

---

ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI  
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

# RENDICONTI

---

MARINA CAMATINI, GIOVANNI VAILATI

## **Rilievi ultrastrutturali sulle branchie dei Pesci - Nota III. Alcuni aspetti della morfogenesi delle branchie dei Teleostei**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,  
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 40 (1966), n.6, p.  
1132–1139.*

Accademia Nazionale dei Lincei

[<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA\\_1966\\_8\\_40\\_6\\_1132\\_0>](http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1966_8_40_6_1132_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.** — *Rilievi ultrastrutturali sulle branchie dei Pesci* (\*). —  
Nota III. *Alcuni aspetti della morfogenesi delle branchie dei Teleostei.*  
Nota di MARINA CAMATINI e GIOVANNI VAILATI, presentata (\*\*)  
dal Corrisp. S. RANZI.

SUMMARY. — The gill filament growth and the secondary lamellae formation are examined in Teleostei fishes, particularly in *Salmo irideus* Gibb. embryos.

The gill filament apex is ogee-shaped, and the new secondary lamellae are in various developmental stages, arranged alternately on the two sides of the gill filament, the more recently formed ones being in a distal position.

The afferent and efferent vessels, which lay along the filament edges, join at the apex. The wall of these vessels is bordered by typical endothelial cells in the area underlying the epithelium and by a mass of line-ranged cells in the axial position of the filament. These cells are immature pillar cells, i.e. pilastroblasts (Acrivo), which appear serrated with one another. In the area below the apex, where the respiratory lamellae begin to differentiate and to project towards the gill filament surface, the afferent and efferent vessels appear to be surrounded by typical endothelial cells instead of separated by pilastroblasts.

Under the electron microscope the developing pillar cells reveal a fine structure characterized by large nucleus, scanty cytoplasm, very numerous free ribosomes. Our observations suggest that the pilastroblasts must be considered a sort of endothelial cell «reservoir», which are not involved in collagen production.

È stato preso in esame l'accrescimento del foglietto branchiale e la formazione delle lamelle respiratorie nei Teleostei, in particolare in embrioni di *Salmo irideus* Gibb. (Stadi di incompleta e completa pigmentazione). Il problema della morfogenesi del foglietto branchiale è stato per la prima volta affrontato da Acrivo (1), il quale, basandosi su osservazioni al microscopio ottico, descrive l'apice del foglietto come una formazione paragonabile al germoglio di una fanerogama e chiama questa zona *punta di origine*; all'apice del foglietto infatti si formano le nuove lamelle respiratorie. Le immagini da noi ottenute al microscopio ottico con sezioni semifini e al microscopio elettronico confermano in linea di massima la descrizione data da Acrivo.

La punta di accrescimento del foglietto branchiale presenta una forma ogivale alquanto allungata (Tav. I, fig. 2) e partendo dall'apice verso la base, vanno man mano differenziandosi le lamelle (Tav. I, fig. 1). Le immagini che si ottengono nelle sezioni, presentano ovviamente aspetti diversi, a seconda del piano di queste rispetto al foglietto e alla distanza dall'apice; i diversi piani ottenibili sono schematicamente illustrati nella fig. 1. Nelle figg. 2, 3, 4 e 5 vengono raffigurati, sempre in via semischematica, gli aspetti

(\*) Lavoro eseguito nell'Istituto di Zoologia dell'Università di Milano dal Gruppo di Ricerca per l'Embriologia del C.N.R.

(\*\*) Nella seduta del 22 giugno 1966.

(1) C. ACRIVO, «Zool. Anz.», 114, 101 (1936).

dell'apice del foglietto secondo i diversi piani illustrati, in base alle osservazioni condotte sia al microscopico ottico, sia al microscopio elettronico. I vasi afferente ed efferente, che corrono lungo i margini del foglietto (sono attraversati dal piano *a*) si uniscono all'apice ed appaiono tappezzati, sul lato rivolto verso l'epitelio di superficie, da cellule appiattite con l'aspetto tipico di cellule endoteliali; internamente invece, sempre nella zona apicale, essi sono separati da una massa di cellule di forma per lo più poliedrica (pilastroblasti anche secondo Acrivo), impilate con una certa regolarità ed a mutuo contatto (solo

