
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

RENDICONTI

GIORGIO M. BAFFONI

Il ritmo mitotico nel mielencefalo durante lo sviluppo di un Anfibio Anuro acquatico

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 41 (1966), n.6, p. 574–580.*

Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1966_8_41_6_574_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 ritmo mitotico nel mielencefalo durante lo sviluppo di un Anfibio Anuro acquatico* (*). Nota di GIORGIO M. BAFFONI, presentata (**) dal Socio A. STEFANELLI.

SUMMARY. — The results of the examination of the mitotic patterns in the developing myelencephalon of an aquatic Anuran (*Xenopus laevis*) are reported. They are valued together with previous findings in an aquatic Urodela (*Triturus*) and in another but terrestrial Anuran (*Bufo*). The common mitotic patterns of the two aquatic Amphibians are related to habitat of the metamorphosed form. The phylogenetic factors concern the specific cellular-size, and therefore the general levels of the mitotic ratio, and some peculiar arrangement in the brain stem as the number of mitotic foci. As in the spinal cord, also in the growing myelencephalon the mitotic activity begins lengthening the neural cord, after enlarging the ventricles and finally thickening the neural walls.

Nell'ambito di un complesso di ricerche, intese a precisare l'andamento dell'attività mitotica durante lo sviluppo del sistema nervoso centrale degli Anfibi, sono stati resi noti i risultati ottenuti dall'esame del neurasse di un Anuro nostrano adattato alla vita terrestre (*Bufo bufo*)⁽¹⁾ ed in Urodela nostrano che dopo la metamorfosi resta in acqua (*Triturus cristatus*)⁽²⁾. Per meglio chiarire il significato delle differenze riscontrate nelle diverse regioni del neurasse tra l'Anuro e l'Urodela⁽³⁾, ho completato l'esame analizzando il comportamento dell'attività mitotica durante lo sviluppo del neurasse in un altro Anuro che dopo la metamorfosi resta in acqua (*Xenopus laevis* Daudin).

In una precedente Nota ho riferito i risultati sull'andamento dell'attività mitotica nel midollo spinale di *Xenopus*⁽⁴⁾; in questa Nota esporrò brevemente i risultati ottenuti dall'esame della regione mielencefalica durante lo sviluppo di *Xenopus*. Per mielencefalo intendo quel tratto di neurasse che parte dal piano trasversale passante per il calamo e termina rostralmente a quello passante per le radici del VII paio di nervi cranici.

Rimando a precedenti lavori sull'argomento⁽¹⁻⁵⁾ l'esposizione delle tecniche e degli accorgimenti impiegati, e delle ragioni che hanno motivato

(*) Ricerca eseguita nell'Istituto di Anatomia comparata dell'Università di Modena. Gruppo di ricerca per l'Embriologia del C.N.R.

(**) Nella seduta del 10 dicembre 1966.

(1) G. M. BAFFONI e E. ELIA, « Rend. Acc. Naz. Lincei » (ser. VIII), 22, 109-114 (1957); G. M. BAFFONI e R. PINACCI, « Rend. Acc. Naz. Lincei » (ser. VIII), 25, 128-134 (1958); G. M. BAFFONI, « Rend. Acc. Naz. Lincei » (ser. VIII), 26, 598-603 (1959); R. PINACCI, « Rend. Acc. Naz. Lincei » (ser. VIII), 29, 150-153 (1960).

(2) G. M. BAFFONI, « Rend. Acc. Naz. Lincei » (ser. VIII), 30, 802-808 e 954-959; 31, 86-91 e 158-164 (1961).

(3) G. M. BAFFONI, « Boll. di Zool. », 28, fasc. 2^o, 661-680 (1961).

(4) G. M. BAFFONI, « Rend. Acc. Naz. Lincei » (ser. VIII), 41 (in corso di stampa - (1966).

(5) G. M. BAFFONI, « Arch. Zool. Ital. », 51, 337-358 (1966).

la scelta dei criteri adottati. Ricordo che ogni valore della Tabella rappresenta la media di almeno tre individui per ognuno degli stadi di sviluppo prescelti (classificati secondo Nieuwkoop e Faber (6)), e che i valori di densità mitotica, che esprimono le reali variazioni di attività mitotica (sottratte all'influenza dei processi di accrescimento in atto), sono ottenuti adottando il metodo indiretto, che, rapportando i valori assoluti dei computi per la corrispondente superficie dell'epitelio ventricolare, stabilisce il numero di mitosi nell'unità di superficie (in $0,01 \text{ mm}^2 = 10.000 \mu^2$); tale metodo indiretto è stato scelto per poter eseguire la comparazione con i due Anfibi precedentemente esaminati e tenendo presente che le mitosi del neurasse in sviluppo giacciono quasi esclusivamente (90% circa) nell'epitelio ventricolare, pur non appartenendo agli elementi propri dell'epitelio, ma provenendo dall'adiacente grigio periventricolare (Sauer, 1932; Sauer e Chittenden, Sauer e Walker, 1959) (7).

