ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI

CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

RENDICONTI

PIERRE CLAIRAMBAULT, ERNESTO CAPANNA

Aspetti della neuroistogenesi del Pallio telencefalico in due Rànidi

Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. **48** (1970), n.6, p. 727–732. Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1970_8_48_6_727_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/

Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali. Rendiconti, Accademia Nazionale dei Lincei, 1970.

Biologia. — Aspetti della neuroistogenesi del Pallio telencefalico in due Rànidi. Nota di PIERRE CLAIRAMBAULT^(*) ed ERNESTO CA-PANNA^(**), presentata^(***) dal Socio A. STEFANELLI.

SUMMARY. — The histogenesis in the Pallium of *Rana pipiens* and *Rana catesbeiana* was investigated by Golgi-Cox method at premetamorphic stages X, XIV, XVII according to Taylor and Kollros. It was possible to detect already at stage X a high degree of differentiation as revealed by the presence of all the neurons usually found in adult and of complex neuropiles. As for the mechanism of the differentiation the AA. consider the « intermediate » type of neuroblast as one developmental stage between the lophodendritic neuroblast on one hand and the bipolar, multipolar and intermediate neurons on the other hand (see fig. 2 for explanation).

Da diversi anni gli Autori della presente Nota hanno condotto una accurata indagine sull'Istologia telencefalica degli Anuri (Capanna 1961 [1], 1962 [2], 1964 [3], 1969 [4]; Capanna e Aita 1963 [5]; Clairambault e Derer 1968 [6]; Clairambault e Capanna 1968 [7], 1969 [8]) ed in particolare si sono occupati della caratterizzazione dei tipi neuronali quivi riscontrati. Tale indagine ha fatto emergere alcuni problemi che per una adeguata interpretazione esigevano una indagine embriologica intesa a palesare le figure dell'istogenesi dei neuroni telencefalici.

Infatti in una nostra precedente Nota, pubblicata su questi stessi Rendiconti (Clairambault e Capanna 1968 [7]), avevamo posto in risalto un tipo neuronale, da noi indicato come *intermedio* per la sua morfologia intermedia tra i due tipi neuronali bipolare e piriforme. In quella circonstanza proponemmo, in via di ipotesi, che tale forma fosse da ritenersi anche ontogeneticamente intermedia tra le stesse morfologie sopra dette. Questa ipotesi nasceva dalla considerazione che la forma lofondendritica (neuroni piriformi) è caratteristica dei neuroblasti telencefali dei vertebrati superiori (Poliakov 1966 [9]) e tutto lascia supporre che tale circostanza fosse comune anche agli Anfibi, mentre i neuroni bipolari, per la loro posizione superficiale negli strati palliali e per il loro chiaro significato associativo sono interpretati come neuroni più recenti sia dal punto di vista ontogenetico che da quello filetico. Tale ipotesi imponeva pertanto una diretta verifica mediante lo studio di impregnazioni nere tipo Golgi di encefali di larve di Anuri a vari stadi di morfogenesi.

Un altro problema riguarda la migrazione dei neuroblasi telencefalici nel corso dell'istogenesi. È noto infatti che recentemente Berry e collaboratori (Berry e Eayrs 1964 [10]; Berry e Rogers 1965 [11], 1966 [12]) hanno sostenuto una migrazione apparentemente retrograda dei neuroblasti neocorticali dei Mammiferi. Questi Autori osservano che i neuroblasti primi a migrare dalla

57. - RENDICONTI 1970, Vol. XLVIII, fasc. 6.

^(*) Laboratoire d'Anatomie Comparée de la Faculté des Sciences - Paris.

^(**) Istituto di Anatomia Comparata dell'Università di Roma.

^(***) Nella seduta del 13 giugno 1970.

zona matrice ventricolare sono quelli che si differenzieranno negli strati più profondi della corteccia mentre gli ultimi migrati daranno origine ai neuroni più superficiali; tali vedute contrastano con quanto classicamente considerato (Vignal 1888 [13], Tilney 1933 [14]; Noback e Purpura 1961 [15]; Taber 1964 [16]; Humphrey 1965 [17]; Poliakov 1966 [9]) e cioè che i neuroni neocorticali più superficiali siano quelli che prima hanno iniziato la loro migrazione istogenetica partendo dalla zona matrice ependimale.

