
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI
RENDICONTI

PIERRE CLAIRAMBAULT, ERNESTO CAPANNA

**Contributo alla Neuroistogenesi del Subpallio degli
Anuri**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 51 (1971), n.1-2, p.
97-104.*

Accademia Nazionale dei Lincei

[<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1971_8_51_1-2_97_0>](http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1971_8_51_1-2_97_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. — *Contributo alla Neuroistogenesi del Subpallio degli Anuri.* Nota (*) di PIERRE CLAIRAMBAULT (**) ed ERNESTO CAPANNA (***) presentata dal Socio A. STEFANELLI.

SUMMARY. — The neurohistogenesis of Anuran's Septum and Strio-Amygdaloid complex has been investigated by the Golgi-Cox method in larval Telencephalons of *Rana catesbeiana* and *Rana pipiens*. The neurohistogenetical pattern proposed by the Authors in a previous report regarding the pallial area has been confirmed in the subpallial one. The interrelationships between neuronal differentiation and functional maturation of the nervous pathway and of the neuropilar area have been discussed.

In una precedente Nota, pubblicata su questi Rendiconti (Clairambault e Capanna 1970 [1]), abbiamo iniziato lo studio sistematico dell'istogenesi dei neuroni telencefalici degli Anfibi Anuri limitando la nostra indagine alla porzione dorsale degli emisferi, vale a dire ai primordi palliali.

In quella Nota, alla quale rimandiamo per l'impostazione generale del lavoro e per la problematica, noi abbiamo proposto, sulla base di osservazioni condotte su encefali larvali a stadi premetamorfici di *Rana pipiens* e *Rana catesbeiana*, un modello istogenetico nel quale veniva posto in risalto il ruolo di un neuroblasta con morfologia intermedia tra quella piriforme e quella bipolare, e per ciò da noi chiamato « neuroblasta intermedio », ruolo che è quello di un neuroblasta dal quale originerebbero tanto neuroni bipolari quanto multipolari ed intermedi stessi.

Con la presente Nota riferiamo le nostre osservazioni sull'area subpalliale, intendendo con questo termine l'insieme dei quadranti ventrali degli emisferi telencefalici (Striato e Setto), onde completare la descrizione del processo istogenetico telencefalico degli Anuri e verificare l'esattezza del modello proposto per le aree palliali.

Anche per questa Nota sono stati esaminati gli encefali larvali di *Rana pipiens* Schreiber e *Rana catesbeiana* Shaw agli stadi VI, X, XIV e XVII delle tavole di Taylor e Kollros [2] (1946) vale a dire lungo un arco di tempo che copre l'intero processo metamorfotico, dall'inizio (Stadio VI) fino allo stadio immediatamente precedente la metamorfosi ultimata. L'impregnazione nera utilizzata, è quella di Golgi-Cox.

* * *

Suddivideremo l'esposizione analitica dei risultati, discutendone brevemente il significato, seguendo le principali aree palliali, vale a dire il Nucleo olfattorio anteriore (N.O.A.), lo Striato, l'Amigdala e quindi il Setto. Per la

(*) Pervenuta all'Accademia il 21 luglio 1971.

(**) Laboratoire d'Anatomie Comparée, Université Paris VII, 2 Place Jussieu, Paris V^e.

(***) Istituto di Anatomia Comparata dell'Università di Roma, Via Borelli 50, Roma.

delimitazione topografica di queste aree negli Anfibi si veda Hoffman [3] (1963), Clairambault (1963 [4]); Clairambault e Derer (1968 [5]), Capanna (1969 [6]).

Nucleo olfattorio anteriore.