TABELLA I.

STADIO	ETÀ	LUNGHEZZA naso- cloacale	PIASTRA ALARE			PIASTRA BASALE		
			N. mitosi	Area dmm ²	Densità	N. mitosi	Area dmm ²	Densità
42	3 gg.	2,5 mm	45	4,33	10,4	30	4,3	7,0
45	4	3	72	10,4	7,0	46	7,6	6,0
48	8	5	58,3	10,8	5,4	51	8,1	6,4
50	15	9	32,5	13,0	2,5	29,5	9,8	3,0
52	21	12	242,6	14,9	16,3	210	9,9	21,4
54	26	15	145	18,0	7,8	109	14,5	7,5
56	36	19	80	18,0	4,3	87	15,0	5,8
59	46	18	31	29,0	1,1	12,5	16,5	0,7
65	57	17,5	9	25,6	0,3	7,5	12,1	0,6
—	80	18,5	10	29,0	0,3	5	21,2	0,2

In *Xenopus laevis* l'attività mitotica del mielencefalo decresce al termine del periodo embrionale ed all'inizio del periodo larvale (fino a stadio 50) sia in valori assoluti che di densità; ma subito dopo (a stadio 52) ha un brusco

(6) P. D. NIEUWKOOP e J. FABER, *Normal table of Xenopus laevis (Daudin)*, North Holland Pu. Co., Amsterdam, 1956.

(7) F. C. SAUER, « J. Comp. Neurol. », 63, 13-23 (1935); M. E. SAUER e A. C. CHITTENDEN, « Exptl. Cell. Res. », 16, 1-6 (1959); M. E. SAUER e B. E. WALKER, « Proc. Soc. Exptl. Biol. Med. », 101, 557-560 (1959).

risveglio (453 mitosi in media, pari a 1.800 per mm²), cui segue un progressivo decremento di valori fino ad un mese dopo la metamorfosi. A differenza di ciò che è stato verificato nel mielencefalo di *Bufo* ⁽⁸⁾ e nel midollo spinale di *Xenopus* ⁽⁴⁾ e di *Bufo* ⁽⁹⁾, nel mielencefalo di *Xenopus* la superficie ventricolare non si riduce durante la prometamorfosi (tra stadio 54 e 65, corrispondente al periodo tra stadio IX e XV di *Bufo*), ma continua a crescere, presentando una transitoria riduzione solo all'acme della metamorfosi; va ricordato in proposito che nelle larve degli Anuri la riduzione della taglia somatica, definita dalla lunghezza naso-cloacale, è provocata in un primo tempo dalla riduzione del tubo cloacale e successivamente dalla disidratazione dei tessuti all'acme della metamorfosi. La minor riduzione della superficie ventricolare di *Xenopus*, rispetto a *Bufo*, è un comportamento che si avvicina a quello dell'Urodelo, ove non vi è riduzione per l'assenza di un periodo di prometamorfosi; essa va interpretata come dovuta all'adattamento ecologico della forma metamorfosata.

Nella fig. 1 sono riportate le variazioni dei valori di densità mitotica di *Xenopus* (= X) con quelle precedentemente ricavate durante lo sviluppo nel mielencefalo dell'altro Anuro ⁽⁸⁾ (= B) e dell'Urodelo ⁽¹⁰⁾ (= T).

Avendo già risolto privatamente la questione, finora ho trascurato di accennare alla problematica di chi si accinge alla comparazione di serie di sviluppo. Infatti non è sempre facile stabilire l'esatto confronto tra stadi di sviluppo di animali sistematicamente affini: lo dimostra l'esigenza di classificare serie di sviluppo diverse per almeno ogni genere di Anfibia oggetto di esperienza (ved.: Rugh ⁽¹¹⁾) poiché i caratteri morfologici apprezzabili *in vivo*, necessariamente esterni, diversificano o per peculiarità organogenetiche o per la diversa durata del periodo di sviluppo; infatti l'abbozzo degli arti (sul cui sviluppo si basa la distinzione degli stadi larvali) nei Bufonidi compare nel periodo embrionale, ma nei Ranidi qualche giorno dopo l'inizio quello larvale; inoltre in questi la lunga durata del periodo larvale e lo sviluppo dell'autopodio permettono la definizione di un numero di stadi molto maggiore ⁽¹²⁾. La comparazione tra stadi di sviluppo diviene ardua tra specie animali fileticamente lontane: basti pensare al precoce sviluppo dell'arto anteriore di molti Urodela ed al fatto che in questi un vero e proprio periodo di prometamorfosi è assente e l'accrescimento somatico, all'epoca del riassorbimento delle branchie, è molto avanzato o quasi a termine. Va infine considerato che le modificazioni dei caratteri esterni non corrispondono a quelle degli apparati interni, essendo acquisito da quasi un secolo il concetto dell'autonomia e dell'indipendenza di sviluppo dei singoli apparati ⁽¹³⁾. Va precisato al riguardo che

