

---

ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI  
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI  
**RENDICONTI**

---

GIORGIO M. BAFFONI

**Osservazioni comparative sulla morfogenesi e  
sull'accrescimento del cervelletto di un Anfibio  
Anuro acquatico**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,  
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 43 (1967), n.1-2, p.  
118–124.*

Accademia Nazionale dei Lincei

<[http://www.bdim.eu/item?id=RLINA\\_1967\\_8\\_43\\_1-2\\_118\\_0](http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1967_8_43_1-2_118_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.** — *Osservazioni comparative sulla morfogenesi e sull'accrescimento del cervelletto di un Anfibio Anuro acquatico* (\*). Nota (\*\*)  
di GIORGIO M. BAFFONI, presentata dal Socio A. STEFANELLI.

SUMMARY. — The development of the cerebellar dorsal lamina in an aquatic Anuran (*Xenopus*) proceeding as in a terrestrial Anuran (*Bufo*), the cerebellar morphogenesis in the Amphibians appears directed by phyletic factors. On the contrary the growth of the methencephalon in the aquatic Anuran is similar to that of an aquatic Urodelan (*Triturus*): in both aquatic Amphibians the mitotic ratio rises till the beginning of the prometamorphic life, then it falls without showing any mitotic rise at the end of the metamorphosis, as it does in the terrestrial Anuran. Therefore the neural growth and its mitotic ratio are directed by ecologic factors.

In precedenti osservazioni comparative sul cervelletto di Anfibi anuri adulti <sup>(1)</sup> è risultato che negli animali adattati alla conduzione di una vita acquatica il cervelletto è meno sviluppato che in quelli adattati alla conduzione di una vita terragnola; indici dello sviluppo cerebellare sono stati ritenuti la morfologia e lo sviluppo della lamina dorsale, il numero e l'allineamento dei neuroni di Purkinje, l'organizzazione dello strato granulare, la consistenza dei fasci commessurali ed il differenziamento dei nuclei cerebellari ai lati della lamina.

L'esame della morfogenesi cerebellare in un Anuro ad *habitat* terrestre (*Bufo bufo* L.) ha inoltre messo in evidenza che la lamina dorsale origina dallo sviluppo di due ispessimenti longitudinali dell'estremità laterali delle due piastre alari (denominati: *rhombic lips* o labbra romboidali), i quali si formano all'inizio del periodo larvale, convergono dorsalmente accrescendosi e si saldano a formare l'abbozzo dorsale all'inizio del periodo della prometamorfosi (a stadio IX secondo la classificazione di Rossi <sup>(2)</sup>); a partire dal momento della formazione dell'abbozzo dorsale, nell'epitelio ventricolare di questo si verifica una ripresa dell'attività mitotica che raggiunge i massimi valori al termine della metamorfosi (a stadio XV), quindi precipita a bassi livelli pur senza estinguersi neppure un mese dopo.

In questa Nota saranno riferiti i risultati delle osservazioni sulla morfogenesi cerebellare e sull'andamento dell'attività mitotica nel metencefalo di un Anuro che dopo la metamorfosi resta in acqua (*Xenopus laevis* Daudin);

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

(\*\*) Pervenuta all'Accademia il 22 luglio 1967.

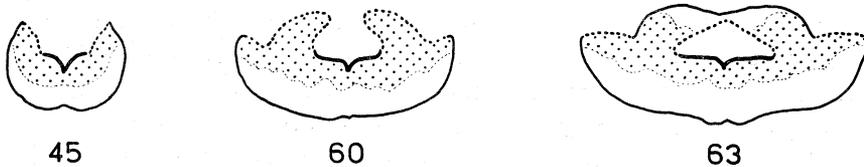
(1) G.M. BAFFONI, « Riv. di Neurobiol. », 5, 33-73 (1959).

(2) A. ROSSI, « Monit. Zool. Ital. », 66, 133-149 (1958).

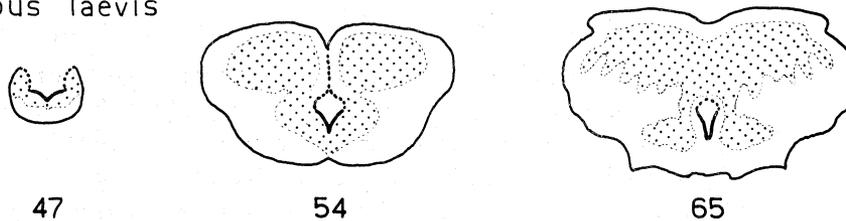
tali risultati saranno commentati in base alle nozioni emerse da precedenti osservazioni sull'Anuro terragnolo (1,3) e su un Urodelo acquatico (4).

