

---

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

---

ENZO OTTAVIANI

**Il differenziamento dei neuroni trigeminali  
mesencefalici durante lo sviluppo di un Anfibio  
urodelo**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,  
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 54 (1973), n.1, p. 162–167.*  
Accademia Nazionale dei Lincei

[http://www.bdim.eu/item?id=RLINA\\_1973\\_8\\_54\\_1\\_162\\_0](http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1973_8_54_1_162_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 differenziamento dei neuroni trigeminali mesencefalici durante lo sviluppo di un Anfibio urodelo* (\*). Nota di ENZO OTTAVIANI, presentata (\*\*) dal Socio A. STEFANELLI.

SUMMARY. — The first cells of the mesencephalic trigeminal nucleus appear in the embryonal period (stage 38) of an Urodelan Amphibian (*Triturus cristatus carnifex*). The number of these neurons increases during the larval period but also after metamorphosis, reaching nearly 150 cells in the adults.

The growth of these neurons (cellular body and nucleus) is described.

The mesencephalic trigeminal neurons are scattered in the dorsal half of the mesencephalon; in the embryonal stages most of them are located in the superficial griseum of the walls; in the first larval stages most of them line the ventricular epithelium and in the last larval stages are mostly found near to the medial line of the mesencephalic roof.

Deiters [1] ha descritto i grossi corpi cellulari che nel tetto ottico dei Mammiferi si distinguono dai circostanti per maggiori dimensioni e forma unipolare. Maynert [2] ha sostenuto per primo la natura trigeminale di questi neuroni; Foler [3], Duval [4], Huguenin [5] e successivi osservatori hanno accettato tale interpretazione.

I neuroni del nucleo mesencefalico del V (*n. m. V*) nei Vertebrati costituiscono un centro propriocettivo per la muscolatura mandibolare, e forse per altri campi di innervazione [6, 7, 8]. Essi per l'origine da creste neurali [9, 10] e per la peculiare morfologia sono stati interpretati come neuroni gangliari [9] ed omologati a quelli intraspinali del midollo di Anamni, meglio conosciuti come cellule di Rohon-Beard [9, 11].

Nell'ambito delle ricerche in corso nel nostro Istituto sul differenziamento dei neuroni gangliari intraspinali negli Anamni, ho seguito il comportamento delle cellule del *n. m. V* durante lo sviluppo di un Anfibio urodelo.

Le cellule del *n. m. V* negli Anfibi sono localizzate nella porzione frontale del tetto ottico, dove sono rare nella zona caudale ed occupano una posizione relativamente laterale [6, 9, 12]. Nella Rana, Larsell [13] ha osservato alcune cellule nel velo, ma ha considerato questa posizione aberrante.

Johnston [9], nel Rospo, ha riscontrato che nella parte anteriore del tetto le cellule sono disposte in due gruppi laterali congiunti da un gruppo mediale.

Uno studio accurato su questi neuroni durante lo sviluppo di Rana è stato condotto da Kollros e McMurray [14].

Negli Anfibi urodela i corpi cellulari del *n. m. V* sono scaglionati a varia profondità nel grigio del tetto ottico e occasionalmente nel cervelletto e nei nuclei cerebellari: sono più numerosi a livello dei nuclei del III e IV paio di nervi cranici e nella zona dorsale del nucleo posteriore; essi sono volu-

(\*) Ricerca eseguita nell'Istituto di Anatomia comparata dell'Università Via Berengario 14, 41100 - Modena.

(\*\*) Nella seduta del 13 gennaio 1973.

minosi, a contorno liscio ed avvolti da un denso neuropilo con cui contraggono numerose sinapsi asso-somatiche ed hanno forma unipolare; da essi origina un robusto prolungamento che presso il bordo esterno del grigio tettale si biforca in due branche: una si ramifica e forma sinapsi col neuropilo profondo del tetto o con le formazioni tegmentali dell'allungato, e l'altra si mielinizza, entra nella sostanza bianca, si dirige postero-ventralmente in due fascetti poco compatti i quali convergono verso le radici del V paio di nervi cranici [15, 16, 17].

Piatt ha precisato che nelle larve di *Ambystoma* a stadio 46 vi sono 46-47 corpi cellulari del *n. m. V* [10], nelle larve di 45 mm sono in media 130 per lato [18].