(8) R. PINACCI, « Rend. Acc. Naz. Lincei » (ser. VIII), 29, 150-153 (1960).

(9) G. M. BAFFONI e R. PINACCI, « Rend. Acc. Naz. Lincei » (ser. VIII), 25, 128-134 (1958).

(10) G. M. BAFFONI, « Rend. Acc. Naz. Lincei » (ser. VIII), 30, 954-959 (1961).

(11) R. RUGH, *Experimental Embryology*, Burgess Pu. Co., Minneapolis, 1948.

(12) Ved.: A. ROSSI, « Monit. Zool. Ital. », 66, 133-149 (1959).

(13) CLAUDE BERNARD, *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, Baillière, Paris 1879, 335.

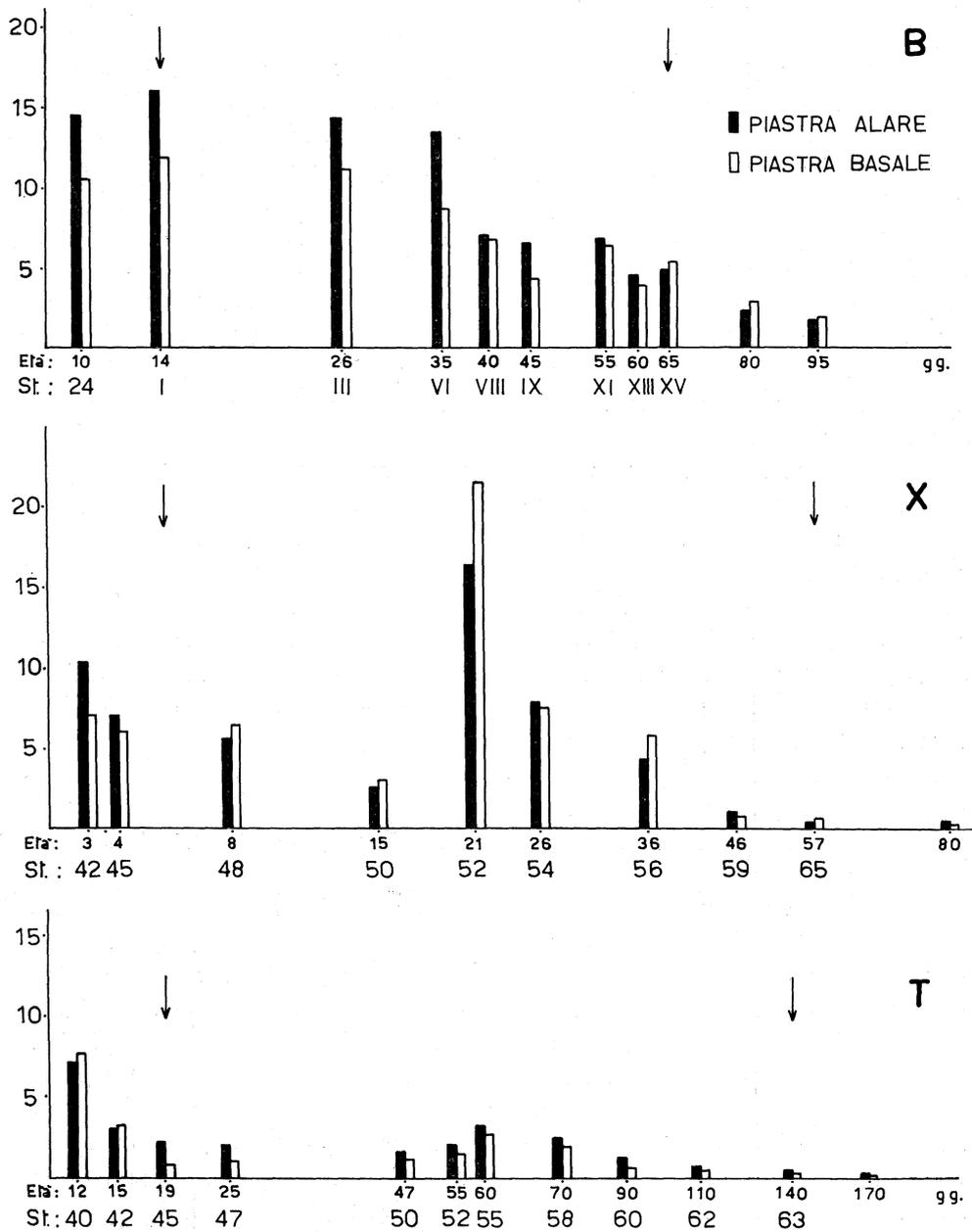


Fig. 1. - Ritmo mitotico nel mielencefalo durante lo sviluppo di *Bufo bufo* (B), di *Xenopus laevis* (X) e di *Triturus cristatus* (T).

(I tempi in ascissa sono in scala logaritmica; sulle ordinate i valori delle densità mitotiche = media di mitosi per ogni 0,01 mm². La freccia a sinistra indica l'inizio del periodo larvale e quella a destra il termine della metamorfosi).

per i miei scopi non si trattava di seguire con rigorosa precisione l'andamento dell'attività mitotica per metterla in rapporto con una determinata attività funzionale; per tale evenienza avrei impostato la ricerca con criteri differenti: limitando l'indagine ad un ristretto periodo di sviluppo, considerando una delimitata zona del neurasse che avesse un preciso significato funzionale ed utilizzando materiale sufficiente a garantire il vaglio dell'analisi statistica. Gli intenti che hanno motivato la ricerca che sto conducendo da una decina di anni erano quelli di avere un quadro generale delle variazioni d'andamento dell'attività mitotica durante lo sviluppo degli Anfibi, considerata tra le singole vescicole del neurasse; ho ritenuto che per tale analisi non vi fosse bisogno di una stretta corrispondenza di stadi morfologici, ma anzi che essa, per essere fattibile, richiedesse la scelta di stadi opportunamente intervallati; per rendere evidente la comparazione ho ritenuto necessario solo uniformare la rappresentazione grafica modificando le scale logaritmiche dei tempi in ascissa (ved. fig. 1).

Ciò premesso, la comparazione del ritmo mitotico nel mielencefalo degli Anfibi esaminati suggerisce le seguenti considerazioni:

1° risulta evidente, al primo sguardo, la maggior rassomiglianza del ritmo mitotico tra l'Anuro acquatico (*Xenopus*) e l'Urodelo (*Triturus*) che tra i due Anuri; infatti in *Xenopus*, come in *Triturus*, è evidente la rarefazione mitotica al termine del periodo embrionale; inoltre, una volta iniziato il declino, nel periodo larvale, l'attività mitotica continua progressivamente ad abbassarsi, senza accennare alla ripresa che si verifica durante la metamorfosi dell'Anuro terrestre (*Bufo*: tra stadio IX e XV); poiché l'unica condizione comune a *Triturus* e *Xenopus* è l'adattamento all'ambiente acquatico della forma metamorfosata, la somiglianza delle curve significa che le variazioni dell'attività mitotica sono influenzate prevalentemente da fattori ecologici (e non fletici);

2° tra ritmo mitotico dell'Anuro acquatico (*Xenopus*) e dell'Urodelo (*Triturus*) si notano due differenze: la più evidente riguarda i bassi valori di densità dell'Urodelo, i quali non possono esser attribuiti alla maggior durata del periodo di sviluppo (tre mesi), controbilanciata da un maggior accrescimento, ma vanno messi in rapporto alle maggiori dimensioni delle cellule, le quali comportano un minor numero di elementi nell'unità di superficie; l'altra differenza consiste nella caduta dei valori di densità verso il termine della metamorfosi dell'Anuro (tra stadio 56 e 59): essa non si verifica nell'Urodelo poiché in esso non vi è un periodo di prometamorfosi ed il tipo di alimentazione non cambia nella forma adulta (resta carnivoro);

3° le rarefazioni mitotiche che si verificano nel mielencefalo di *Xenopus* e *Triturus* al termine del periodo embrionale e quella di *Xenopus* al termine del periodo larvale, vanno ritenute effetto delle crisi metaboliche che iniziano quando l'animale modifica il tipo di nutrizione, o smettendo l'utilizzazione delle scorte vitelline ed iniziando l'assunzione del cibo dall'ambiente esterno, o passando da una alimentazione onnivora ad una carnivora;

4° l'attività mitotica nel mielencefalo di tutti gli Anfibi esaminati, risulta più bassa che in altre regioni del neurasse; ciò può essere attribuito alla precoce morfogenesi del mielencefalo, il quale, durante il periodo larvale, presenta un accrescimento minore (la sua larghezza aumenta solo del 50% mentre quella del midollo spinale aumenta del 200%).