All'inizio del periodo larvale di *Xenopus* (a stadio 47 secondo la classificazione di Nieuwkoop e Faber (5)), la regione metencefalica, compresa tra il piano trasversale passante per l'origine del VII paio di nervi cranici e quello passante per l'istmo di His, presenta le estremità laterali della piastra alare

### *Triturus cristatus*



### *Xenopus laevis*



### *Bufo bufo*

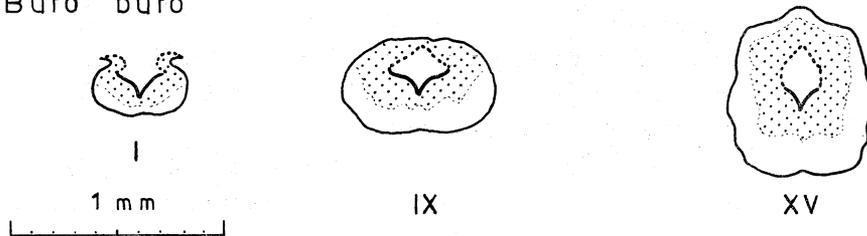


Fig. 1. - Confronto tra alcuni peculiari stadi della morfogenesi cerebellare durante lo sviluppo di Anfibi (a sinistra: l'inizio del periodo larvale; al centro: l'inizio del periodo della prometamorfosi, ed a destra l'ultimo stadio della metamorfosi).

(Disegni alla camera lucida, eseguiti allo stesso ingrandimento. In tratto grosso e continuo i contorni dell'epitelio ventricolare della piastra basale; in tratto grosso e tratteggiato quelli della piastra alare; punteggiata la sostanza grigia).

dirette dorsalmente; negli stadi successivi della prima metà del periodo larvale le labbra romboidali subiscono un accentuato ispessimento, convergono medialmente ed a stadio 54 si fondono, costituendo l'abbozzo della lamina dorsale. L'abbozzo dorsale di *Xenopus*, appena formato, è molto più grosso di quello di *Bufo* (fig. 1); però negli stadi successivi, cioè nel periodo

(3) G. M. BAFFONI e E. ELIA, « Rend. Acc. Naz. Lincei » (ser. 8<sup>a</sup>), 22, 109-114 (1957).

(4) G. M. BAFFONI, « Rend. Acc. Naz. Lincei » (ser. 8<sup>a</sup>), 23, 90-96 (1957); « Boll. di Zool. », 24, f. 2, 135-144 (1957).

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

della prometamorfosi, la lamina cerebellare di *Xenopus* presenta un accrescimento molto minore che in *Bufo* e le sue modificazioni morfologiche risultano dovute prevalentemente al differenziamento dei propri neuroni ed alla formazione dei fasci afferenti ed efferenti: infatti in *Xenopus* non è evidente il deciso aumento numerico dei costituenti cellulari della lamina cerebellare che è stato documentato nell'altro Anuro (*Bufo*)<sup>(1)</sup>. Ciò è confermato anche dall'esame morfologico del cervelletto negli adulti di *Xenopus*: questo infatti ha una lamina poco estesa dorsalmente, che non presenta accenni di ever-sione, è costituita da uno strato granulare poco differenziato, da cellule di Purkinje imperfettamente allineate ed ha una commessura cerebellare sottile; i nuclei cerebellari (lateral) sono rappresentati da due masserelle simmetriche di elementi, prive di caratteri morfologici che permettano di distinguere in esse le due componenti (nucleo laterale e n. mediale) descritte in *Bufo*<sup>(1)</sup>.

Queste annotazioni mettono in evidenza due punti di carattere generale:

1. - La morfogenesi cerebellare dell'Anuro acquatico (*Xenopus*) segue fedelmente le stesse tappe dell'evoluzione cerebellare dell'Anuro terragnolo (*Bufo*) e si realizza a corrispondenti epoche di sviluppo: ne fa fede la formazione delle labbra romboidali all'inizio del periodo larvale e quella dell'abbozzo dorsale all'inizio della prometamorfosi (lo stadio 54 di *Xenopus* corrisponde allo stadio IX di *Bufo*); nell'Urodelo (*Triturus*), invece, vere e proprie labbra romboidali non si formano poiché il cervelletto è essenzialmente costituito dalle auricole (resta una formazione laterale) ed in prossimità dell'istmo, anche a stadi avanzati di sviluppo, la zona dorsomediale del metencefalo è sterile, risultando costituita solo da fasci commessurali (fig. 1).