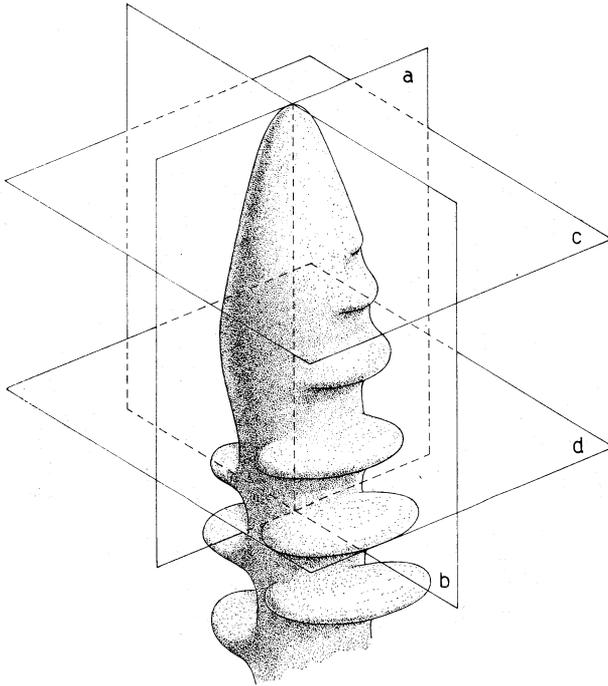


Fig. 1. - Schema della punta di accrescimento di un foglietto branchiale.  
Vengono indicate le caratteristiche spaziali dei quattro piani: *a*, *b*, *c*, *d* rispetto all'apice del foglietto.

piccole lacune sono talvolta osservabili tra esse) (fig. 2). È tuttavia evidente che queste cellule in prossimità dei vasi tendono ad appiattirsi, assumendo un aspetto più vicino a quello delle cellule endoteliali (Tav. II, fig. 5; Tav. III, fig. 8). L'appiattimento dei pilastroblasti in prossimità dei vasi è tanto più evidente quanto più ci si allontana dall'apice. Passando dalla zona apicale, ove si formano le lamelle, a quella in cui le stesse lamelle sono differenziate e sporgono sui lati del foglietto, i vasi afferente ed efferente non sono più uniti tra di loro dalla massa dei pilastroblasti, ma appaiono nettamente separati e rivestiti da un normale endotelio. Lo spazio tra essi è occupato da connettivo e da un asse di cartilagine embrionale (Tav. I, figg. 2 e 3), con grandi cellule e scarsa sostanza fondamentale. Tale cartilagine presenta un

aspetto più maturo man mano che ci si avvicina alla base del foglietto. In sezioni condotte secondo il piano *b* (fig. 3), il vaso sanguigno appare visibile solo all'apice, e risulta tappezzato, nella zona superiore sottostante l'epitelio di rivestimento, da tipiche cellule endoteliali. Queste si continuano tuttavia chiaramente con le cellule a pilastro che appaiono abbastanza appiattite, e costituiscono la parete inferiore del vaso (Tav. II, fig. 5; Tav. III, fig. 8). In queste sezioni è possibile anche osservare la zona di passaggio tra l'epitelio

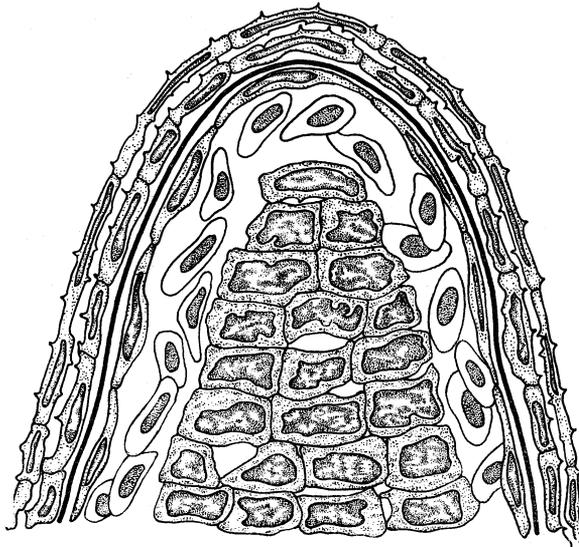


Fig. 2. - Aspetto semischematico della zona terminale del foglietto, sezionato secondo il piano *a*, indicato nella fig. 1.

È visibile la continuità tra i vasi afferente ed efferente. Questi, nella zona sottostante l'epitelio, sono tappezzati da tipiche cellule endoteliali, mentre nella zona assiale sono separati da una massa di pilastroblasti impilati.

bistratificato dell'apice e quello pluristratificato del corpo del foglietto (Tav. I, figg. 3 e 4). In effetti la situazione è analoga a quella già descritta per il foglietto adulto <sup>(2)</sup>, in cui l'epitelio diventa bistratificato a livello delle lamelle respiratorie (Tav. IV, fig. 12). La fig. 4 rappresenta una sezione condotta secondo il piano *c* (fig. 1).

