellule gangliari in specie di differente categoria sistematica: un esempio di questo genere si trova comparando Caracidi, Pecilidi e Pterophyllum scalare, Belone belone, che rispettivamente appartengono agli ordini dei Ciprinifornii, Ciprinodontiformi, Perciformi, Beloniformi. Infine nell'ambito di una stessa specie si registrano delle variazioni di numero e di posizione delle cellule gangliari del nervo terminale e in casi estremi, come nei Scorpenidi, la topografia di questi elementi presenta evidenti asimmetrie sui due bulbi olfattori di uno stesso individuo.

La differente topografia degli elementi gangliari del nervo terminale può essere in gran parte interpretata tenendo conto degli intimi rapporti di sviluppo embriologico esistenti fra queste cellule gangliari e le strutture del rinencefalo. È noto (Brookover e Jackson 1911) che le cellule gangliari del nervo terminale originano dal placode olfattorio e che esse, migrando lungo le fibre olfattorie primarie, si portano verso il bulbo omonimo. D'altra parte nei Teleostei, durante gli stadi embrionali e talvolta anche in quelli più giovanili, i sacchi, i bulbi olfattori e gli emisferi telencefalici si trovano molto ravvicinati fra di loro. Successivamente con l'accrescimento allometrico delle strutture del cranio rispetto a quelle del cervello, si determina un progressivo distanziamento dei sacchi olfattori dagli emisferi telencefalici, mentre il bulbo olfattorio può assumere localizzazioni differenti. Nella maggioranza delle specie il bulbo olfattorio permane connesso all'eminenza ventrale del telencefalo e pertanto si forma un lungo nervo olfattorio, mentre nei Ciprinidi e nei Bagridi il bulbo resta associato al sacco per cui il nervo olfattorio è molto breve e la connessione al telencefalo avviene tramite un lungo nervo olfattorio. Solo nei Gadiformi il bulbo è localizzato in una posizione intermedia tra il sacco olfattorio e l'emisfero telencefalico e quindi il nervo e il peduncolo olfattorio hanno una lunghezza simile. Pertanto nei Ciprinidi e nel Siluride, Bagride, Ameiurus nebulosus, mantenendosi nello sviluppo una condizione di primitività nei rapporti fra sacco e bulbo olfattori, si spiega perché gli elementi gangliari del nervo terminale conservano una topografia simile a quella di tipo giovanile, ossia essi restano localizzati fra le fibre olfattorie primarie nella zona preglomerulare del bulbo.

Negli altri Teleostei, l'allontanamento del sacco dal bulbo olfattorio comporta delle profonde modificazioni nella topografia degli elementi gangliari del nervo terminale. Infatti la perdita degli intimi rapporti fra sacchi e bulbi olfattori e la diretta connessione di quest'ultimi agli emisferi telencefalici, devono avere favorito un graduale spostamento delle cellule gangliari dalla sede anteriore a quella posteriore del bulbo: risulta anzi che quanto maggiore è l'associazione del bulbo olfattorio al rispettivo emisfero telencefalico (come avviene nelle specie che hanno il bulbo sessile sul telencefalo) tanto più gli elementi gangliari si portano in prossimità dell'eminenza ventrale del telencefalo.

Dall'analisi comparativa è risultato però che, alcune in specie, Salmo trutta fario, Puntius titteya, Corydoras aeneus, Conger conger, le cellule gangliari persistono in sede preglomerulare anche se il bulbo è connesso all'emisfero telencefalico. Ciò porta ovviamente a ritenere che la migrazione delle cellule gangliari del nervo terminale in sede postbulbare possa avvenire non solo in relazione alla posizione del bulbo ma anche per un fattore genetico indipendente. La mancanza di questo carattere ereditario potrebbe spiegare perché Puntius titteya, pur avendo il bulbo connesso all'emisfero telencefalico, ha le cellule gangliari in sede preglomerulare similmente al Puntius fasciatus che ha invece il bulbo associato al sacco olfattorio, come in tutti i Ciprinidi.

In egual modo si possono interpretare: a) la simile localizzazione delle cellule gangliari del nervo terminale in sede preglomerulare nei due Siluridi studiati, il Bagride Ameiurus nebulosus che ha il bulbo associato al sacco e il Callictide, Corydoras aeneus che presenta il bulbo connesso all'emisfero telencefalico e b) le differenze nella topografia di questi elementi gangliari in Conger conger rispetto Anguilla anguilla e Muraena helena, malgrado che in questi tre Anguilliformi il bulbo olfattorio si trovi vicino all'emisfero telencefalico.