Lo studio delle figure di una impregnazione alla Golgi di encefali larvali avrebbe potuto suggerire se l'ipotesi di Berry fosse da ritenersi valida anche negli Anuri, nei quali i processi corticogenetici, soprattutto nell'area Archipalliale, sono agli albori di una prospettiva filetica (Capanna 1969 [4]).

Le serie di preparati studiate per la presente Nota si riferiscono a *Rana catesbeiana* Shaw ed a *Rana pipiens* Schreiber agli stadi X, XIV e XVII delle tavole di Taylor e Kollros [18], vale a dire all'inizio, alla metà ed al termine del periodo premetamorfico. Le serie sono state trattate secondo il metodo di impregazione nera di Golgi-Cox.

Possiamo così riassumere i risultati delle presenti osservazioni:

A – Archipallio. In quest'area telencefalica, nella zona più anteriore, in larve già a partire dallo stadio X si possono osservare forme neuronali di tipo piriforme ed intermedio, questi ultimi localizzati negli strati mediani della parete telencefalica (Tav. I, fig. 1) e sono molto più numerosi di quanto non possano essere individuati nell'adulto. Rare sono le cellule multipolari, mentre non abbiamo potuto osservare mai in questa area telencefalica cellule bipolari. A livelli medi e posteriori nell'Archipallio, che nel periodo premetamorfico è ancora modicamente sviluppato (vedi Clairambault 1969 [19]), si osservano numerosi elementi di tipo piriforme (Tav. I, fig. 2) talora con forme vicine a quelle del tipo intermedio, soprattutto nei preparati ottenuti da larve molto giovani (vedi Tav. I, fig. 3: Rana catesbeiana stadio X). A stadio XVII si osservano anche cellule multipolari, piriformi ben definite e rare cellule bipolari giacenti nel piano orizzontale (frontale) con lunghi assi dendritici disposti dall'avanti all'indietro.

B - Paleopallio. È possibile già allo stadio X riconoscere nell'area di pertinenza paleopalliale una regione dorsale ed una laterale; i tipi neuronali sono tuttavia gli stessi nelle due regioni, vale a dire si osservano cellule piriformi (fig. 1 c), multipolari (fig. 1 a) ed intermedie (fig. 1 b). La circostanza che fa tuttavia maggior spicco è la presenza, soprattutto nella regione dorsale del paleopallio, in quella stessa regione ove sono abbondanti nell'adulto, di neuroni bipolari orientati nel piano trasverso (Tav. I fig. 4; Tav. II, fig. 7). La posizione di questi neuroni non è tuttavia così superficiale come nell'adulto, ma appaiono localizzate negli strati medi della parete paleopalliale. Negli strati immediatamente sottostanti si riconoscono invece cellule intermedie e multipolari, mentre più profondamente sono situate cellule piriformi. Questa ripartizione spaziale dei tipi neuronali è ancor meglio evidente a stadi larvali molto precoci (stadio X – Tav. I fig. 4).

[137] P. CLAIRAMBAULT e E. CAPANNA, Aspetti della neuroistogenesi, ecc.

C - Neuropilo dorsale anteriore. Clairambault e Derer (1968 [6]) identificarono, giusto al limite tra nucleo olfattorio anteriore ed area palliale anteriore, una zona neuropilare situata affatto dorsalmente nell'emisfero, nel quale convergono le fibre olfattorie secondarie, sortite dal bulbo e dal nucleo olfattorio anteriore, ed i dendriti dei neuroni palliali. Tale neuropilo dorsale anteriore già si osserva in giovani larve allo stadio X (Tav. II fig. 8) ove è possibile visualizzare, nella fitta rete di fibre, neuroni multipolari e bipolari, situati questi ultimi nel piano trasversale ed alquanto profondamente.