A questo livello non è ancora possibile osservare la formazione di nuove lamelle. Le cellule a pilastro appaiono allineate nella zona compresa tra le due sezioni trasversali del vaso sanguigno (Tav. I, fig. 4; Tav. II, fig. 5), e vanno assumendo in rapporto a questi una morfologia vicina a quella delle normali cellule endoteliali. Sia i vasi, sia la zona compresa tra di essi, contenente la pila dei pilastroblasti, sono delimitati da una membrana basale (Tav. II, figg. 5, 6 e 7). La formazione di nuove lamelle si realizza mediante una

(2) M. CAMATINI e G. LANZAVECCHIA, Questi « Rendiconti », 40, 679 (1966).

moltiplicazione dei pilastroblasti alternativamente su di un lato e sull'altro del foglietto e nella formazione tra di essi di una serie di lacune che entrano in rapporto di continuità con il lume dei vasi (Tav. IV, fig. 14). Al margine dell'asse vascolare della lamella in formazione, il rivestimento cellulare è già

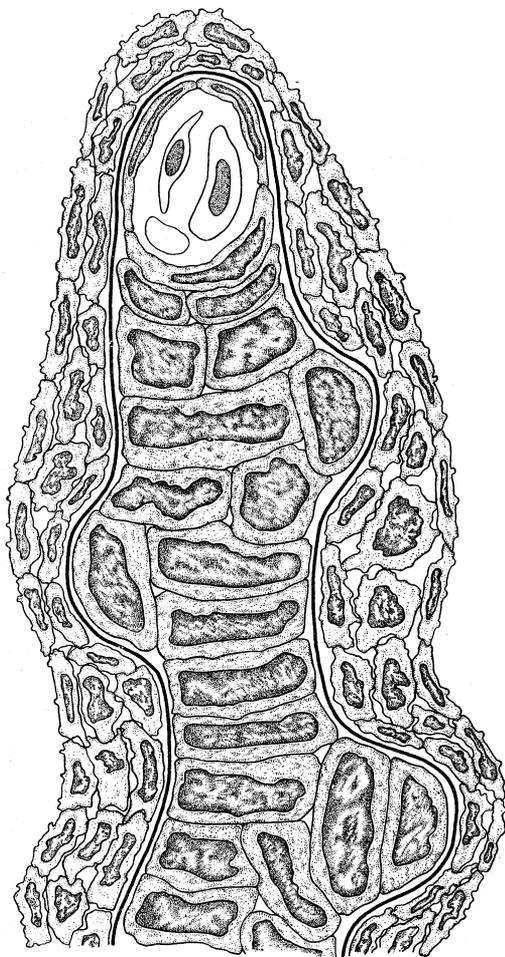


Fig. 3. — Sezione della zona apicale di foglietto branchiale, condotta secondo il piano  $\delta$  della fig. 1.

Il vaso sanguigno in sezione trasversale è visibile solo all'apice, ed appare tappezzato nella zona superiore da un endotelio tipico, che si continua direttamente con i pilastroblasti appiattiti. Sono inoltre visibili le gettate laterali dei pilastroblasti che segnano l'inizio della formazione delle nuove lamelle respiratorie.

precocemente costituito da cellule abbastanza appiattite, che delimitano esternamente una sorta di capillare marginale (fig. 5). Questo ultimo si continua con le lacune che progressivamente si scavano nella gettata di pilastroblasti per cui si viene gradatamente a costituire quel particolare sistema a rete proprio dell'asse vascolare delle lamelle, descritto in precedenza <sup>(2)</sup>. Nella massa

apicale di pilastroblasti possiamo schematicamente distinguere due zone: la prima è costituita da quelle cellule localizzate tra i vasi, formanti l'asse dell'apice (Tav. II, fig. 5). La seconda è invece rappresentata dalle gettate laterali di pilastroblasti, che fanno ernia sull'epitelio del foglietto e sono l'abbozzo dell'asse vascolare delle future lamelle (Tav. IV, figg. 11 e 13).

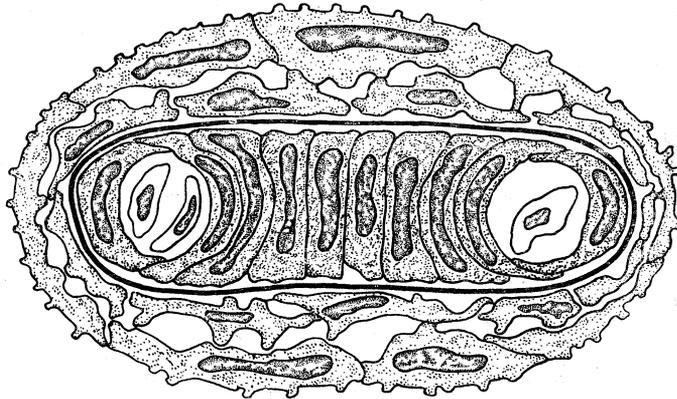


Fig. 4. - Sezione condotta secondo il piano *c* nella zona apicale del foglietto, in cui non si formano ancora le lamelle respiratorie.

Le future cellule a pilastro rivelano una disposizione regolare e appaiono molto appiattite in prossimità dei vasi.

