
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI
RENDICONTI

GIORGIO M. BAFFONI

**Osservazioni comparate sull'accrescimento e sullo
sviluppo del mesencefalo in Anfi**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 43 (1967), n.6, p. 608–614.*

Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1967_8_43_6_608_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 comparate sull'accrescimento e sullo sviluppo del mesencefalo in Anfibi*^(*). Nota di GIORGIO M. BAFFONI, presentata^(**) dal Socio A. STEFANELLI.

SUMMARY. — The midbrain growth of an aquatic Anuran (*Xenopus*) develops as in an Urodelan (*Triturus*): in both aquatic Amphibians the growth rate and the mitotic ratio of the midbrain are correlated and show two peaks of activity, one at the end of the embryonic life and one in the larval life, without maintaining the rate at the end of the metamorphosis as in a terrestrial Anuran (*Bufo*). Therefore the growth and the mitotic activity of the midbrain are ruled by ecological factors.

The midbrain development of the aquatic Anuran having the same features as the terrestrial one, it is suggested that the ecologic factors are unable to influence the acquired nervous functions of a phyletic group.

A seat of active morphogenesis is the ependymal crescent along the posterior pouch of the mesencephalic vesicle which supplies first the increase and thickening of the roof and then the growth of the tori semicirculari.

Il mesencefalo degli Anfibi è una delle più sviluppate vescicole encefaliche: la regione dorsale (o tetto ottico) presiede alle principali correlazioni visive, stato-acustiche ed esterocettive generali; la regione ventrale (corpo o tegmento) è costituita da centri somato-motori cefalici, ma principalmente da sistemi d'integrazione e di coordinazione motoria (cellule reticolari o tegmentali).

Tra Urodela ed Anuri, però, il mesencefalo presenta un diverso grado di sviluppo e struttura. Infatti negli adulti di Urodela il tetto ottico è una stretta e sottile lamina formata da grigio periventricolare rivestito da sostanza bianca, mentre negli adulti degli Anuri è una lamina dilatata lateralmente (lobi ottici) e più spessa, nella quale si distinguono quattro strati grigi con neuroni simili a quelli dei Rettili [1, 2], ed una maggior abbondanza di cellule trigeminali [3]. Il differenziamento dell'organo uditivo e dei nuclei cocleari rombencefalici [4, 5] determina negli Anuri un grande sviluppo dei tori semicirculari, i quali confluiscono caudalmente trasformando la zona caudale del ventricolo in acquedotto e formando un rigonfiamento dorsale ed esterno, tra lamina cerebellare e lobi ottici, detto corpo posteriore; nei tori semicirculari si esaurisce il lemnisco laterale [6].

Il corpo (o tegmento) mesencefalico degli Anuri si distingue da quello degli Urodela per la suddivisione dell'oculomotore comune in un nucleo dorso-laterale ed in un n. ventro-mediale, per la comparsa del nucleo di Bellonci [7] vicino all'emergenza del nervo oculomotore e, più caudalmente, per il diffe-

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

(**) Nella seduta del 9 dicembre 1967.

renziamento del corpo trapezoide e dell'oliva superiore [8]; anche il nucleo dell'istmo (omologo ai genicolati laterali dei Mammiferi) presenta negli Anuri un maggior sviluppo e differenziamento: esso infatti è connesso con il tetto ottico e, mediante fibre afferenti dirette e crociate, con il bulbo, il n. del trigemino, la commessura postottica ed il lemnisco laterale [9].

Alle differenze morfologiche sono associate alcune particolarità di sviluppo: infatti nel mesencefalo l'attività mitotica presenta un andamento quantitativamente e qualitativamente diverso tra un Anuro (*Bufo*) ed un Urodelo (*Triturus*) [10]; tali differenze sono state messe in rapporto con l'*habitat* delle specie esaminate (acquatico nell'Urodelo e terragnolo nell'Anuro). Onde precisare se e fino a qual punto lo sviluppo del mesencefalo fosse influenzato da fattori di altra natura, nella presente Nota saranno riferiti i risultati sulla morfogenesi e sull'attività mitotica in un Anuro che dopo la metamorfosi conserva abitudini acquatiche (*Xenopus laevis* Daudin).