Allo stadio X i neuroni, principalmente multipolari e piriformi, appaiono con dendriti poco spinosi, quasi totalmente lisci, ma allo stadio XVII i neuroni di questo nucleo sembrano aver raggiunto la completa neuroistogenesi. Si osservano infatti neuroni piriformi che rivolgono il loro pennacchio dendritico, divenuto molto spinoso, verso il bulbo olfattorio (Tav. II, fot. A). Dunque tra lo stadio X e lo stadio XVII, vale a dire durante la seconda metà del processo metamorfotico, periodo che dura circa un mese in *Rana pipiens* (Taylor e Kollros, 1946 [2]), si completa l'istogenesi di questo nucleo che era già ben individuato fin dallo stadio III (Clairambault, 1969 [7]). L'intero processo istogenetico del N.O.A. si sovrappone temporalmente con il processo metamorfico, così che nella larva premetamorfica questo nucleo ha già una topografia ed una istologia « adulta ». Non va, d'altra parte, dimenticato che il N.O.A. è un importante centro di relais connesso anteriormente, per mezzo dei dendriti dei suoi neuroni immersi nel neuropilo olfattorio anteriore, con le efferenze olfattorie sortite dalle cellule mitrali del bulbo, e posteriormente con le aree palliali e subpalliali. La rapidità del processo di differenziamento cellulare permette dunque al N.O.A. d'essere completamente funzionante alla fine della metamorfosi, vale a dire quando i sensori ed i centri olfattori subiscono il carico funzionale derivato dalla nuova acquisita situazione ecologica.

Striato.

Il quadrante latero-ventrale dell'emisfero telencefalico è quello che, pur nell'adulto, presenta una tessitura istologica semplice e scarsamente corticalizzata. I tipi neuronali (Capanna e Clairambault, 1969 [8]) sono nell'adulto limitati a quelli multipolare, piriforme ed intermedio.

Questi stessi tipi neuronali si osservano durante lo sviluppo, da stadio VI fino a XVII; tuttavia allo stadio VI vi abbondano le forme di neuroblasti subependimali con due rami dendritici rettilinei e lisci originati dallo stesso polo del pirenoforo (*neuroblasta lophodendritico*, Tav. I, fot. A e B) ovvero tra loro poco divaricati (*neuroblasta intermedio*, Tav. I, fot. C), cioè proprio quelle forme di neuroblasta che già ponemmo in risalto nella nostra precedente Nota sull'istogenesi palliale.

A stadio XVII i dendriti divengono spinosi, indicando così il completato differenziamento funzionale dei neuroni dello striato; la tipologia di questi neuroni non è tuttavia ancora precisa: scarsi sono i neuroni chiaramente piriformi, numerosi, al contrario, quelli intermedi (Tav. I, fot. D e E) e le forme pseudomultipolari, forme cioè che si avvicinano a quelle dei neuroni multipolari conservando tuttavia tratti di neurone intermedio (Tav. I, fot. F).

Lo studio delle impregnazioni degli stadi precoci (stadi VI e X) ed il raffronto con le figure premetamorfiche ed adulta dei neuroni dello striato hanno confermato in pieno il modello istogenetico da noi proposto per le aree palliali. Abbiamo schematizzato questo modello nella fig. 1 che mostra il passaggio da neuroblasta lophodendritico (*a*) a neuroblasta intermedio (*b*), entrambi molto frequenti a stadio VI; dal neuroblasta piriforme si possono

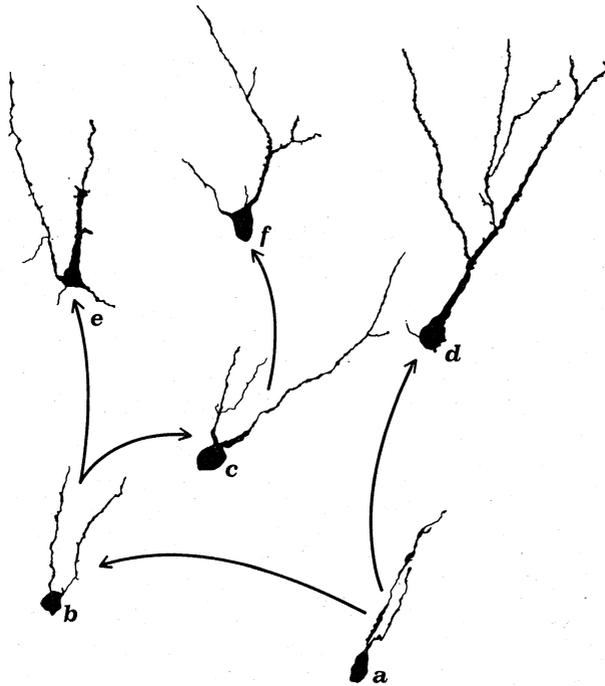


Fig. 1. - Schema della neuroistogenesi dei neuroni dello striato: *a* = neuroblasta piriforme; *b* = neuroblasta intermedio; *c* = neurone intermedio con dendriti lisci; *d* = neurone piriforme; *e* = neurone pseudomultipolare; *f* = neurone intermedio con dendriti spinosi. *a* e *b* sono stati disegnati da preparati di *Rana pipiens* a stadio VI i rimanenti da *R. catesbeiana* stadio XVII. Vedi Tav. I.

