
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI
RENDICONTI

BERNARDO FRATELLO

**Accrescimento e sviluppo dei gangli spinali dell'arto
anteriore in un Anfibio Urodelo**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 45 (1968), n.6, p. 620–625.*

Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1968_8_45_6_620_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. — *Accrescimento e sviluppo dei gangli spinali dell'arto anteriore in un Anfibio Urodelo* (*). Nota di BERNARDO FRATELLO, presentata (**) dal Socio A. STEFANELLI.

SUMMARY. — Observations on the development of the 3rd and 4th spinal nerve ganglia in an Urodelan Amphibian (*Triturus cristatus*) have been made. Increase in the cellular number, plotted against time, yields growth curves with two phases of rapid increase, i.e. in late embryonic and in late premetamorphic times. The mitotic activity rises at the beginning of the two times. The ganglionic morphological modifications during the growth have been stated.

Nel quadro di una ricerca, intesa ad analizzare comparativamente accrescimento e sviluppo del sistema nervoso periferico, ho riferito in una precedente Nota [1] sul comportamento di un ganglio viscerale, che origina da placodi [2], (ganglio cranico del IX-X nervo) in *Triturus cristatus* Laur.

In questa Nota esporrò i risultati sull'accrescimento ed il differenziamento di due gangli spinali, che originano da creste neurali e che sono di natura prevalentemente somatica, i quali raccolgono gli stimoli esteroceettivi e propriocettivi dell'arto anteriore di *Triturus*. In questo animale, pur essendo il plesso brachiale formato da 2°, 3°, 4° e 5° nervo spinale, solo 3° e 4° provvedono all'innervazione sensitiva dell'arto [3].

Ricordo che negli Anfibi Urodeli il differenziamento dei gangli spinali è stato esaminato da Levi [4], il quale, per completare le osservazioni compiute sullo sviluppo dei gangli spinali di altri Vertebrati, ha esaminato cinque larve ed un giovane adulto di *Salamandrina*, confermando che anche nello sviluppo dei gangli degli Urodeli vanno distinti tre periodi: *a*) il primo, durante la migrazione dell'abbozzo, quando il ganglio è costituito da cellule indifferenziate che si moltiplicano attivamente per mitosi; *b*) un successivo periodo caratterizzato dal differenziamento dei primi neuroblasti; *c*) un ultimo periodo nel quale i neuroblasti si trasformano in neuroni e gli elementi indifferenziati in neuroblasti che evolveranno in neuroni più piccoli.

A parte marginali osservazioni [ved.: 5, 6], l'accrescimento numerico cellulare e quello volumetrico dei gangli sono stati esaminati da Coghill [7] nei gangli del tronco e del plesso lombo-sacrale di *Ambystoma*, in stadi di sviluppo limitati al termine del periodo embrionale ed all'inizio di quello larvale, ed in larve con arti mobili. L'Autore precisa che l'accrescimento dei gangli dell'arto è maggiore rispetto a quelli del tronco, che l'accrescimento numerico prevale negli stadi più giovani mentre quello volumetrico

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

(**) Nella seduta del 14 dicembre 1968.

si attua più tardi, e che gli elementi dei gangli di ogni coppia differiscono numericamente ⁽¹⁾.

Negli embrioni di *Triturus* gli abbozzi dei gangli del 3° e 4° nervo spinale sono già evidenti a stadio 36 [8], quando compare il primo accenno dell'arto anteriore; gli abbozzi sono formati da gruppetti allungati di cellule, aderenti alla superficie laterale del tubo neurale ed orientati sul piano trasversale: le cellule hanno una morfologia simile a quella degli elementi circostanti (Tav. I, 1). Il numero delle cellule che formano gli abbozzi aumenta fino alla schiusa (stadio 40), non solo per moltiplicazione cellulare, ma anche per migrazione di nuovi elementi dal tubo neurale; questo fatto consiglia di trascurare la valutazione dei computi prima della schiusa. A stadio 40 i gangli sono ben delimitati ed alcuni dei loro elementi presentano nuclei voluminosi e simili a quelli più periferici dello strato mantellare del midollo spinale; compaiono inoltre le prime fibre della radice dorsale. Nei gangli sono presenti anche cellule con nucleo più piccolo, talora molto allungato, che vanno interpretate come « cellule interstiziali » [9] e meninge: ritengo che ad esse appartengano le piccole mitosi (4-5 μ di diametro) che si rinvergono nei gangli in sviluppo; tali elementi sono stati pertanto esclusi dai computi numerici delle cellule e delle mitosi.