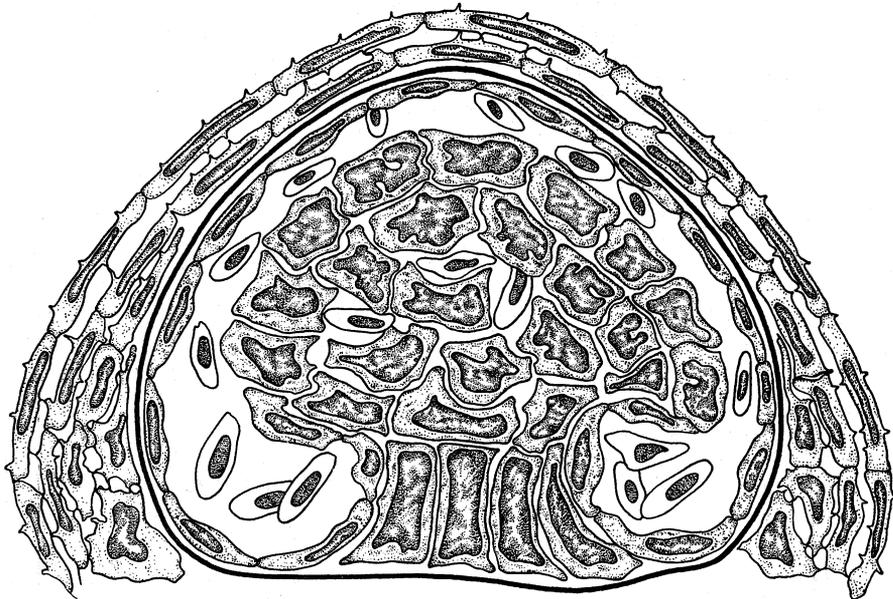


Fig. 5. - Sezione condotta secondo il piano *d*, a livello di una lamella respiratoria in formazione.

I vasi afferente ed efferente sono separati da una massa di pilastroblasti, e si continuano al margine dell'asse vascolare in formazione, con un capillare delimitato esternamente da cellule appiattite (endoteliali) ed internamente da una massa di pilastroblasti tra i quali cominciano a scavarsi le prime cavità.

Al microscopio elettronico tutti i pilastroblasti rivelano una struttura altamente indifferenziata, appaiono molto densi agli elettroni; sono caratterizzati da nuclei che occupano quasi per intero il corpo cellulare, mentre il citoplasma è ridotto ad una fascia periferica (Tav. III, fig. 10). I nuclei presentano notevoli ammassi di cromatina e queste cellule appaiono frequentemente in mitosi (Tav. II, fig. 7). Nel citoplasma il reticolo endoplasmatico è abbastanza sviluppato negli stadi più precoci e va gradatamente diminuendo durante il differenziamento cellulare; molto numerosi appaiono i ribosomi liberi generalmente riuniti in sistemi polisomici (Tav. III, fig. 9); i mitocondri sono piuttosto scarsi, di forma varia e ricchi di creste. Mentre i pilastroblasti che costituiscono l'asse dell'apice del foglietto sono praticamente a mutuo contatto tra di loro (Tav. II, fig. 6) (salvo piccole lacune), quelli che formeranno l'asse vascolare delle lamelle tendono precocemente a scostarsi determinando in tale modo la comparsa di lacune entro cui si osservano elementi del sangue (Tav. IV, figg. 12 e 14). In stadi precoci di sviluppo è possibile osservare immagini di centrioli e cilia che si proiettano nelle piccole lacune esistenti tra i pilastroblasti (Tav. III, fig. 9).

La formazione di queste lacune procede chiaramente dalla zona apicale della lamella, che si sta costituendo, verso la sua base, cosa che sembra dipendere ovviamente dal fatto che sono appunto i pilastroblasti più distali quelli formati più precocemente, e quindi in stadio di più marcata differenziazione rispetto a quelli prossimali.

Sembra in ogni caso evidente che il processo di formazione dell'asse vascolare delle lamelle non sia fondamentalmente dissimile da quello di formazione dei normali capillari. In ogni caso infatti si realizzano delle gemme solide che partono da vasi preesistenti e che secondariamente si scavano. Secondo Acrivo i pilastroblasti sarebbero in definitiva delle cellule mesenchimatiche primarie, le quali differenziandosi formerebbero degli elementi che potremmo definire composti, in quanto caratterizzati sia da una funzione endoteliale, sia da una attività collagenopoitica. Le presenti osservazioni consentono invece di ridimensionare tale ipotesi: i pilastroblasti devono essere considerati solo come una riserva di cellule endoteliali (in grado di dividersi attivamente) e comunque del tutto incapaci di produrre collagene. È in ogni caso impossibile stabilire se si tratta di vere cellule mesenchimatiche primarie, residue di quelle che in stadi estremamente precoci formano i primi abbozzi dei vasi, ovvero di stadi particolari di differenziazione di cellule endoteliali.

Quest'ultima ipotesi comunque risulterebbe in accordo con le idee attuali, secondo cui, dopo che è iniziata in un embrione una circolazione sanguigna in un sistema di vasi chiusi, i nuovi vasi derivano da gemme di vasi preesistenti, e non più dal mesenchima.

## SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE I-IV

## TAVOLA I.

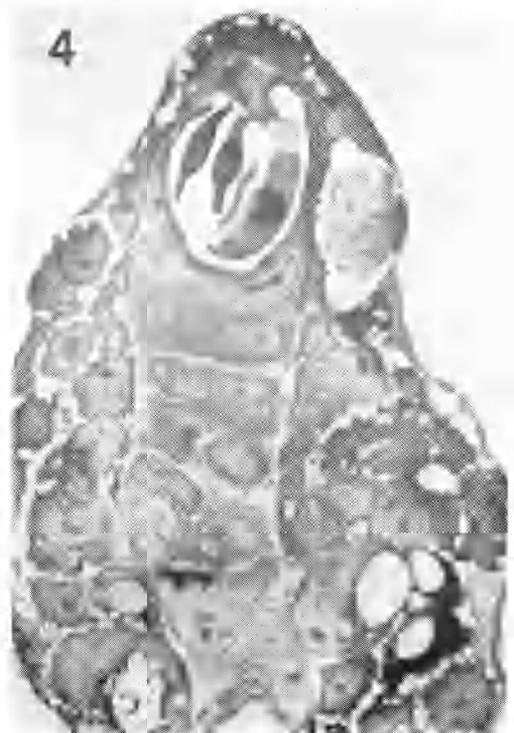
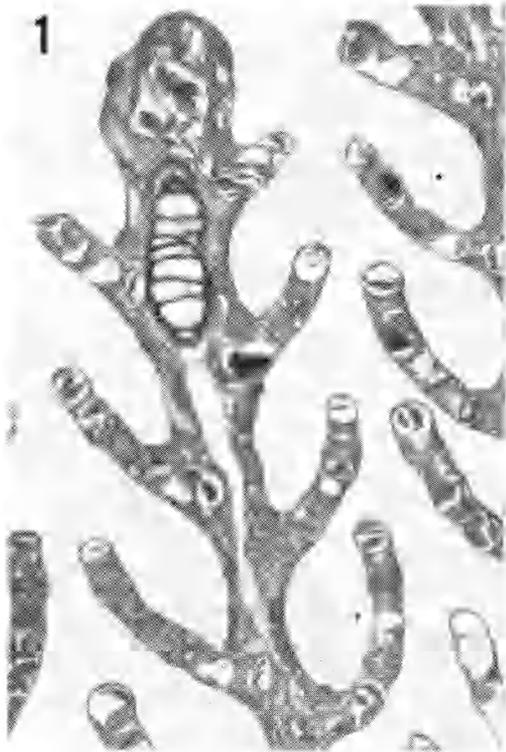
- Fig. 1. - Sezione semifine di un foglietto branchiale, condotta secondo il piano *b*. All'apice è visibile il vaso sanguigno *e*, nella zona sottostante, la cartilagine con il tipico aspetto embrionale. Sui lati del foglietto si osservano le lamelle in vari stadi di sviluppo ( $\times 500$ ).
- Fig. 2. - Sezione semifine dell'apice di un foglietto. Al di sopra della cartilagine è possibile vedere i pilastroblasti impilati in posizione assiale e le loro gettate laterali, che segnano l'inizio della formazione delle nuove lamelle respiratorie. ( $\times 500$ ).
- Fig. 3. - Immagine simile a quella della fig. 1, che permette di osservare la continuità tra l'endotelio e i pilastroblasti ( $\times 1200$ ).
- Fig. 4. - Sezione semifine dell'apice del foglietto branchiale condotta approssimativamente secondo il piano *d*. Alle estremità superiore e inferiore della foto si osservano i vasi afferente ed efferente in sezione trasversale, tra cui appaiono allineati i pilastroblasti. A destra è visibile l'abbozzo di una lamella respiratoria, in rapporto alla quale l'epitelio appare chiaramente pluristratificato.