2. - L'accrescimento del metencefalo nell'Anuro acquatico (*Xenopus*) ha un andamento più simile a quello dell'Urodelo (*Triturus*) che dell'altro Anuro (*Bufo*): infatti nei primi due animali l'accrescimento si realizza nella prima metà del periodo larvale e diviene molto lento nel periodo della prometamorfosi, mentre nell'Anuro terrestre (*Bufo*) è quasi costante durante tutto il periodo larvale e si accentua al termine della metamorfosi. Va osservato in proposito che l'accrescimento del metencefalo di *Xenopus* parte da dimensioni inferiori e che la durata del primo periodo larvale (= 18 giorni) è molto minore (= 1/4) rispetto a quella dell'Urodelo (= 71 giorni) ed anche (circa la metà) dell'altro Anuro (= 31 giorni).

Nell'intento di valutare quanto dell'accrescimento verificato nel metencefalo di *Xenopus* in sviluppo fosse dovuto ad aumento numerico di cellule e quanto al differenziamento, si è proceduto all'analisi del ritmo mitotico. Rimando l'esposizione dei criteri e delle metodiche adottate a precedenti lavori<sup>(6,7)</sup>.

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

(7) G. M. BAFFONI, « Rend. Acc. Naz. Lincei » (ser. 8<sup>a</sup>), 41, 574-580 (1966).

Nel periodo embrionale l'attività mitotica nella regione metencefalica di *Xenopus* si esprime in valori assoluti molto bassi (ved. Tabella); ma poiché i valori delle densità mitotiche (numero di mitosi nell'unità di superficie ventricolare in  $\text{dmm}^2 = 0,01 \text{ mm}^2 = 10.000 \mu^2$ ) sono sostenuti, se ne deve dedurre che ciò sia dovuto alla limitata superficie ventricolare presa in considerazione.

TABELLA

Stadio	Età in gg.	Lungh. in mm.	PIASTRA ALARE			PIASTRA BASALE		
			N. mitosi	Sup. vetric.	Densità	N. mitosi	Sup. vetric.	Densità
42	3	2,5	13,7	0,9dmm <sup>2</sup>	15,0	5,7	0,8dmm <sup>2</sup>	7,4
45	4	3	68	2,6	26,0	25	1,6	15,6
48	8	5	20	3,3	6,0	8	1,9	4,2
50	15	9	5,3	4,4	1,1	2,7	2,9	0,9
52	21	12	185	5,2	35,3	62	3,9	16,0
54	26	15	167,5	5,8	29,0	33	3,6	9,3
56	36	19	81	7,3	11,5	30	4,0	7,5
59	46	18	44,5	7,3	6,2	5	5,3	1,0
65	57	17,5	22,5	7,2	3,1	3,5	4,8	0,7
	77	18,5	26	7,4	3,5	4	5,8	0,7

Valori assoluti e di densità diminuiscono all'inizio del periodo larvale (da stadio 48 a 50); analogamente a quanto è stato supposto nell'esame del metencefalo degli altri Anfibi<sup>(3,4)</sup>, anche tale rarefazione va messa in rapporto con le crisi metaboliche che si verificano al cambiamento di tipo di nutrizione (da vitellina, nell'embrione, a onnivora, nella larva)<sup>(8)</sup>. Poco dopo (a stadio 52), però, valori assoluti e di densità mitotica presentano un'impennata e successivamente decrescono: prima lentamente (a stadio 54 sono ancora sostenuti), poi (durante il periodo della prometamorfosi) più velocemente e raggiungono quote molto basse al termine della metamorfosi; ma venti giorni dopo le densità mitotiche restano agli stessi livelli che avevano al termine della vita larvale (in effetti i valori assoluti aumentano, ma riprende l'accrescimento del neurasse, sebbene di modesta entità). Va osservato in proposito che i valori di densità mitotica nell'epitelio della piastra basale del metencefalo

(8) G. COTRONEI, « Rend. R. Acc. Naz. Lincei » (ser. 6<sup>a</sup>), 15, 236-240 (1932).

raggiungono quote e presentano variazioni simili a quelli osservati nel mielencefalo <sup>(7)</sup>; i valori assoluti e di densità mitotica della piastra alare metencefalica, invece, sopravanzano sempre di molto quelli della piastra basale.