In conclusione, dall'insieme delle osservazioni fatte sulla topografia delle cellule gangliari del nervo terminale di una numerosa serie di Teleostei, risulta difficile dare una precisa interpretazione dei fattori che determinano le differenze nella distribuzione topografica di questi elementi gangliari, nelle varie categorie sistematiche. È da tener presente però che la maggior parte dei pesci studiati sono stati presi dall'ambiente naturale e pertanto non è stato possibile avere alcuna documentazione sulla loro età; inoltre sono stati comparati pesci con accrescimento rigidamente limitato (ad esempio, *Coris julis, Crenilabrus tinca, Thalassoma pavo* etc.) con pesci ad accrescimento illimitato (ad esempio, *Epinephelus guaza*).

Tenendo conto di queste considerazioni, siamo portati a pensare che nella determinazione della topografia delle cellule gangliari del nervo terminale, oltre al fondamentale fattore genetico possono intervenire altri fattori, come l'età, la taglia specifica e la velocità di accrescimento della specie considerata. Riteniamo pertanto che solo prendendo in considerazione pesci derivanti da una stessa deposizione, posti sperimentalmente in diverse condizioni ambientali di accrescimento, si possono trarre delle conclusioni più precise sui reali fattori che regolano la topografia delle cellule gangliari del nervo terminale.

BIBLIOGRAFIA.

- [1] R. E. SHELDON, «J. Comp. Neur.» 22, 177 (1912).
- [2] P. P. GRASSÈ, Traité de Zoologie, Vol. XIII, fasc. I, pag. 902 (1958).
- [3] W. A. LOCY, «Anat. Anz.», 26, 33 (1905).
- [4] F. PINCUS, «Morph. Arbeit.», 4, 275 (1894).
- [5] R. BING e R. BURCKHARDT, «Anat. Anz.», 25, 588 (1904).
- [6] E. P. ALLIS, « J. Morph. », 12, 487 (1897).
- [7] C. Brookover, «Science», 27, 913 (1908).
- [8] R. E. SHELDON, « J. Comp. Neur. », 19, 191 (1909).
- [9] C. Brookover e T. S. Jackson, « J. Comp. Neur. », 21, 237 (1911).
- [10] C. BROOKOVER, « J. Comp. Neur. », 20, 49 (1910).
- [11] R. NIEUWENHUYS, « J. Hirnforschung », 6, 171 (1963).

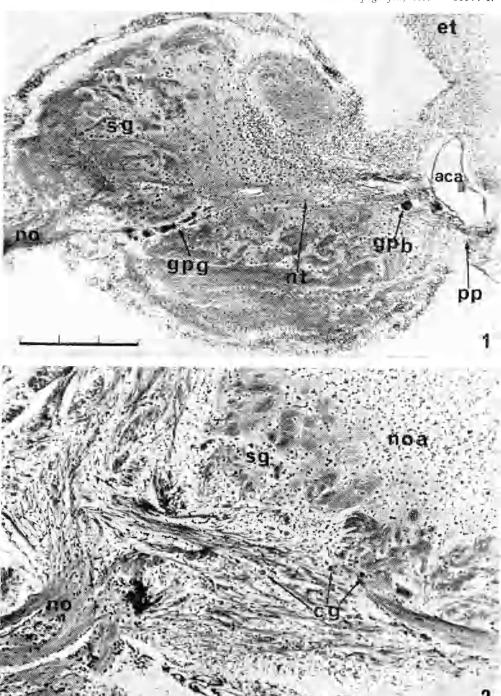


Fig. I. – Sezione sagittale paramediana del bulbo olfattorio di *Epinephelus guaza*. a.c.c. = arteria cerebrale anteriore; e.t. = emisfero telencefalico; n.o. = nervo olfattorio; n.t. nervo terminale; g.p.b. = cellule gangliari del nervo terminale del gruppo postbulbare; g.p.g. = cellule gangliari del nervo terminale del gruppo preglomerulare; s.g. = strato dei glomeruli.

Fig. 2. — Particolare della sezione sagittale paramediana del bulbo olfattorio di *Tinca tinca*. c.g. = cellule gangliari del nervo terminale; n.o. = nervo olfattorio; n.o.a. = nucleo olfattorio anteriore; s.g. = strato dei glomeruli. Tecnica di Bodian al protargolo. Le unità in calce alle figure corrispondono a 100 μ .