In precedenti lavori ho descritto i criteri ed i metodi impiegati per queste ricerche [11, 12]. Gli stadi di sviluppo si riferiscono alla classificazione proposta da Nieuwkoop e Faber [13] per *Xenopus*, da Rossi per *Bufo* [14] e da Glücksohn per *Triturus* [15]. Nelle serie trasversali impiegate la regione mesencefalica è stata delimitata tra il piano passante per l'istmo e quello tra bordo caudale della commessura abenulare ed il tubercolo posteriore.

L'aspetto del mesencefalo al termine del periodo embrionale di *Xenopus* è più simile a quello dell'altro Anuro (*Bufo*) che a quello dell'Urodelo (*Triturus*): esso infatti presenta un ventricolo relativamente largo ed alto ed un tetto ottico esteso lateralmente e sottile, specie medialmente (lamina commesurale) e costituito da grigio rivestito da un sottile strato bianco (Tav. I, 4).

In *Xenopus* prima dell'inizio della vita larvale (stadio 45) si abbozza la formazione dello strato midollare profondo e sono migrati i primi elementi del grigio superficiale (Tav. I, 4); in *Bufo* l'inizio della stratificazione del tetto comincia più tardi (in larve di una settimana circa); sia in *Bufo* che in *Xenopus*, però, all'inizio della prometamorfosi (a stadio IX e 54 rispettivamente) la stratificazione del tetto è avvenuta: infatti in questo, oltre all'ependima, si distinguono il grigio periventricolare, profondo, centrale e superficiale (Tav. I, 5 e 8); a parte i valori assoluti di grandezza, ed in particolare lo spessore degli strati bianchi, il tetto ottico degli Anuri neometamorfosati ha la struttura che conserva nell'adulto (Tav. I, 6 e 9).

Le osservazioni dei preparati istologici, dei disegni alla camera lucida e di alcune misurazioni eseguite durante lo sviluppo, mettono in evidenza che l'accrescimento del mesencefalo di *Xenopus* presenta due periodi di maggior incremento: questi avvengono al termine del periodo embrionale e tra stadio 52 e 56 di quello larvale; i due incrementi sono caratterizzati principalmente dall'aumento di sostanza grigia (la sostanza bianca ha un accrescimento più graduale) ed in particolare da un sensibile aumento della popolazione cellulare. Da questo punto di vista l'accrescimento del mesencefalo di *Xenopus* rassomiglia a quello dell'Urodelo (*Triturus*): infatti anche in

quest'ultimo si verifica un sensibile accrescimento al termine del periodo embrionale ed un deciso incremento numerico di cellule tra stadio 53 e 58.

L'andamento dell'attività mitotica nel mesencefalo degli Anfib trova una stretta corrispondenza con le osservazioni sull'accrescimento: infatti nei due Anfib acquatici (*Xenopus* e *Triturus*) le densità mitotiche (numero di