osservare varie forme di passaggio, caratterizzate da una sempre maggiore spinosità dei dendriti fino a neurone piriforme (*d*). D'altro canto partendo dal neuroblasta intermedio si riconoscono forme di passaggio, sempre a morfologia intermedia, di neuroni con dendriti quasi lisci (*c*) che portano al neurone intermedio differenziato (*f*). Sempre dallo stesso neuroblasta intermedio si possono far derivare forme pseudomultipolari (*e*) e multipolari.

Amigdala.

Le impregnazioni alla Golgi cominciano a dare figure chiare dell'area amigdaliana solo a partire dallo stadio XVII; d'altra parte è noto dalle osservazioni di Clairambault (1969 [7]) che il differenziamento di questo nucleo è assai tardivo e la sua individuazione difficoltosa prima del periodo metamorfico.

A stadio XVII tuttavia tutti i principali tipi neuronali sono presenti: i bipolari con i due assi molto lunghi che giacciono parallelamente alle fibre del cordone telencefalico laterale (C.T.L.), nel quale spesso sono incluse. (Tav. II, fot. B). Piriformi, pseudomultipolari ed intermedie partecipano con i loro assi dendritici alla formazione del neuropilo amigdaliano. I neuroni multipolari *sensu stricto* sono rari a questo stadio, mentre sono di gran lunga i più numerosi nella amigdala dell'adulto. D'altra parte le forme di passaggio tra piriforme ed intermedio e, soprattutto tra piriforme e multipolare (Tav. II, fot. C), sono numerose; questo fatto ci induce a ritenere che nella amigdala il processo istogenetico non è, a questo stadio, ancora perfezionato e che le cellule piriformi ed intermedie siano destinate a trasformarsi, per mezzo della formazione di nuovi assi dendritici, a metamorfosi ultimata, in veri neuroni multipolari.

Qualche considerazione deve essere mossa a riguardo del differenziamento del neuropilo amigdaliano: tale neuropilo si differenzia prima di quello settale, ciò che concorda con quanto Clairambault (1969 [9] e 1970 [10]) ha dimostrato a riguardo dell'intera parete laterale che mostra una determinazione ed un differenziamento più precoce della parte mediale dell'emisfero. Non solo, ma anche le vie olfatto-amigdalo-ipotalamiche precedono nella loro comparsa le vie olfatto-septo-cortico-abenulari, dimostrando così ulteriormente una netta indipendenza dei due territori ventro-laterale e ventro-mediale degli emisferi telencefalici. Infatti all'inizio della metamorfosi il tratto olfattorio ventro-laterale, che raggiunge l'amigdala a partire dal bulbo olfattorio accessorio ed il tratto amigdalo ipotalamico sono ben individuati e consistenti mentre il tratto septo-corticale, che raggiunge l'archipallio con fibre sorte dal Setto, fibre olfattorie terziarie, è appena accennato.

Dunque il carattere olfattorio dell'archipallio è una acquisizione post-metamorfica, in rapporto alle nuove esigenze della mutata necessità olfattoria con l'acquisizione dell'ecologia terrestre. L'Archipallio resta tuttavia un'area puramente olfattoria e quindi non omologabile altro che per pura collocazione territoriale ad una « corteccia ippocampale ». Lo studio del telencefalo di *Protopterus* attualmente in corso, potrà darci interessanti precisazioni circa questo problema di arcaicità di aree telencefaliche ed indipendenza di vie e territori olfattori in una forma che può essere considerata come indicativa di una condizione preanfibiana.

Septum.

Nel Setto i tipi cellulari non sono ben definiti neppure a stadio XVII; vi abbonda soprattutto il tipo intermedio accompagnato da forme pseudomultipolari e pseudopiriformi con caratteri di transizione tra i due tipi multipolare e piriforme propriamente detti.