L'analisi del ritmo mitotico nella regione metencefalica di *Xenopus* è in buon accordo con i reperti emersi dalle osservazioni morfologiche: infatti il notevole accrescimento verificato al termine del primo periodo larvale (a stadio 54 – ved. fig. 1) va ritenuto effetto dell'elevata attività mitotica degli stadi di sviluppo immediatamente precedenti l'inizio della prometamorfosi; inoltre, poiché le densità mitotiche nell'epitelio ventricolare della piastra alare raggiungono valori molto più accentuati (a stadio 52 essi sono più elevati che in ogni altra regione del neurasse), ne consegue che l'incremento mitotico provvede principalmente allo sviluppo delle labbra romboidali.

In armonia con gli scopi che mi ero proposto, questi fatti, come quelli messi in evidenza nelle regioni più caudali del neurasse di *Xenopus* <sup>(7,9)</sup>, dimostrano che il forte accrescimento del neurasse al termine del primo periodo larvale si effettua soprattutto mediante l'aumento numerico degli elementi cellulari; la persistenza dell'attività mitotica anche dopo il termine del periodo larvale ribadisce che negli Anfibi la determinazione numerica delle cellule nervose è tardiva ed avviene presumibilmente solo al termine dell'accrescimento somatico <sup>(6)</sup>.

Il confronto tra l'andamento dell'attività mitotica nel metencefalo di *Xenopus* e quello riscontrato negli altri Anfibi da me esaminati <sup>(3,4)</sup> (ved. fig. 2) suggerisce le seguenti considerazioni:

1. – Come nelle regioni più caudali nel neurasse <sup>(7,9)</sup>, anche nel metencefalo di *Xenopus* le variazioni dell'attività mitotica hanno un andamento simile a quello dell'Urodelo (*Triturus*): questa asserzione si basa sul fatto che in ambedue gli animali la rarefazione mitotica all'inizio del periodo larvale è più evidente, ma specialmente è assente quella tipica ripresa dell'attività proliferativa alla metamorfosi che si verifica nell'altro Anuro <sup>(2)</sup>; poiché la condizione che accomuna *Xenopus* e *Triturus* è l'adattamento alla vita acquatica della forma metamorfosata, viene ribadito il concetto che l'andamento generale dell'attività mitotica nel neurasse degli Anfibi in sviluppo è diretto da fattori ecologici, cioè esso non appare legato a fattori filitici (di affinità sistematica); tale dipendenza va vista nelle esigenze della coordinazione motoria, cui presiedono i centri metencefalici, che nei tetrapodi acquatici sono minori che nei tetrapodi terrestri;

2. – A differenza dell'Urodelo, in *Xenopus*, però, i valori delle densità mitotiche e le loro oscillazioni sono molto più elevati; ritengo che ciò sia dovuto principalmente alla breve durata del periodo larvale di *Xenopus*, ed in particolare del periodo che precede la prometamorfosi, quando avviene il maggior accrescimento del neurasse; a ciò va aggiunto che le dimensioni cellulari dell'epitelio ventricolare di *Xenopus* sono simili (diametro nucleare

(9) G.M. BAFFONI, « Rend. Acc. Naz. Lincei » (ser. 8<sup>a</sup>), 41, 412-418 (1966).