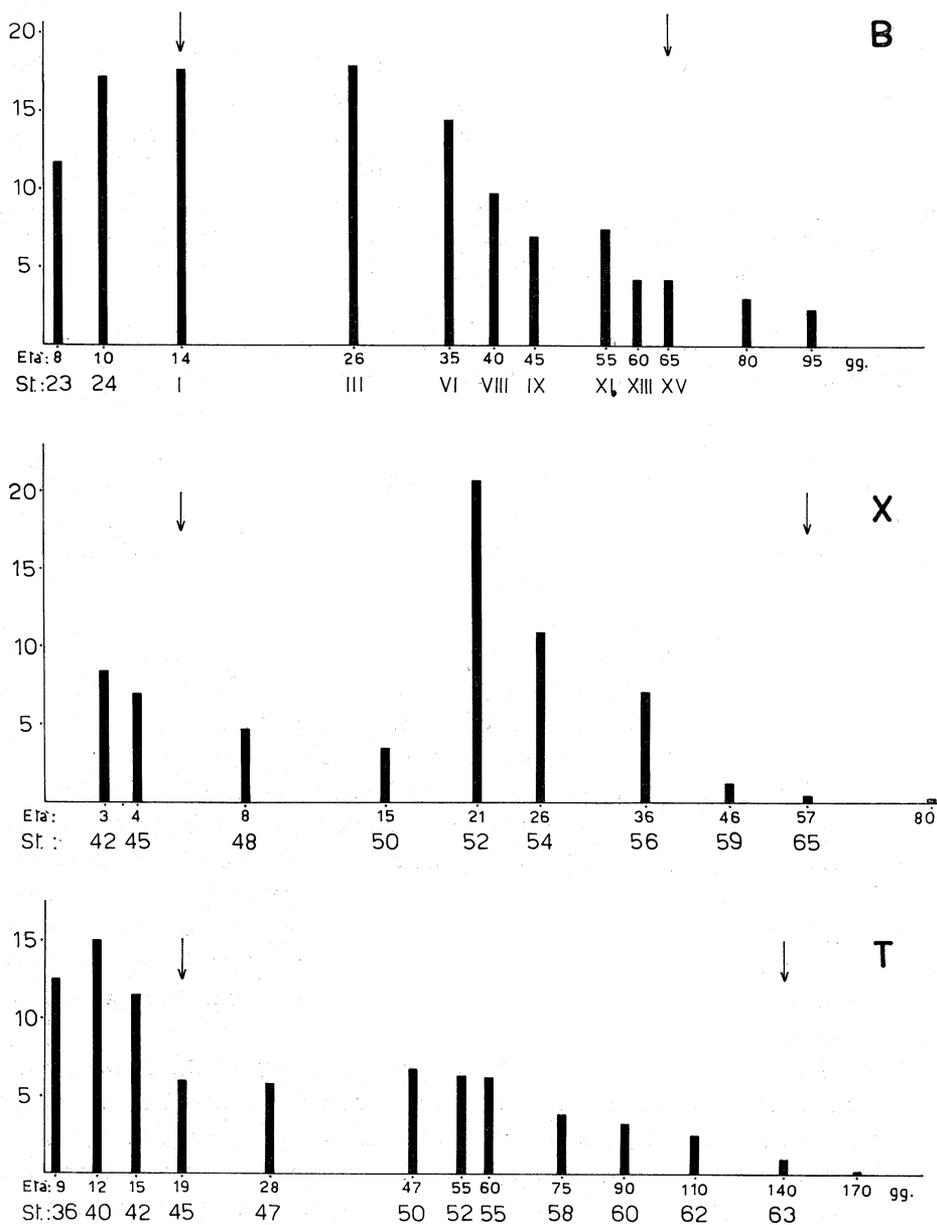


Fig. 1. - Andamento dell'attività mitotica nel mesencefalo durante lo sviluppo di *Xenopus laevis* (X) nei confronti con quello di *Bufo bufo* (B) e di *Triturus cristatus* (T).

I tempi in ascissa sono in scala logaritmica. La prima freccia (a sinistra) indica l'inizio della vita larvale e la seconda (a destra) il termine della metamorfosi.

mitosi per $dmm^2 = 0,01 \text{ mm}^2$) durante lo sviluppo variano secondo curve bimodali nelle quali il primo apice è al termine del periodo embrionale ed il secondo a metà del periodo larvale (a stadio 52)⁽¹⁾ (fig. 1). Il parallelismo tra massimi incrementi della popolazione cellulare e punte di attività mitotica conforta la validità del metodo (indiretto) impiegato per queste ricerche, poiché esso verifica empiricamente le relazioni d'interdipendenza tra moltiplicazione cellulare ed aumento numerico di cellule. Comunque l'attività mitotica del mesencefalo in *Xenopus* ha un andamento simile a quello riscontrato in *Triturus*: infatti in ambedue gli Anfibi acquatici, essa, raggiunti i massimi valori, decresce progressivamente, specie al termine della metamorfosi, mentre nell'Anuro terrestre (*Bufo*) resta sostenuta negli ultimi stadi larvali [16] (fig. 1).

TABELLA.

Stadio	Età	Piastra alare			Piastra basale		
		Emiarea	n. Mitosi	Densità	Emiarea	n. Mitosi	Densità
42	3 gg.	3,4 dmm^2	29,5	8,6	1,5 dmm^2	12	8,1
45	4	10,0	55	5,5	5,6	47	8,4
48	8	12,0	47	3,9	4,9	26,5	5,4
50	15	13,6	58,2	4,3	5,5	15	2,7
52	21	34,1	794,3	23,3	7,6	141	18,4
54	26	52,5	601,5	11,4	11,9	127	10,6
56	36	38,7	223,0	5,7	8,9	77	8,6
59	46	34,5	56,5	1,6	8,3	6,5	0,8
65	57	20,9	10,5	0,5	6,2	2	0,3
—	77	38,7	14	0,4	13,2	2	0,1