L'esame dei gangli del 3° e 4° nervo spinale durante la prima metà del periodo larvale (tra stadio 45 e 55) mette in evidenza che gran parte delle cellule nervose entra in differenziamento: diminuiscono infatti le differenze tra i diametri nucleari medi delle cellule nervose più voluminose e quelli delle altre (Tav. I, 2, e 5).

Nella seconda metà del periodo larvale (tra stadio 58 e 62) i gangli passano da un orientamento sul piano trasversale ad uno obliquo, presentando la regione dorsale spostata rostralmente e quella ventrale caudalmente. Le cellule gangliari più voluminose sono localizzate rostralmente e dorso-lateralmente, e presentano in tale periodo un deciso aumento volumetrico, da attribuirsi all'estendersi del territorio di innervazione conseguente al notevole accrescimento dell'arto.

Negli animali in metamorfosi (stadio 62) le grosse cellule gangliari sono organizzate in « nidi di cellule », ed attorno ai neuroni più voluminosi compaiono le prime cellule satelliti (Tav. I, 3 e 6).

Nei gangli dell'adulto (lunghezza cm. 12) la morfologia cellulare resta simile a quella osservata alla metamorfosi; però i neuroni più voluminosi sono presenti anche nella zona centrale del ganglio ed attorno ad essi aumentano le cellule satelliti. I nidi cellulari osservati alla metamorfosi scompaiono e nel ganglio resta solo una sommaria distinzione di gruppi cellulari divisi da fasci di fibre (Tav. I, 4 e 7); a differenza di quanto osservato in *Salamandrina* da Levi [4], ove i « nidi cellulari » si conservano nell'adulto, in *Triturus* essi sono invece transitori, come avviene negli altri Vertebrati [4].

(1) Rimando alla Nota precedente [1] per i dettagli della tecnica e dei criteri adottati.

Nell'Urodelo (*Triturus*) le cellule gangliari presentano nuclei di differente grandezza durante tutto lo sviluppo e nell'adulto; questo comportamento diversifica da quello osservato da Taylor [10] ed Hughes e Tschumi [11] negli Anuri, ove i nuclei delle cellule gangliari degli arti presentano la peculiarità di raggiungere uguali dimensioni prima del termine dello sviluppo larvale. Inoltre durante lo sviluppo dei gangli dell'arto non ho mai osservato nuclei picnotici simili a quelli descritti negli Anfibi Anuri [9, 12].

Nei gangli del 3° nervo spinale sono presenti alla schiusa in media 80 cellule nervose ed alla metamorfosi 2100 circa; nei gangli del 4° nervo spinale alla schiusa sono presenti in media 55 cellule nervose ed alla metamorfosi 1900 circa (ved. Tabella). Ne consegue che il ganglio del 3° nervo ha un accrescimento numerico inferiore (26 volte il numero iniziale di cellule) rispetto al 4° (35 volte); l'esame dei dati analitici dimostra che tale differenza è dovuta solo alla diversa consistenza numerica iniziale dei due gangli, e che essa si livella a partire dal termine del periodo embrionale (stadio 45). Infatti durante il periodo larvale l'aumento numerico delle cellule procede di pari passo nei due gangli (ved. Tabella).

TABELLA.

STADIO	NUMERO GANGLI	GANGLI DEL 3° NERVO SPINALE				GANGLI DEL 4° NERVO SPINALE			
		N. cellule	Media	Mitosi	Densità mitotica	N. cellule	Media	Mitosi	Densità mitotica
40	8	323	81	5	15,47	213	53	9	42,25
45	4	453	226	9	19,86	504	252	5	9,92
48	8	1037	259	1	0,96	962	240	5	5,19
50	8	1165	291	2	1,71	1351	338	3	2,22
53	8	2551	637	14	5,48	2592	648	17	6,55
55	8	3521	880	16	4,54	3159	789	34	10,76
58	12	4246	707	6	1,41	5498	916	8	1,45
62	8	8497	2124	0	—	7470	1867	1	0,13
Adulto	4	2425	1212	0	—	2640	1320	0	—

Nel corso dello sviluppo di *Triturus* il numero delle cellule nervose nei gangli del 3° e 4° nervo spinale aumenta continuamente, con due fasi di maggiore incremento, rispettivamente al termine del periodo embrionale (stadi 40-45) e di quello larvale (stadi 50-62); l'aumento numerico delle cellule gangliari all'inizio del periodo larvale è invece modesto. Questi fatti sono evidenti dall'interpretazione della curva, espressa in coordinate logarit-

miche (fig. 1), che risulta costituita da tre segmenti di retta, di cui i due più inclinati corrispondono ai periodi di maggiore incremento numerico della curva di accrescimento (curva a doppio S).