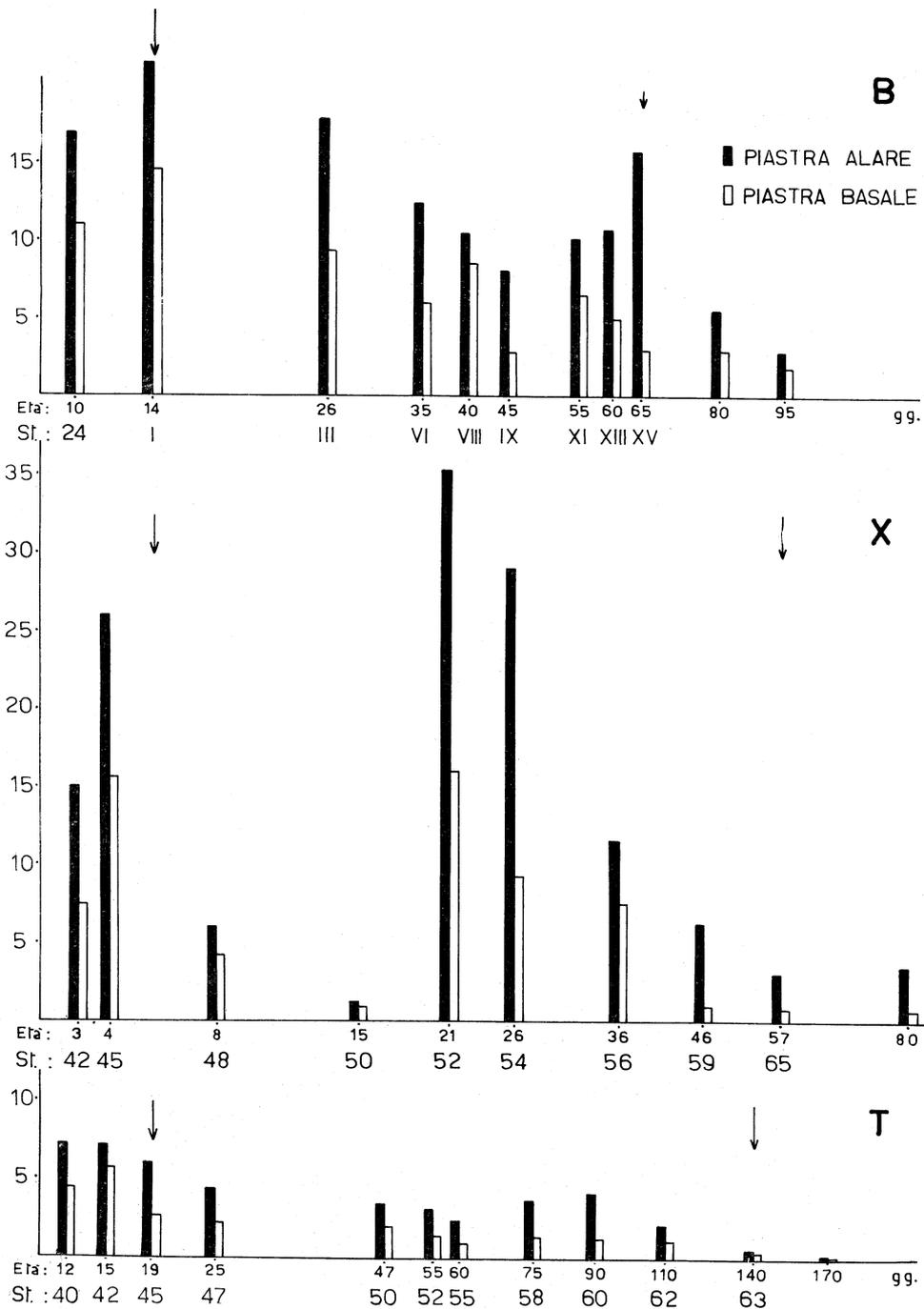


Fig. 2. - Ritmo mitotico nel metencefalo durante lo sviluppo di un Anfibio anuro acquatico (X = *Xenopus*), paragonato con quello di un Anuro terragnolo (B = *Bufo*) e di un Urodelo acquatico (T = *Triturus*).

(I tempi in ascissa sono in scala logaritmica; sulle ordinate i valori delle mitosi in unità di superficie ventricolare = 0,01 mm<sup>2</sup>. Le frecce a sinistra indicano l'inizio del periodo larvale e quelle a destra l'ultimo stadio della metamorfosi.

medio =  $6,3 \mu$ ) a quelle dell'altro Anuro (=  $6,6 \mu$ ), ma inferiori a quelle dell'Urodelo (=  $10,2 \mu$ ); ne consegue che, a parità di superficie ventricolare, il numero di cellule (e quindi di mitosi) negli Anuri esaminati è almeno il doppio di quello dell'Urodelo. Anche trascurando che all'inizio del periodo larvale il neurasse degli Anuri è di dimensioni inferiori rispetto all'Urodelo (ved. fig. 1), il minor volume cellulare e la breve durata del primo periodo larvale in teoria prevedono che i valori di densità mitotica di *Xenopus* siano almeno otto volte superiori a quelli dell'Urodelo (*Triturus*); tale previsione è in buon accordo con i valori empirici riscontrati (ved. fig. 2).