Fig. 1. – Tipi neuronali nel Paleopallio di *Rana catesbeiana*, larva allo stadio X – metodo di Golgi–Cox. a = multipolare, b = intermedio, c = piriforme.

L'istogenesi telencefalica appare dunque nelle aree palliali notevolmente avanti nel suo processo già in età larvali molto precoci, età nelle quali la morfogenesi del neurasse è ben lungi dall'essere ultimata. Infatti durante stadi premetamorfici, che vanno dal X al XVII e che son quelli esaminati nel presente studio, l'attività proliferativa del neurasse in sede telencefalica è ancora molto intensa. I dati di Baffoni (1968 [20]), riferiti però ad Anuri differenti da quelli da noi studiati (*Bufo* e *Xenopus*), mostrano che all'inizio del periodo prematamorfico l'attività mitotica conserva valori di indice assai vicini a massimi raggiunti. Rilevante dunque il fatto di osservare accanto a fenomeni che indicano immaturità morfogenetica (elevato indice mitotico) forme neuronali chiaramente riferibili ad elementi aventi terminata la loro istiogenesi (neuroni bipolari, neuroni piriformi con dendriti spinosi, ecc.) e complesse formazioni neuropilari. Va in vero ricordato che l'encefalo delle larve degli Anfibi è peculiare proprio per essere una struttura ove coesistono elementi differenziati per le funzionalità proprie della larva (neuroni larvali, Stefanelli 1951–55–57 [21, 22, 23] assieme alle figure del differenziamento di quei neuroni che esplicheranno le loro attività nervose nel periodo post-metamorfico. Non è superfluo ricordare che il precoce differenziamento di neuroni larvali è negli Anuri fenomeno non raro; si veda ad esempio il caso del neurone mauthneriano che già alla schiusa ha ultimato il suo ciclo neuroistiogenetico. (Stefanelli 1942 [24], 1951 [25]).

Il tipo cellulare intermedio risulta dalle presenti osservazioni molto più frequente di quanto non sia nell'adulto; ciò avvalora l'interpretazione data a questa forma neuronale, già accennata in un nostro precedente contributo



Fig. 2. - Schema delle figure del differenziamento dei neuroni palliali.
 r = Neuroblasta lofodendritico; 2 = Neurone piriforme; 3 = Neuroblasta intermedio; 4 = Neurone intermedio; 5 = Neurone bipolare; 6 = Neurone multipolare.

(Clairambault e Capanna, 1968 [7]), quale stadio istiogenetico intermedio tra la forma lofodendritica del neuroblasta e quelle differenziate verso la forma neuronale bipolare ed anche multipolare. A partire da neuroblasti intermedi si deve tuttavia ritenere che si vengano a differenziare anche quei neuroni di eguale morfologia che si incontrano nei differenti quadranti telencefalici a morfogenesi ed istogenesi ultimata. Nella fig. 2 è proposto uno schema della neuroistogenesi palliale negli Anuri come viene da noi ipotetizzata sulla base delle presenti osservazioni sui Rànidi.

Per quanto poi attiene al fenomeno della *migrazione* di neuroblasti nel corso della neuroistogenesi palliale, la presenza a livelli ancora profondi di neuroni che nell'adulto caratterizzano gli strati più superficiali della parete palliale proverebbe dunque che agli stadi fin ora indagati (Stadio XVII) la migrazione avviene solo in senso centrifugo e non è ancora ultimata. Osservazioni in corso condotte da uno di noi (Capanna e Buongiorno-Nardelli, dati non pubblicati) con l'uso di precursori radioattivi del DNA (Timidina-H³) su *Xenopus laevis* confermano questo dato.

Un'ultima considerazione emerge dalla presenza a precoci stadi morfogenetici (stadio X) di evidenze morfologiche di associazioni funzionali; è infatti da sottolineare che mentre nell'area paleopalliale sono presenti elementi bipolari associativi per una associazione tra archi– e paleopallio, e ciò tanto nella regione media e posteriore quanto nell'area del neuropilo dorsale anteriore, nell'archipallio l'associazione è limitata all'ambito del primordio archipalliale stesso per mezzo di elementi bipolari disposti in direzione antero-posteriore.