Il generale andamento dell'attività mitotica nel mesencefalo di *Xenopus* è, almeno quantitativamente, somigliante a quello verificato in altre regioni del neurasse; perciò si può ritenere che esso sia influenzato precipuamente dal generale accrescimento somatico dell'animale; va però precisato che i massimi valori di densità (a st. 52) del mesencefalo sono inferiori a quelli del midollo spinale [17] e della piastra alare del metencefalo [18], ma, dopo lo stadio 52, i valori si conservano più sostenuti che nel mielencefalo [11].

(1) Va notato che durante lo sviluppo di *Triturus* i massimi mitotici delle singole regioni del neurasse sono raggiunti ad epoche di sviluppo differenti: a st. 52 nel mesencefalo, a st. 53 nel mielencefalo, a st. 55 nel midollo ed a st. 60 nel metencefalo.

In *Xenopus*, come in *Bufo*, durante la prometamorfosi (da stadio 54 a 65) la superficie ventricolare del mesencefalo (vedi Tabella) si riduce quasi della metà; poiché questa riduzione non si accompagna a degenerazione delle cellule ventricolari, se ne deve dedurre che queste migrino nel grigio periventricolare; nonostante ciò le densità mitotiche di *Xenopus* diminuiscono, attestando una rarefazione mitotica maggiore di quella espressa dai valori di densità.

Il confronto tra i valori assoluti mitotici e quelli di densità tra piastra alare e basale indica che il tetto ottico possiede una capacità proliferativa maggiore del corpo mesencefalico; la lieve prevalenza dei valori di densità riscontrata nella piastra basale all'inizio dei periodi di rarefazione mitotica (stadio 45-48 e 56), qualora risultasse statisticamente significativa, non potrebbe indicare una particolare insensibilità della piastra basale ai fattori che influenzano l'attività proliferativa, poiché il fenomeno non si verifica in altre regioni del neurasse, neppure dove le densità mitotiche della piastra basale raggiungono punte maggiori (come nel mielencefalo [11]).

L'esame dei dati analitici sui valori assoluti e di densità mitotica del mesencefalo indica che l'attività proliferativa aumenta lungo un gradiente rostro-caudale; ciò è particolarmente evidente dall'esame dei valori della piastra alare ove le massime frequenze si rinvergono all'estremità caudali dei lobi ottici. L'esame dei preparati istologici di *Xenopus* e di *Bufo*, inoltre, ha costantemente rinvenuto una particolare accentuazione di mitosi alle due estremità laterali del ventricolo mesencefalico; questo fenomeno, che le modalità di affettamento (sezioni trasversali) non permettono di precisare quantitativamente, si verifica durante tutto lo sviluppo e diviene particolarmente evidente durante il periodo della prometamorfosi (tra stadio 54 e 65). Quanto sopra dimostra che l'accrescimento del mesencefalo negli Anfibi anuri, ed in particolare quello del tetto ottico, avviene lungo due direzioni: laterale e caudale. L'interpretazione delle osservazioni sull'attività mitotica, alla luce dei rilievi morfologici, inoltre, indica che i tori semicircolari si sviluppano durante la prometamorfosi per la spinta, in direzione ventrale, esercitata dagli elementi formati all'estremità latero-caudale del ventricolo, ove infatti il grigio periventricolare è più abbondante (Tav. I, 5, 8 e 9). Pertanto si deve ritenere che negli Anuri lo sviluppo del tetto ottico avvenga prevalentemente mediante l'attività proliferativa di una fascia semilunare di sostanza grigia disposta sui bordi della massima dilatazione trasversale e caudale del ventricolo mesencefalico: l'attività mitotica della semiluna in un primo tempo provvede principalmente allo sviluppo in superficie ed in spessore dei lobi ottici ed in un secondo tempo alla formazione dei tori semicircolari.

Va considerato che in tutti gli Anfibi l'inizio del periodo larvale è caratterizzato da una rarefazione mitotica; la flessione dei valori assoluti e relativi va ritenuta effetto delle crisi metaboliche, le quali si realizzano al trapasso dalla condizione di vita embrionale a quella larvale, in coincidenza con il cambiamento del tipo di nutrizione [19].