Alquanto frequenti sono pure i neuroni bipolari, limitamente però a quelli con orientamento degli assi dendritici in senso antero-posteriore; sembra quindi che la prima forma di associazione settale si stabilisca nell'ambito

dello stesso campo settale nel senso della sua estensione longitudinale poichè sono molto rare le figure, per altro caratteristiche dell'area settale dell'adulto, di associazione tra nucleo mediale e nucleo laterale del setto. Pertanto il neuropilo settale risulta a stadi immediatamente premetamorfici meno sviluppato e differenziato di quello amigdaliano.

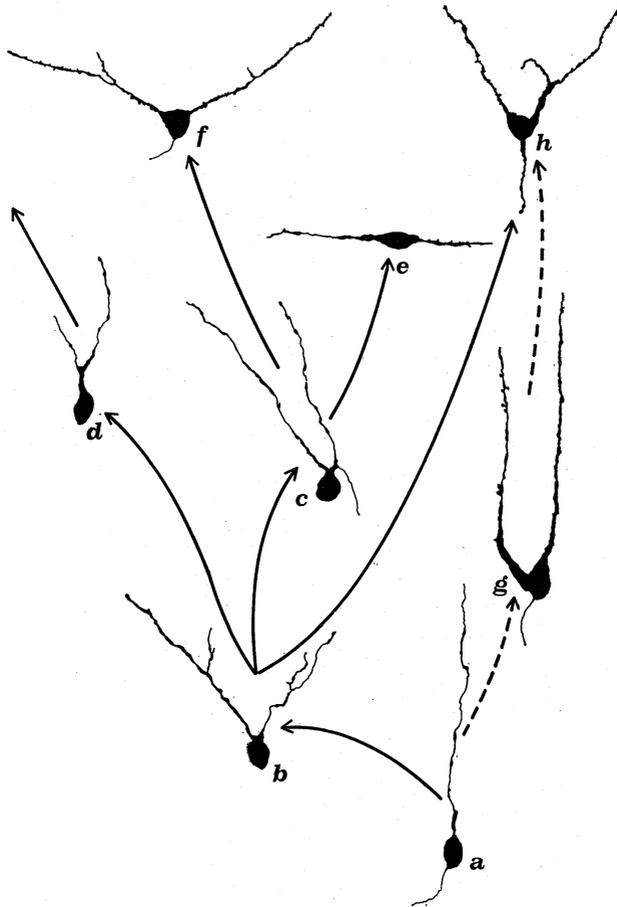


Fig. 2. - Schema della neuroistogenesi dei neuroni del Setto: *a* = neuroblasta subependimale di tipo piriforme; *b* = neuroblasta intermedio; *c* = neuroblasta bipolare (pseudo); *d* = neuroblasta prepiforme; *e* = neurone bipolare; *f* = neurone intermedio; *g* = neurone pseudomultipolare; *h* = neurone multipolare. Da *a* fino a *d* sono stati disegnati da preparati di *Rana pipiens* a stadio VI; i rimanenti da *Rana catesbeiana* stadio XVII. Vedi Tavola III.

Inoltre l'assenza totale di elementi bipolari disposti obliquamente (vedi Clairambault e Capanna, 1969 [11]) e che noi ponemmo in rapporto nell'adulto alla presenza di un sistema di fibre cortico-settali (e setto-corticali) conferma il dato di un tardivo instaurarsi di tale sistema di fibre.

Un discorso a sè merita la trattazione del problema del differenziamento istogenetico dei neuroni settali in rapporto con la formazione del cordone

telencefalico mediale (C.T.M.). Allo stadio VI si osservano principalmente cellule bipolari orientate nello spessore del C.T.M., non di rado con un ramo ricorrente (Tav. II, fot. B e D) che si rivolge indietro verso la decussazione del cordone stesso nella commissura anteriore. Tuttavia agli stadi premetamorfici (stadio XVII) a queste cellule bipolari, sempre presenti, si aggiungono forme neuronali intermedie e pseudomultipolari (Tav. II, fot. H), che inviano i loro assi dendritici nel C.T.M. Se dunque, come dianzi già specificato, manca prima della metamorfosi il dispositivo associativo tra i due nuclei settali, è al contrario ben differenziato il dispositivo neuropilare settale per l'associazione antero-posteriore del setto stesso, nell'ambito cioè del tragitto del C.T.M.; si può pertanto affermare che già all'inizio della metamorfosi, e certamente a metamorfosi ultimata il setto presenti già i caratteri essenziali di un centro associativo per la via telencefalica mediana, vale a dire olfatto-setto-talamica e viceversa talamo-settale.