In conclusione i dati emersi dalle presenti osservazioni sulla neuroistogenesi palliale in due Rànidi mettono in risalto l'alto grado di differenziamento raggiunto dalla citoarchitettonica palliale già all'inizio dello stadio premetamorfico, come dimostrano la presenza di tutti i tipi neuronali caratteristici dell'adulto, l'organizzazione di alcuni neuropili e la presenza di sistemi associativi latero-mediali (paleopallio) ed antero-posteriori (archipallio).

Per quanto attiene alle figure della neuroistogenesi palliale riteniamo che il tipo intermedio possa essere considerato una forma di passaggio tra il neuroblasta lofodendritico ed i neuroni tanto intermedi stessi che bipolari e multipolari.

BIBLIOGRAFIA.

- E. CAPANNA, L'Istologia dei Primordi palliali degli Anfibi anuri. Nota I: L'area dorso laterale del Rospo « Rend. Acc. Naz. Lincei », Ser. VIII, 31, 498-503 (1961).
- [2] ID., L'Istologia dei Primordi palliali degli Anfibi anuri. Nota II: Il Primordio ippocampale del Rospo. « Rend. Acc. Naz. Lincei », Ser. VIII, 32, 258–263 (1962).
- [3] ID., L'Istologia dei Primordi palliali degli Anfibi Anuri. Nota IV: Il pallio della Bombina dello Xenopus e della Pipa. «Rend. Acc. Naz. Lincei», Ser. VIII, 35, 621–625 (1964).
- [4] ID., Considerazioni sul Telencefalo degli Anfibi. «Atti Acc. Naz. Lincei Memorie », Ser. VIII, 9, 55-82 (1969).
- [5] CAPANNA e M. AITA, L'Istologia dei Primordi palliali degli Anfibi Anuri Nota IV: Il pallio della Rana, «Rend. Acc. Naz. Lincei», Ser. VIII, 33, 340–346 (1963).
- [6] P. CLAIRAMBAULT e P. DERER, Contributions à l'étude architectonique du Télencéphale des Ranides. « J. f. Hirnforsch. », 10, 123–172 (1968).
- [7] P. CLAIRAMBAULT e E. CAPANNA, L'Istologia del Nucleus lateralis Septi degli anfibi anuri, « Rend. Acc. Naz. Lincei », Ser. VIII, 45, (1968).
- [8] ID., ID., Osservazioni sull'Istologia del Nucleo Mediale del Setto in differenti anfibi anuri. « Rend. Acc. Naz. Lincei », Ser. VIII, 47, 126–129 (1969).
- [9] G. I. POLIAKOV, Embryonal and postembryonal development of the humance rebral cortex. In: R. HASSLER and H. STEPHAN, Evolution of the Forebrain, 249-258 (G. Thieme Verlag, Stutgart 1966).
- [10] M. BERRY e J. T. EAYRS, The pattern of Cell migration during cortical histogenesis.
 « Nature », 203, 591-593 (1964).
- [11] M. BERRY e A. W. ROGERS, The migration of neuroblast in the developing cerebral cortex.
 « J. Anat. », 99, 691-709 (1965).
- [12] ID. e ID., Histogenesis of Mammalian Neocortex. In: R. HASSLER and H. STEPHAN Evolution of the Forebrain, 197–205 (G. Thieme Verlag, Stuttgart 1966).