L'attività mitotica nei gangli del 3° e 4° nervo spinale di *Triturus* è presente in tutti gli stadi di sviluppo fino alla metamorfosi. L'esame dei valori assoluti mostra che, a metà del periodo larvale (stadio 53-55), vi è una accentuazione preceduta e seguita da valori più bassi.

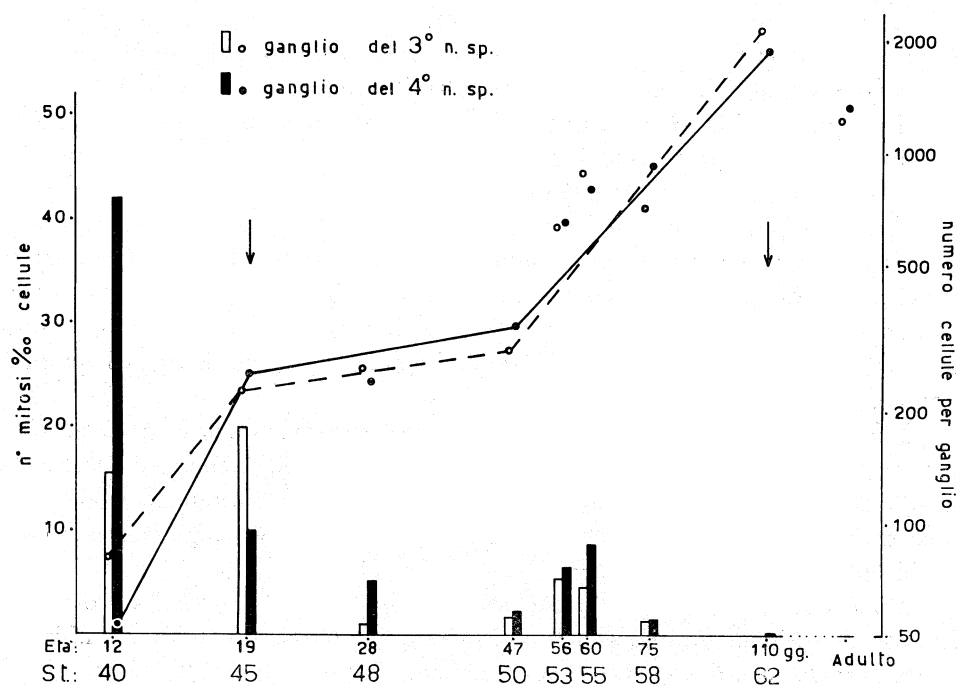


Fig. 1. - Andamento dell'accrescimento numerico cellulare (linee) e dell'attività mitotica (istogrammi) nei gangli spinali dell'arto anteriore durante lo sviluppo.

I tempi in ascissa sono in scala logaritmica; sulle ordinate (a sinistra) i valori delle densità mitotiche (in scala metrica), (a destra) il numero medio di cellule per ganglio (in scala logaritmica). La prima freccia (a sinistra) indica l'inizio del periodo larvale e la seconda (a destra) la metamorfosi.

Per quanto i neuroblasti perdano la capacità proliferativa, cosicché solo una frazione delle cellule gangliari è in grado di moltiplicarsi, ritengo che le densità mitotiche (numero di mitosi per 1000 cellule nervose) siano gli indici più sensibili per esprimere l'andamento dell'attività mitotica nei gangli in sviluppo. I massimi valori di densità mitotica si verificano al termine del periodo embrionale e non nel periodo larvale (v. valori assoluti). Ciò è dovuto al rapido incremento numerico della popolazione cellulare dei due gangli che si realizza nel periodo embrionale. Va sottolineato in proposito che a stadio 40 la densità mitotica nel ganglio del 4° nervo è maggiore di quella del 3° nervo; ciò spiega come, al termine della vita embrionale, le differenze iniziali tra le popolazioni dei due gangli risultino livellate (ved.: Tabella).