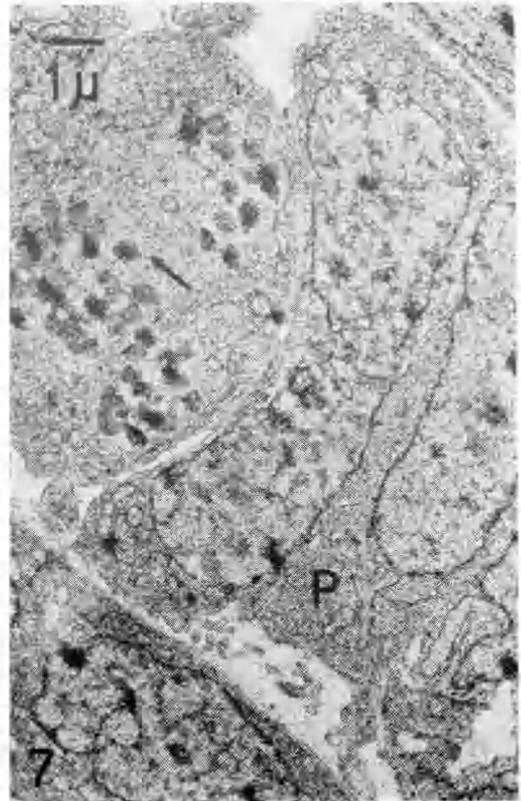
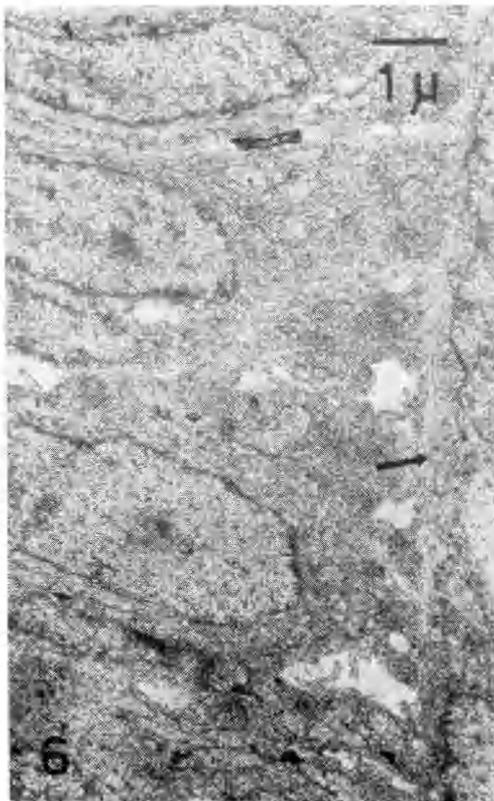
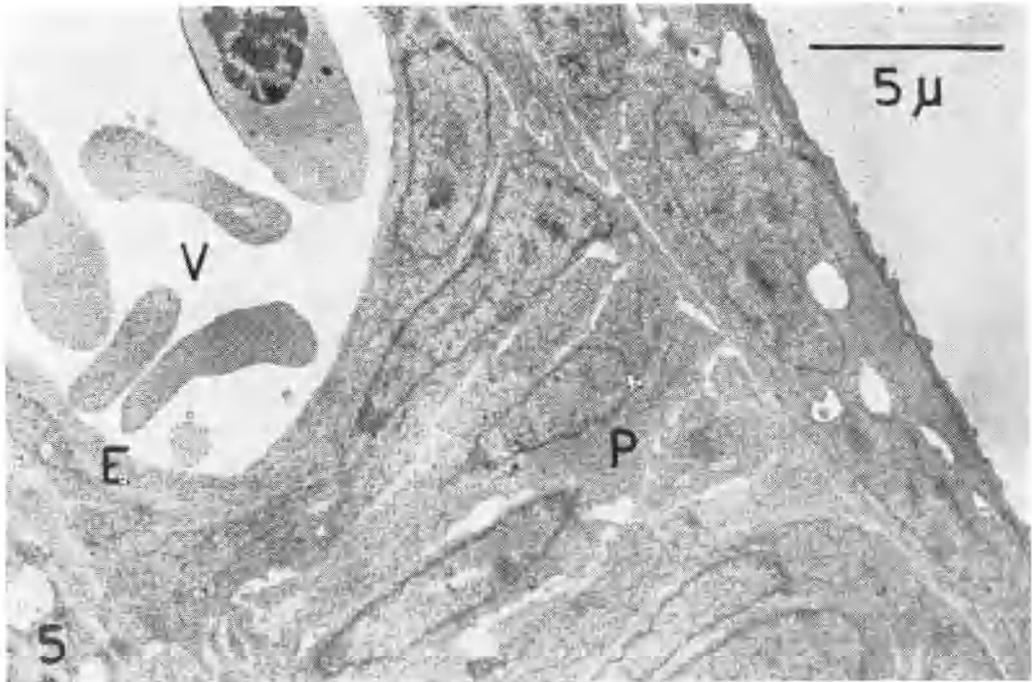
## TAVOLA II.