Infine è da sottolineare che in tutti gli Anfibi, dopo la metamorfosi, l'attività mitotica, per quanto affievolita, non si estingue completamente: ciò

ribadisce che la determinazione numerica delle cellule non è avvenuta neppure dopo la metamorfosi; essa pertanto si realizza verosimilmente solo al termine dell'accrescimento somatico. Questa considerazione e le deduzioni che derivano dall'aver riscontrato capacità rigenerative nel mesencefalo di Urodela [20] ed Anuri [21] a stadi avanzati di sviluppo, ribadiscono che il tessuto nervoso degli Anfibi, come quello degli altri Anamni [22], possiede i caratteri tipici dei tessuti che Bizzozero [23] ha denominato « ad elementi stabili » [12].

CONCLUDENDO. Il confronto tra accrescimento, morfogenesi ed andamento dell'attività proliferativa nel mesencefalo di un Anfibio anuro acquatico, e nei mesencefali di un Anuro terrestre (*Bufo*) [16] e di un Urodela acquatico (*Triturus*) [10], comporta le seguenti conclusioni:

1) l'accrescimento e le variazioni d'attività mitotica nell'Anuro acquatico in sviluppo risultano strettamente correlate poiché i massimi incrementi del primo corrispondono alle accentuazioni delle seconde;

2) l'andamento dell'accrescimento e dell'attività mitotica nell'Anuro acquatico durante lo sviluppo presenta maggiori punti di contatto con quello dell'Urodela piuttosto che con l'altro Anuro: tale rassomiglianza conferma che i due fenomeni sono regolati da quei fattori che influenzano il differenziamento degli adattamenti morfologici all'*habitat* acquatico, cioè da fattori di natura ecologica;

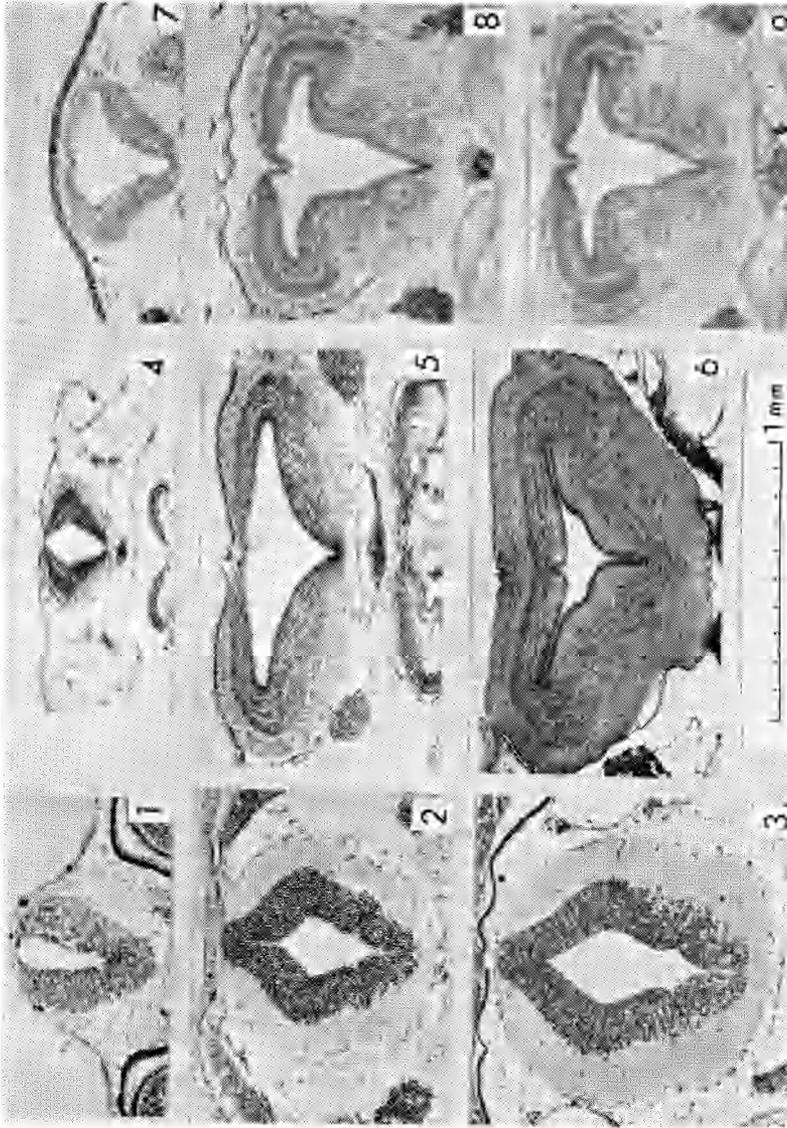
3) la morfogenesi ed alcune peculiarità d'accrescimento del mesencefalo nell'Anuro acquatico conservano aspetti comuni a quelli dell'altro Anuro: ciò va messo in rapporto con le nuove funzioni che il mesencefalo è destinato ad assolvere negli Anuri, funzioni che restano acquisite anche per le forme che hanno subito un adattamento secondario alla vita acquatica;