Embrioni e larve di *Triturus cristatus carnifex Laur.* sono stati ottenuti da uova raccolte in natura e sviluppate in laboratorio. Gli stadi embrionali (st. 36, 38, 40-41) sono stati classificati secondo Twitty e Bodenstern in *Triturus torosus* [19] e quelli larvali (st. 42, 45, 50, 53, 55, 62, 63) secondo Glucksohn [20].

Almeno un paio di individui per ogni stadio sono stati fissati in liquido di Sanfelice, inclusi in paraffina-celloidina ed affettati in serie trasversali a  $7\mu$  di spessore; i preparati istologici sono stati in parte colorati con il metodo di Mallory-Azan e in parte trattati con il metodo di Feulgen. Un'altra serie, fissata in liquido di Bouin, è stata impregnata con il metodo di Bodian.

Per ogni stadio di sviluppo sono stati contati i corpi cellulari che senza ombra di dubbio appartenevano al *n. m. V*; in proposito va precisato che la variabilità numerica delle cellule del *n. m. V* tra individui dello stesso stadio, in *Triturus*, è contenuta in scarti inferiori al 15%; inoltre sono stati calcolati i diametri nucleari cellulari di almeno dieci tra gli elementi più voluminosi presi ai vari livelli.

Per verificare eventuali differenze d'accrescimento tra nucleo e corpo cellulare è stato calcolato il rapporto nucleo-plasmatico (N/P).

Negli embrioni a stadio 38, quando il tetto mesencefalico è costituito quasi esclusivamente da uno spesso strato mantellare (in media  $150\mu$  di spessore), rivestito da un sottile strato di sostanza bianca ( $10\mu$ ), si osservano una decina di nuclei voluminosi alla superficie dello strato mantellare ai lati del tetto; questi nuclei si riconoscono, oltre che per le maggiori dimensioni ( $11,3\mu$ ) rispetto a quelli circostanti ( $9,5\mu$ ), anche perché presentano un'aspetto vescicoloso, dovuto alla rarefazione della cromatina che si rinviene solo all'interno della membrana ed attorno al nucleolo. Negli ultimi stadi embrionali, in concomitanza con l'ispessimento della sostanza bianca del tetto ottico (in media  $30\mu$ ), nella quale i preparati argentei mettono in evidenza due serie di fascetti nervosi, ciascuno dei nuclei voluminosi (in media 11) è sorretto da una calotta di citoplasma volta verso l'esterno, dalla quale origina un unico prolungamento. Il rapporto nucleo-plasmatico di questi elementi, a stadio 40 è pari a 71.

All'inizio del periodo larvale (st. 45) i corpi cellulari ( $13,7\mu$ ) ed i nuclei di queste cellule risultano più voluminosi ( $12,2\mu$ ) ed il loro rapporto nucleoplasmatico non varia.

Nei primi stadi larvali (st. 47, 53) il numero delle cellule del *n. m. V* sembra aumentare prima lentamente (in media 37 cellule a st. 53) e poi rapidamente (44 cellule a st. 55); in effetti, se si considera il tempo, l'aumento numerico delle cellule risulta costante (5 ogni 10 giorni). Nei primi stadi larvali si nota inoltre un progressivo accrescimento dei corpi cellulari ( $15,2\mu$  a st. 53), mentre questo è meno marcato nei loro nuclei ( $12,5\mu$  a st. 53); a ciò va attribuito l'abbassamento del rapporto N/P (71 a st. 45, 55, a st. 53). Infine i corpi cellulari del *n. m. V* si trovano prevalentemente nel grigio superficiale (40%), e nel grigio periventricolare (50%), mentre solo pochi (10%) sono localizzati nell'epitelio ventricolare.

Negli ultimi stadi larvali il numero dei neuroni del *n. m. V* aumenta progressivamente fino a stadio 62 quando si rinvengono in media 109 cellule; un ulteriore aumento si osserva in animali metamorfosati da un mese (134) e nell'adulto (150).

Il notevole aumento numerico osservato negli ultimi stadi larvali, però, non è reale poiché l'incremento nell'unità di tempo (5 elementi ogni 10 giorni) resta invariato; pertanto in tutto il periodo larvale il differenziamento di nuovi neuroni mesencefalici del V procede con regolarità nell'unità di tempo. Dopo la metamorfosi l'aumento numerico dei neuroni del *n. m. V* continua, ma con un ritmo minore: è significativo il fatto che alcuni neuroni si differenziano anche dopo la metamorfosi, cioè durante l'accrescimento giovanile.