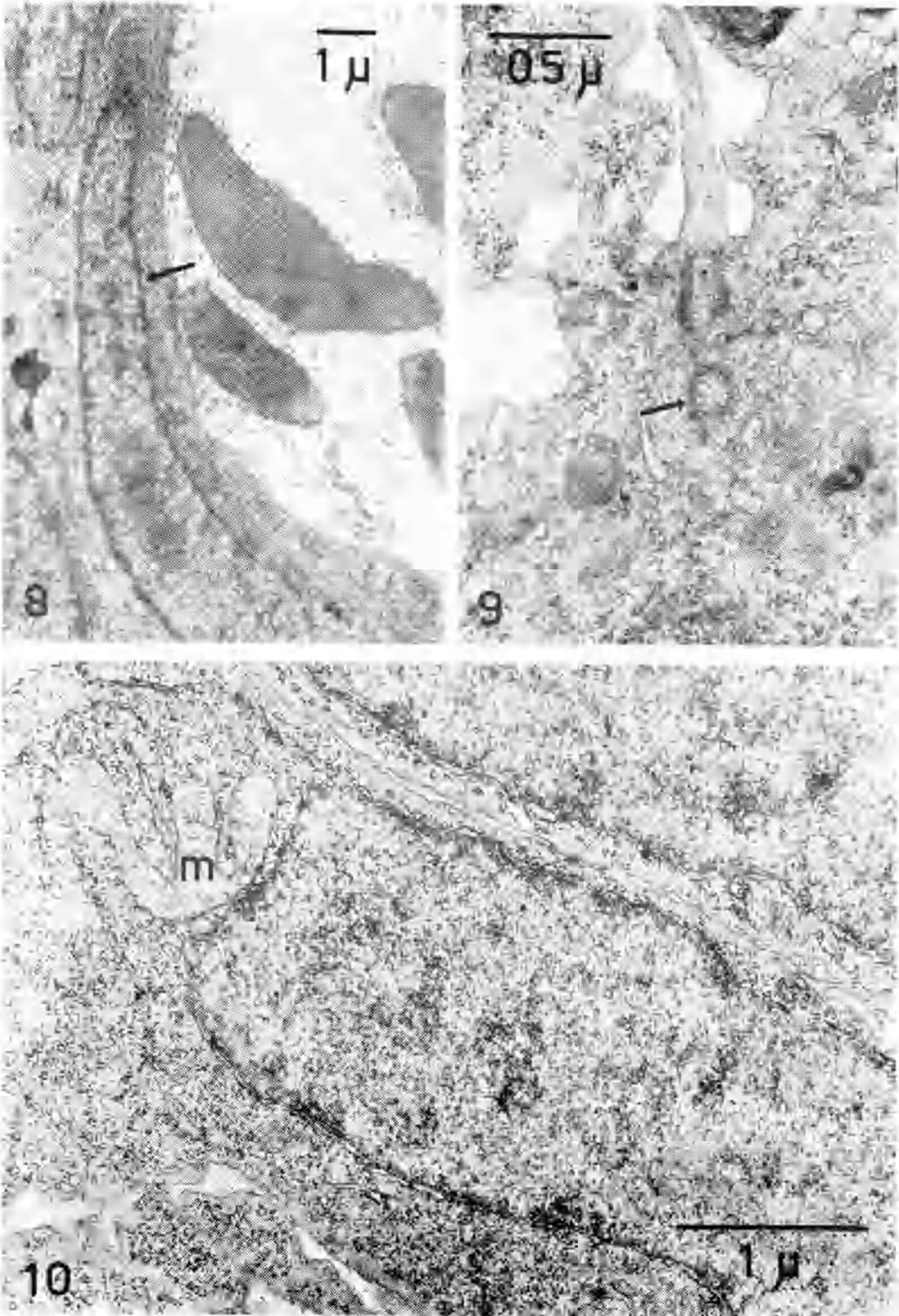
- Fig. 5. - Fotografia eseguita al microscopio elettronico. Particolare di sezione condotta secondo il piano *c*. I pilastroblasti sono chiaramente appiattiti in prossimità del vaso, che appare circondato nella zona inferiore da una cellula a pilastro di aspetto molto simile a una tipica cellula endoteliale ( $\times 5000$ ).  
V = vaso sanguigno; P = pilastroblasto; E = endotelio.
- Fig. 6. - Particolare dei pilastroblasti, che appaiono a mutuo contatto e disposti in fila regolare. Sulla destra si osserva la membrana basale dell'epitelio di rivestimento ( $\nearrow$ ). ( $\times 9000$ ).
- Fig. 7. - È possibile osservare la morfologia tipica delle future cellule a pilastro (P): il nucleo occupa quasi per intero il corpo cellulare e presenta notevoli ammassi di cromatina. In alto a sinistra un pilastroblasto in mitosi. ( $\nearrow$ ) ( $\times 6600$ ).

## TAVOLA III.

- Fig. 8. - Zona sottostante il vaso sanguigno, in cui è possibile vedere un pilastroblasto molto appiattito in contatto diretto con una tipica cellula endoteliale ( $\nearrow$ ). ( $\times 9000$ ).
- Fig. 9. - Particolare di pilastroblasto. È visibile un centriolo ( $\nearrow$ ), sezionato trasversalmente, ed un ciglio di aspetto irregolare. Nel citoplasma si osservano numerosi ribosomi liberi. ( $\times 37500$ ).
- Fig. 10. - Particolare di una futura cellula a pilastro. Il nucleo presenta notevoli ammassi di cromatina. Nel citoplasma il reticolo endoplasmico è abbastanza scarso, mentre numerosissimi sono i ribosomi. ( $\times 28000$ ).  
m. = mitocondrio