4) l'analisi delle densità mitotiche indica che l'attività proliferativa è maggiore nel tetto ottico che nel corpo mesencefalico; le maggiori frequenze mitotiche negli Anuri risultano localizzate in una semiluna epiteliale disposta lungo il bordo posteriore del ventricolo, alla base della volta; questa provvede inizialmente all'accrescimento laterale e caudale dei lobi ottici, quindi al loro ispessimento ed infine, durante il periodo della prometamorfosi, alla formazione dei tori semicircolari.

BIBLIOGRAFIA.

- [1] P. RAMON Y CAJAL, *Investigaciones de histología comparada en los centros ópticos de distintos Vertebrados*. Tesi, Zaragoza 1890.
- [2] E. CAPANNA, « Rend. Acc. Naz. Lincei », ser. VIII, 20, 292 (1961).
- [3] J. J. KOLLROS e V. M. McMURRAY, « J. Comp. Neurol. », 102, 47 (1955).
- [4] C. J. HERRICH, « J. Comp. Neurol. », 50, 1 (1931).
- [5] A. STEFANELLI e A. M. ZACCHEI, « Rend. Acc. Naz. Lincei », ser. VIII, 7, 358 (1949).
- [6] P. RÖTHING, « Z. mikr.-anat. Forsch. », 10, 381 (1927).
- [7] G. BELLONCI, « Z. wiss. Zool. », 47, 1 (1888).
- [8] G. HOLMES, « Trans. R. Irish Ac. », 32, 101 (1903).
- [9] O. LARSELL, « J. Comp. Neurol. », 60, 473 (1934).

-
- [10] G. M. BAFFONI, « Rend. Acc. Naz. Lincei », ser. VIII, 31, 86 (1961).
[11] G. M. BAFFONI, « Rend. Acc. Naz. Lincei », ser. VIII, 41, 574 (1966).
[12] G. M. BAFFONI, « Arch. Zool. Ital. », 51, 337 (1966).
[13] P. D. NIEUWKOOP e J. FABER, *Normal table of Xenopus laevis (Daudin)*, Amsterdam 1956.
[14] A. ROSSI, « Monit. Zool. Ital. », 66, 133 (1959).
[15] S. GLÜCKSOHN, « Roux. Arch. Entw.-mach. Org. », 125, 341 (1932).
[16] G. M. BAFFONI, « Rend. Acc. Naz. Lincei », ser. VIII, 26, 598 (1959).
[17] G. M. BAFFONI, « Rend. Acc. Naz. Lincei », ser. VIII, 41, 412 (1966).
[18] G. M. BAFFONI, « Rend. Acc. Naz. Lincei », ser. VIII, 43, 118 (1967).
[19] G. COTRONEI, « Rend. R. Acc. Naz. Lincei », ser. VI, 15, 236 (1932).
[20] J. WEISSFEILER, « Rev. Suisse Zool. », 32, 1 (1924).
[21] S. FILONI, « Rend. Acc. Naz. Lincei », ser. VIII, 37, 521 (1964).
[22] G. M. BAFFONI, « Boll. Zool. », 33, Suppl. (1967) (in corso di stampa).
[23] G. BIZZOZZERO, « Arch. Sci. Med. », 18, 245 (1893).



Aspetto del mesencefalo durante lo sviluppo di *Triturus* (a stadio 45 = 1, 58 = 2 e 63 = 3) di *Xenopus* (a stadio 45 = 4, 54 = 5 e 65 = 6) e di *Bufo* (a stadio I = 7, IX = 8 e XIV = 9).