- [13] W. VIGNAL, Recherches sur le développement des éléments des couches corticales du cerveau et du cervelet chez l'homme et les Mammifères. «Arch. Physiol. Norm. Path. », 4, 228–254 (1888).
- [14] F. TILNEY, Behaviour and its relation to the development of the brain. Part. II: Correlation between the development of the brain and behaviour in the albino rat from embryonic state to maturity. «Bull. Neur. Inst. N. Y.», 3, 252–358 (1933).
- [15] C. R. NOBACK e D. P. PURPURA, Postnatal ontogenesis of cat neocortex « J. Comp. Neurol. », 117, 291-308 (1961).
- [16] E. TABER, Histogenesis of brain stem neurons studied autoradiographically with thymidine H³ in the mouse. «Anat. Rec. », 148, 344 (1964).
- [17] T. HUMPHREY, The development of the human hippocampal formation, correlated with some aspect in its phylogenetic history. In: R. HASSLER and H. STEPAN: Evolution of Forebrain. 104–116 (G. Thiene Verlag, Stuttgart 1966).
- [18] A. C. TAYLOR e J. KOLLROS, Stages in the normal development of Rana pipiens larvae. «Anat. Rec.», 94, 7-23 (1946).
- [19] P. CLAIRAMBAULT, Etude architectonique du Télencéphale de Rana pipiens en début de métamorphose. « J. f. Hirnforsch.» II, 203–225 (1969).
- [20] G. M. BAFFONI, Osservazioni comparate sull'accrescimento e lo sviluppo del proencefalo di un Anfibio anuro acquatico (Xenopus laevis Daudin). « Rend. Acc. Naz. Lincei », Ser. VIII, 45, 76–83 (1968).
- [21] A. STEFANELLI, Ciclo vitale e citomorfosi delle cellule nervose dei Vertebrati. « Rend. Acc. Naz. Lincei », Ser. VIII, 10, 159–164 (1951).
- [22] ID., Differenziamento ed evoluzione dei Neuroni. « Scientia », 90 200-205 (1955).
- [23] ID., Nuovi aspetti e considerazioni sulla citomorfosi delle cellule nervose. « Ricerca Scientifica » 25, 2778–2795 (1955).
- [24] ID., I fenomeni della determinazione, della regolazione e del differenziamento del sistema nervoso. «Atti Acc. Naz. Lincei – Memorie », Ser. VIII, 1, 27–114 (1947).
- [25] ID., The Mauthnerian apparatus in the Ichtyopsida; its nature and function and correlated problems of Neurohistogenesis. «Quart. Rev. Biol.» 26, 17–34 (1951).

SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE I-II

TAVOLA I.

- Fig. 1. Forme « intermedie » nell'Archipallio anteriore di Rana catesbeiana stadio XVII.
- Fig. 2. Vista generale dell'area palliale in *Rana catesbeiana* allo stadio X. Notare nella parte archipalliale (Ap) un ben differenziato neurone piriforme.
- Fig. 3. Area palliale in *Rana catesbeiana* allo stadio X. Notare numerose forme lofodendritiche con pochi assi dendritici e forme intermedie.
- Fig. 4. Paleopallio di *Rana catesbeiana* stadio X ove sono identificabili alcune figure caratteristiche dell'Istiogenesi palliale. 1 = forma lofodendritica con due assi dendritici disposti a V molto stretto; 2 = Forme intermedie; 3 = Forma multipolare; 4 = Forma bipolare; 5 = Forma piriforme.
- Fig. 5. Forme intermedie e bipolari nella regione dorsale del paleopallio di *Rana cate-sbeiana* a stadio X.

TAVOLA II.

- Fig. 6. Sezione frontale dell'archipallio di Rana pipiens stadio XIV.
- Fig. 7. Vista generale in sezione trasversale dell'area palliale di *Rana catesbeiana* stadio X; notare negli strati alquanto superficiali cellule bipolari.
- Fig. 8. Un neurone multipolare nel neuropilo dorsale anteriore di *Rana catesbeiana* allo stadio X.

mat. e nat. - Vol. XLVIII.

Acc. Lincei - Rend. d. Cl. di Sc. fis., P. CLAIRAMBAULT ed E. CAPANNA - Aspetti della neuroistogenesi, ecc. - TAV. I.



Acc. Lincei – Rend. d. Cl. di Sc. fis., mat. e nat. – Vol. XLVIII. P. CLAIRAMBAULT ed E. CAPANNA – Aspetti della neuroistogenesi, ecc. – TAV. II.