All'inizio del periodo larvale l'attività mitotica decresce (fino a stadio 50), riprende quota negli ultimi stadi della premetamorfosi (stadi 53-58) e si abbassa di nuovo (stadio 58) senza peraltro annullarsi alla metamorfosi. Come è stato dimostrato a proposito del ganglio del IX-X nervo cranico [1], anche nei due gangli spinali esiste una stretta correlazione tra accrescimento numerico ed attività mitotica, poiché le crisi mitotiche si verificano in quegli stadi di sviluppo nei quali iniziano i due maggiori incrementi della popolazione cellulare.

L'andamento delle curve di accrescimento numerico e di attività mitotica dei gangli spinali dell'arto anteriore è simile a quello del ganglio del IX-X nervo cranico [1], ma in questo l'attività mitotica presenta i massimi valori nel periodo larvale ed è ancora sostenuta all'inizio della prometamorfosi (stadio 58); questo fatto può interpretarsi come dovuto alla formazione dei nuovi apparati che si differenziano al termine del periodo larvale e che rappresentano la più importante area d'innervazione del ganglio cranico.

Cellule nervose con nuclei voluminosi si osservano fin dai primi stadi di sviluppo nel ganglio cranico e nei due gangli spinali: in questi ultimi, però, esse sono meno frequenti, almeno negli stadi iniziali dello sviluppo, e non presentano quell'ordinata differenziazione zonale che si realizza nel ganglio cranico.

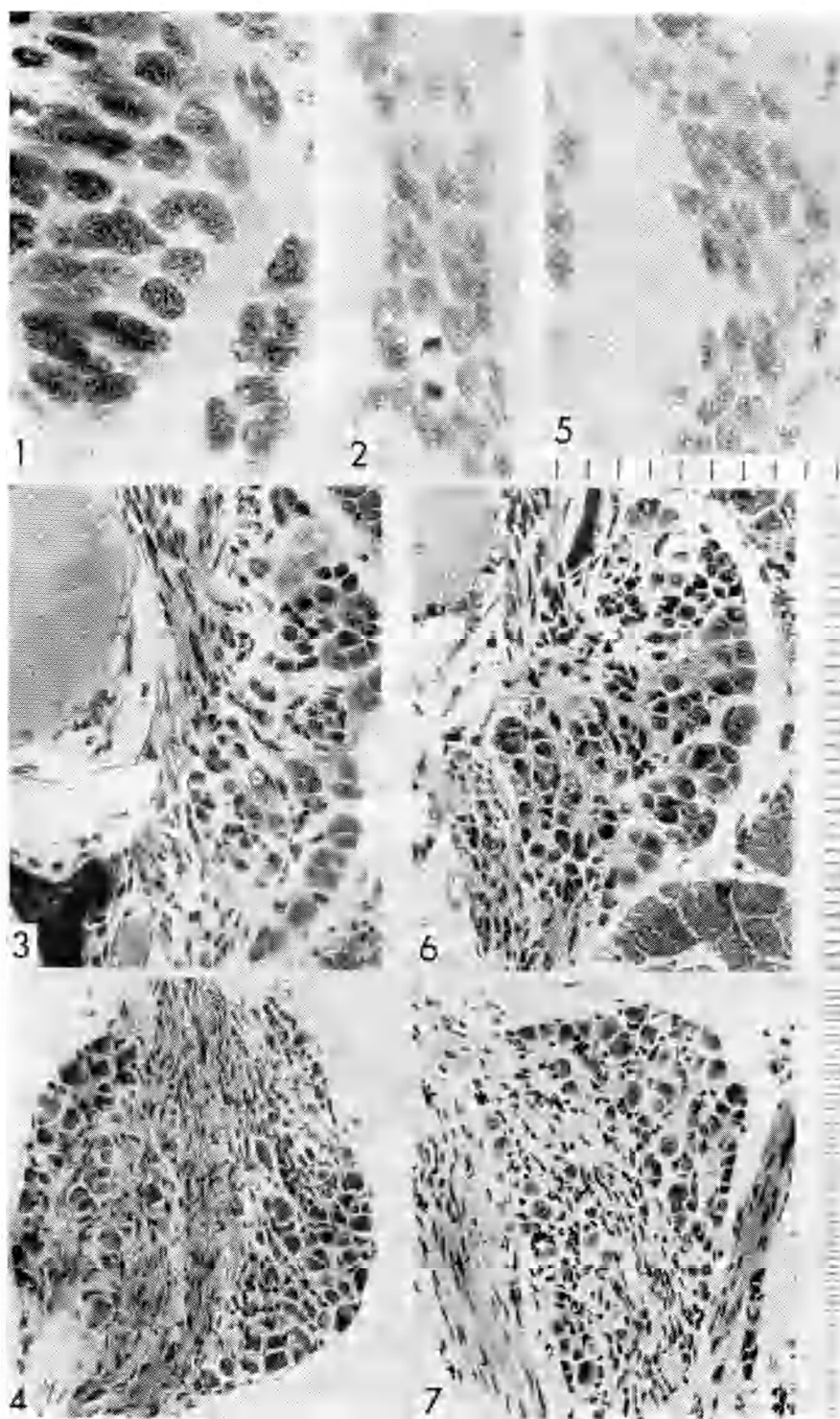
L'andamento delle densità mitotiche nei gangli dell'arto di *Triturus*, per quanto calcolato con criteri differenti, è molto simile anche a quello osservato nel midollo spinale dello stesso animale [13]; ciò può indicare che l'accrescimento del sistema nervoso periferico è regolato dagli stessi fattori del sistema nervoso centrale.