5° dati analitici inediti dimostrano che nel mielencefalo di *Xenopus* durante il periodo embrionale sono presenti sei accentuazioni dell'attività mitotica che si succedono lungo l'asse longitudinale; tali accentuazioni si riducono a tre durante la prometamorfosi; un fenomeno del genere è stato osservato nel mielencefalo di *Bufo* ⁽⁸⁾, ma è assente in quello di *Triturus* ⁽¹⁰⁾; pertanto esso è una peculiarità degli Anuri che va ritenuta effetto di fattori filetici, come il numero dei focolai mitotici nella regione del tronco del midollo spinale ⁽⁴⁾;

6° come nel midollo spinale ⁽⁴⁾, osservazioni morfologiche del mielencefalo di *Xenopus* in sviluppo ed alcune valutazioni sull'orientamento dei suoi fusi mitotici concorrono ad indicare che l'attività mitotica nel periodo embrionale provvede principalmente all'allungamento del neurasse (45% di piastre), invece durante la premetamorfosi (da stadio 48 e 54) all'ampliamento dei ventricoli (74% di fusi paralleli alla superficie ventricolare) ed infine all'ispessimento del grigio periventricolare (43% di fusi perpendicolari);

7° a differenza del midollo spinale, durante il periodo larvale le densità mitotiche della piastra alare del mielencefalo di *Xenopus* non sempre prevalgono su quelle della piastra basale, ma in tre stadi (52, 56 e 65) risultano inferiori; in proposito va notato che nel mielencefalo degli altri Anfibi i rapporti mitotici tra le due regioni funzionali sono più simili che altrove ⁽⁸⁾ e che nell'altro Anuro (*Bufo*) si osserva qualche lieve prevalenza dei valori della piastra basale cui non avevo attribuito importanza; ma in *Xenopus* la prevalenza è troppo marcata per poterla ignorare; essa implica che nella forma metamorfosata di *Xenopus* vi sia una iperplasia di centri motori o un'ipoplasia di quelli sensitivi; sulla base dei risultati comparativi di un'analisi compiuta da Stefanelli sui centri vestibolo-cocleari, ⁽¹⁴⁾ sembra più verosimile la seconda alternativa; comunque è escluso che possa trattarsi di iperplasia dell'area somato-motoria mielencefalica poiché nei Pipidi la lingua è poco sviluppata e nel mielencefalo di *Xenopus* è assente quell'accentuazione mitotica presso al calamo che si verifica in *Bufo*, né appare evidente un particolare sviluppo dei centri visceromotori, nonostante lo sviluppo dei polmoni di *Xenopus* e la loro funzione idrostatica; le attuali cognizioni non permettono l'esclusione di un'iperplasia dei centri tegmentali mediali; ma l'ipotesi che ritengo più plausibile è quella che attribuisce il fenomeno all'effetto dello spostamento mediale dei nuclei sensitivi, dovuto alla persistenza nell'adulto dell'isola dorsale di Kingsbury (area della linea laterale) che è stata dimostrata da Stefanelli ⁽¹⁴⁾; in tal caso la piastra basale contribuirebbe alla formazione di centri sensitivi.

(14) A. STEFANELLI e A. M. ZACCHEI, « Rend. Acc. Naz. Lincei » (ser. VIII), 7, 358-361 (1949).

CONCLUSIONI. - I risultati sull'andamento dell'attività mitotica nella regione mielencefalica del neurasse durante lo sviluppo di un Anfibio Anuro acquatico (*Xenopus laevis*), raffrontati con quelli precedentemente ottenuti in un Urodelo acquatico (*Triturus*) ed in un Anuro terrestre (*Bufo*), hanno messo in luce la rassomiglianza d'andamento tra i due Anfibi acquatici (*Xenopus* e *Triturus*); ciò ribadisce che le variazioni dell'attività mitotica durante lo sviluppo degli Anfibi sono influenzate dall'adattamento ecologico della forma metamorfosata. I fattori filetici si limitano a determinare la grandezza specifica delle cellule, influenzando il livello generale delle densità mitotiche, e la presenza di localizzati focolai mitotici.