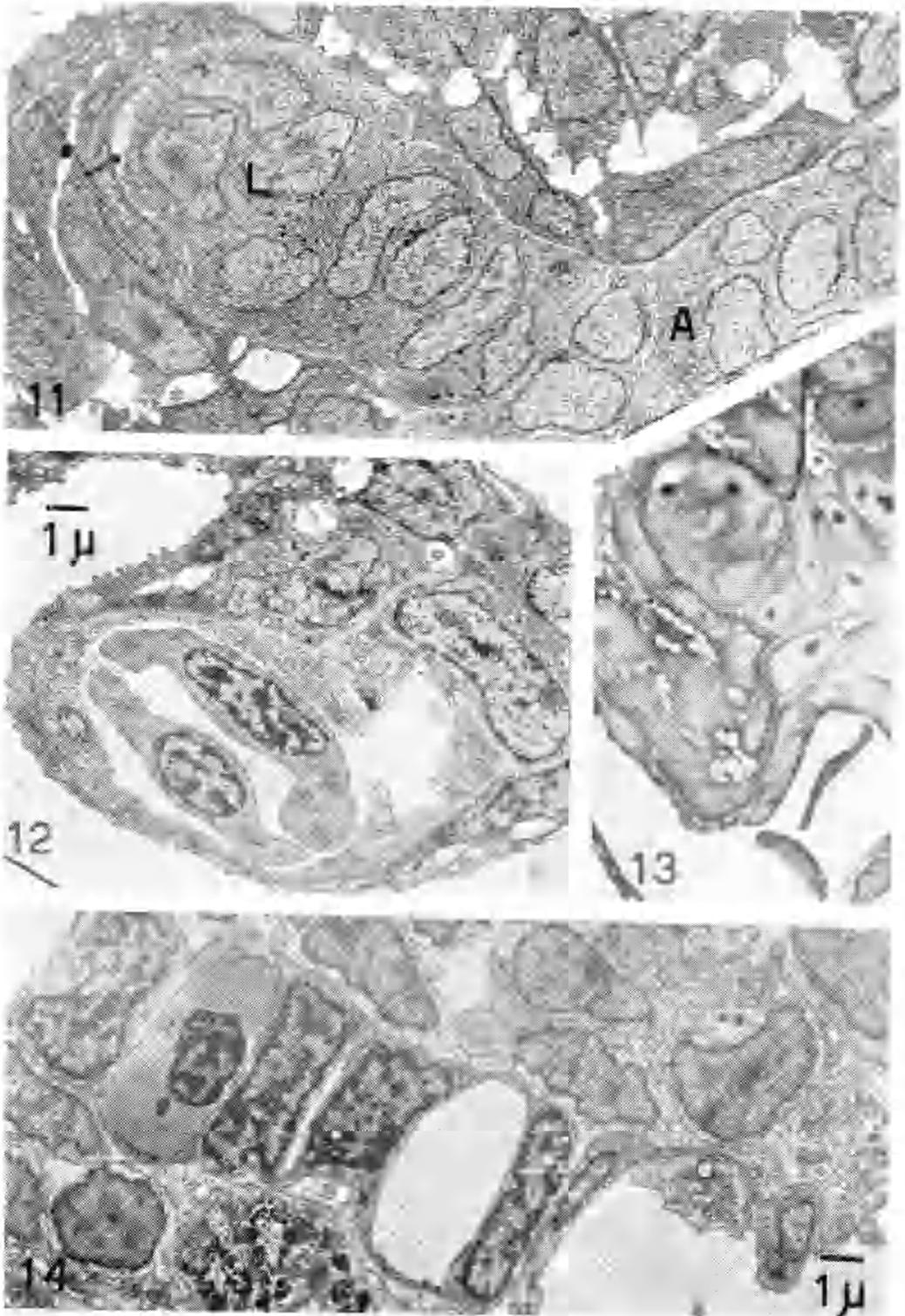


TAVOLA IV.

- Fig. 11. — Formazione di una nuova lamella respiratoria: è chiaramente visibile la proliferazione dei pilastroblasti, che, dall'asse centrale del foglietto (A), si protendono lateralmente a costituire l'asse della futura lamella (L), al cui apice comincia a scavarsi una piccola cavità ( $\nearrow$ ).
- Fig. 12. — Lamella respiratoria neoformata: in posizione distale è visibile la prima ampia cavità, in cui si osservano elementi del sangue. ( $\times$  6000).
- Fig. 13. — Fotografia eseguita al microscopio ottico di sezione semifine di una zona analoga a quella della fig. 11. In basso è visibile un vaso sanguigno ( $\times$  1200).
- Fig. 14. — Asse di una lamella respiratoria neoformata, ancora immersa nell'epitelio pluristratificato. Le cavità tra le cellule a pilastro appaiono variamente sviluppate ( $\times$  6000).