Anche per l'area settale il nostro modello neuroistogenetico è risultato pienamente confermato. Nell'area settale tuttavia la presenza di neuroni pseudopiriformi o pseudomultipolari (Tav. II, fot. G e Tav. III, fot. C) complica in parte il nostro modello; si può infatti pensare, come d'altronde già ipotizzato per i neuroni amigdaliani che le cellule multipolari possano venire a differenziarsi a partire da neuroblasti piriformi direttamente, senza passare attraverso lo stadio di neuroblasta intermedio, attraversando piuttosto la forma di elemento pseudopiriforme (fig. 2 e Tav. III).

*
* * *

Concludendo, dal presente studio il modello neuroistogenetico da noi proposto per i neuroni palliali è stato confermato in pieno per le aree subpalliali. È emerso inoltre che i centri di relais più importanti esauriscono il loro processo neuroistogenetico prima dei centri associativi più complessi e, nell'ambito di questi ultimi, precedono i più semplici e seguono i più complessi. Infatti il N.O.A. è ben differenziato quando i neuropili del Setto e dell'Amigdala conservano ancora un aspetto istogenetico più primitivo. Le aree settali e striate sono tra loro indipendenti dal punto di vista della differenziazione istogenetica alla stessa maniera che è dimostrato (Clairambault, 1969 [9] e 1970 [10]) essere indipendente il loro processo di induzione e determinazione. Non solo, ma anche le aree dorsali, palliali, e quelle ventrali, subpalliali, si dimostrano temporalmente e causalmente indipendenti, più tardive nella determinazione le prime, più precoci quest'ultime. Se dunque come già sottolineato da Clairambault (1969, 1970), bene si addice alle diverse aree telencefaliche degli Anuri, proprio sulla base di questa loro indipendente individuazione, il concetto di « campo morfogenetico » (*Morphogenetic field* di Nieuwkoop, 1967 [12]) c'è da chiedersi se in questa definizione non sia da includersi, almeno per quanto riguarda i processi neuroembriogenetici, ciò che a noi sembra essere alla base di tale indipendenza, vale a dire l'autonomia funzionale. Le vie telencefaliche ventrolaterali, infatti, precedono temporalmente e sono indi-

pendenti da quelle ventro-laterali ed entrambe le vie ventrali sono separate dal sistema di fibre telencefaliche dorsali (olfatto-cortico-talamico) che si instaura molto tardivamente.

BIBLIOGRAFIA

- [1] P. CLAIRAMBAULT e E. CAPANNA, *Aspetti della neuroistogenesi del Pallio telencefalico in due Ranidi*, « Rend. Acc. Naz. Lincei », ser. VIII, 48, 727-732 (1970).
- [2] A. C. TAYLOR e J. KOLLROS, *Stages in the normal development of Rana pipiens larvae*, « Anat. Rec. », 94, 7-23 (1946).
- [3] H. H. HOFFMAN, *The olfactory bulb, accessory olfactory bulb and hemisphere of some Anurans*, « J. Comp. Neurol. », 120, 317-388 (1963).
- [4] P. CLAIRAMBAULT, *Le Têlencéphale de Discoglossus pictus (Oth). Etude anatomique chez le têtard et chez l'adulte*, « Journ. f. Hirnforsch. », 6, 87-121 (1963).
- [5] P. CLAIRAMBAULT e P. DERER, *Contribution à l'étude architectonique du Têlencéphale des Ranidés*, « Journ. f. Hirnforsch. », 10, 123-172 (1968).
- [6] E. CAPANNA, *Considerazioni sul Telencefalo degli Anfibi*, « Atti Acc. Naz. Lincei-Memorie », ser. VIII, 9, 55-82 (1969).
- [7] P. CLAIRAMBAULT, *Etude architectonique du Têlencéphale de Rana pipiens en début de Métamorphose*, « Journ. f. Hirnforsch. », 11, 203-225 (1969).
- [8] E. CAPANNA e P. CLAIRAMBAULT, *L'istologia del complesso strio-amigdaloido degli Anfibi Anuri*, « Rend. Acc. Naz. Lincei », ser. VIII, 48, 377-383 (1970).
- [9] P. CLAIRAMBAULT, *Morphogenèse du Têlencéphale, Morphogenèse expérimentale du telenéphale des Ranidés*, « Arch. Biol. » (Liege), 79, 537-578 (1969).
- [10] P. CLAIRAMBAULT, *Les effets de l'ablation du Pallium sur la Morphogenèse du Têlencéphale des Anures*, « Acta Embriol. Experiment. », 1, 205-220 (1970).
- [11] P. CLAIRAMBAULT e E. CAPANNA, *Osservazioni sull'Istologia del Nucleo mediale del Setto*, « Rend. Acc. Naz. Lincei », ser. VIII, 47, 126-129 (1929).
- [12] P. D. NIEUWKOOP, « Acta Biotheor. », 17, 151 (1967).

SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE I-III

TAVOLA I.

Neuroistogenesi dei neuroni dello Striato. A = Neuroblasta piriforme nello Striato di *Rana pipiens* a Stadio VI; B = Il medesimo campo a minor ingrandimento; C = Neuroblasta intermedio in *Rana pipiens* stadio VI; D = Neurone intermedio con dendriti lisci in *Rana catesbeiana* stadio XVII; E = Neurone intermedio di *Rana catesbeiana* stadio XVII; F = Neurone pseudomultipolare di *Rana catesbeiana* a stadio XVIII; G = Neurone multipolare di *Rana catesbeiana* a stadio XVII. Metodo di impregnazione di Golgi-Cox. Le fotografie sono tutte allo stesso ingrandimento (610×) eccetto la B che è ingrandita 250×.

TAVOLA II.

Aspetti della neuroistogenesi nel Nucleo olfattorio anteriore e nei neuropili del Setto e della Amigdala. A = Nucleo olfattorio anteriore di *Rana pipiens* a stadio XVII; B = Un neurone bipolare nell'Amigdala di *Rana catesbeiana* allo stadio XVII: esso si dispone parallelo alle fibre del Cordone telencefalico laterale (freccie); C = Neurone piriforme-pseudomultipolare che partecipa con il suo albero dendritico alla costituzione del neuropilo amigdaliano: *Rana catesbeiana* stadio XVII; D = sezione frontale del setto di *Rana*

pipiens stadio VI al livello della commissura anteriore: la freccia indica una cellula bipolare che invia un dendrite nella decussazione del Cordone telencefalico mediale; E = Neuroblasta piriforme nello Striato di *Rana pipiens* stadio VI; F = maggior ingrandimento del campo della fot. D; G = Neurone piriforme con un terzo neurite che si diparte dal pirenoforo conferendo al neurone stesso una forma pseudomultipolare; notare i dendriti lisci che indicano il precoce stadio neuroistogenetico; Septum di *Rana catesbeiana* stadio X; H = Setto di *Rana catesbeiana* allo stadio XVII: si osserva un neurone pseudomultipolare (piriforme) che invia i suoi assi dendritici nello spessore del Cordone telencefalico mediale (freccia) nel quale giace anche una cellula bipolare. Le foto B, C, E e F, ingrandimento 610×; le foto A e D 250×; la foto G 1600×. Metodo di impregnazione di Golgi-Cox.

TAVOLA III.

Neuroistogenesi dei neuroni del Setto. A = Neuroblasta subependimale di tipo piriforme in *Rana pipiens* stadio VI; B = Neuroblasta intermedio in *Rana pipiens* stadio VI; C = Neurone pseudomultipolare in *Rana catesbeiana* stadio XVII; D = Neuroblasta prepiriforme di *Rana pipiens* stadio VI; E = Neuroblasta piriforme che inizia ad avere una forma bipolare (pseudobipolare) in *Rana pipiens* stadio VI; F = Neurone multipolare di *Rana catesbeiana* stadio XVII; G = Neurone intermedio di *Rana catesbeiana* stadio XVII; H = Neurone bipolare di *Rana catesbeiana* stadio XVII. Tutte le fotografie sono allo stesso ingrandimento: 610×. Metodo di impregnazione di Golgi-Cox.