Nonostante la diversità di metodi e stadi impiegati, i risultati ottenuti durante il periodo embrionale di *Triturus* confermano quelli di Coghill [7] in *Ambystoma*; però i dati sull'accrescimento numerico e sull'attività mitotica di *Triturus* hanno messo in evidenza una seconda accentuazione proliferativa nel periodo larvale.

Nell'adulto di *Triturus* il numero dei neuroni gangliari risulta minore di quello degli animali in metamorfosi (stadio 62) nonostante che in questi l'attività mitotica non sia esaurita. Osservazioni in corso preciseranno se tale riduzione sia da attribuirsi alla scomparsa di neuroni a ciclo larvale [14].

BIBLIOGRAFIA.

- [1] B. FRATELLO, « Rend. Acc. Naz. Lincei », ser. VIII, 39, 577 (1965).
- [2] P. CHIBON, « J. Embryol. exp. Morph. », 18, 343 (1967).
- [3] C. I. VAN DER HORST, in L. BOLK, E. COPPERT, E. KALLIUS, W. LUBOSCH, *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere* (Urban u. Schwarzenberg, Berlin, 1934).
- [4] G. LEVI, « Arch. it. anat. embriol. », 7 (Suppl. 1), 1 (1908).
- [5] S. R. DETWILER, « Am. J. Anat. », 61, 63 (1937).
- [6] H. E. LEHMAN e L. M. YOUNGS, « J. exp. Zool. », 121, 419 (1952).
- [7] G. E. COGHILL, « J. comp. Neurol. », 64, 135 (1936).



- [8] S. GLÜCKSOHN, « W. Roux' Arch. Entw.-mech. Organ. », 125, 341 (1932).
- [9] M. C. PRESTIGE, « J. Embryol. exp. Morph. », 13, 63 (1965).
- [10] A. C. TAYLOR, « Anat. Rec. », 87, 379 (1943).
- [11] A. HUGHES e P. A. TSCHUMI, « J. Anat. », 92, 498 (1958).
- [12] M. ERNST, « Z. ges. Anat. I., Z. Anat. Entw. Gesch. », 79, 228 (1926).
- [13] G. M. BAFFONI, « Rend. Acc. Naz. Lincei », ser. VIII, 30, 802 (1961).
- [14] A. STEFANELLI, « Rend. Acc. Naz. Lincei », ser. VIII, 10, 159 (1951).

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA

Sviluppo dei gangli dell'arto anteriore di un Urodelo (*Triturus cristatus*): sezioni trasversali dei gangli del 3° (1-4) e del 4° (5-7) nervo spinale a stadio 36 (1), all'inizio (2 e 5) ed al termine (3 e 6) del periodo larvale, nell'adulto (4 e 7).

(Ogni intervallo della scala in calce = 10 μ).