Il volume del corpo cellulare di questi neuroni aumenta decisamente tra stadio 58 e 62, ma più lentamente in seguito (vedi Tabella II); il volume nucleare invece, aumenta fino a stadio 62, ma può considerarsi invariato dopo la metamorfosi; ne consegue che il rapporto N/P si abbassa sensibilmente negli ultimi stadi larvali (da 55 a 38).

TABELLA I

STADIO	Grigio Superficiale	Grigio Periventricolare	Epitelio Ventricolare	Fascio ottico mediale
38	100%	—	—	—
47	40	50%	10%	—
58	11	34	49	6%
62	9	28	49	14
Giovani di I mese	16	15	50	18
Adulti	20	14	49	17

I risultati sull'esame della localizzazione dei neuroni del *n. m. V* sono raccolti nella Tabella I; essi indicano che i neuroni situati nel grigio superficiale si rarefanno, mentre aumentano nell'epitelio ventricolare; inoltre ne compaiono nella zona più mediale del tetto ottico (fascio ottico mediale), specie nella porzione rostrale, ove divengono viepiù frequenti.

Durante tutto lo sviluppo dell'Anfibio urodelo e nell'adulto la distribuzione dei neuroni del *n. m. V* non presenta discontinuità lungo l'asse rostro-caudale; tuttavia essi sono più frequenti nella zona centrale del tetto ottico.

I dati più salienti emersi da queste prime osservazioni sui neuroni del *n. m. V* durante lo sviluppo di un Anfibio urodelo dimostrano:

a) i neuroni del *n. m. V* in *Triturus* compaiono in embrioni a stadio 38; ne consegue che negli Urodela essi sono più precoci che negli Anuri dove compaiono solo all'inizio del periodo larvale [14].

b) nell'Urodelo l'aumento numerico dei neuroni mesencefalici del V procede con costanti incrementi nell'unità di tempo durante tutto il periodo larvale, ma anche dopo la metamorfosi; pertanto nell'Urodelo le variazioni numeriche dei nuovi neuroni del *n. m. V* procedono con modalità diverse da quelle riscontrate nell'Anuro ove si ha un decremento numerico durante la prometamorfosi [14]; queste differenze vanno messe in rapporto con le drastiche modificazioni della muscolatura della prima arcata che si verifica nell'Anuro e non nell'Urodelo.

TABELLA II

STADIO	Età (giorni)	N. medio di cellule	Diam. medio cellulare	Diam. medio nucleare	N/P
38	10	10	—	11,3 $\mu$	—
40	12	11	13,1 $\mu$	11,7	71
45	19	10	13,7	12,2	71
47	25	19	14,1	12,5	69
50	47	18	14,4	12,3	62
53	55	37	15,2	12,5	55
55	60	44	15,7	12,7	52
58	75	67	16,5	13,2	52
62	110	109	19,6	14,2	38
Giovani di 1 mese	170	134	20,3	14,7	37
Adulti	—	150	21,2	14,4	35

c) il differenziamento dei neuroni del *n. m. V* si manifesta inizialmente nel nucleo (a st. 38), come è stato verificato in altri neuroni destinati a raggiungere grandi dimensioni [21]; il nucleo continua a crescere durante tutto il periodo larvale, ma non dopo la metamorfosi; l'accrescimento del citoplasma segue quello nucleare, ma continua ancora dopo la metamorfosi: quest'ultimo fatto va messo in rapporto con l'aumento del territorio d'innervazione durante l'accrescimento giovanile; ne consegue che il rapporto nucleo-plasmatico si abbassa rapidamente durante il periodo larvale (da 71 a 38).

d) durante lo sviluppo di *Triturus* le frequenze dei neuroni mesencefalici del V presentano un deciso aumento nell'epitelio ventricolare all'inizio del periodo larvale e nella zona più mediale del tetto durante gli ultimi stadi; questo fenomeno si spiega con le modalità di sviluppo del tetto ottico degli Anfibi: infatti osservazioni sull'andamento dell'attività mitotica [22], confermate dai risultati autoradiografici [23], hanno messo in evidenza che durante lo sviluppo l'attività mitotica è concentrata in una semiluna caudale alla base del tetto ottico per cui l'accrescimento del tetto avviene ad opera di nuove cellule che spingono in senso mediale e rostrale quelle preesistenti.

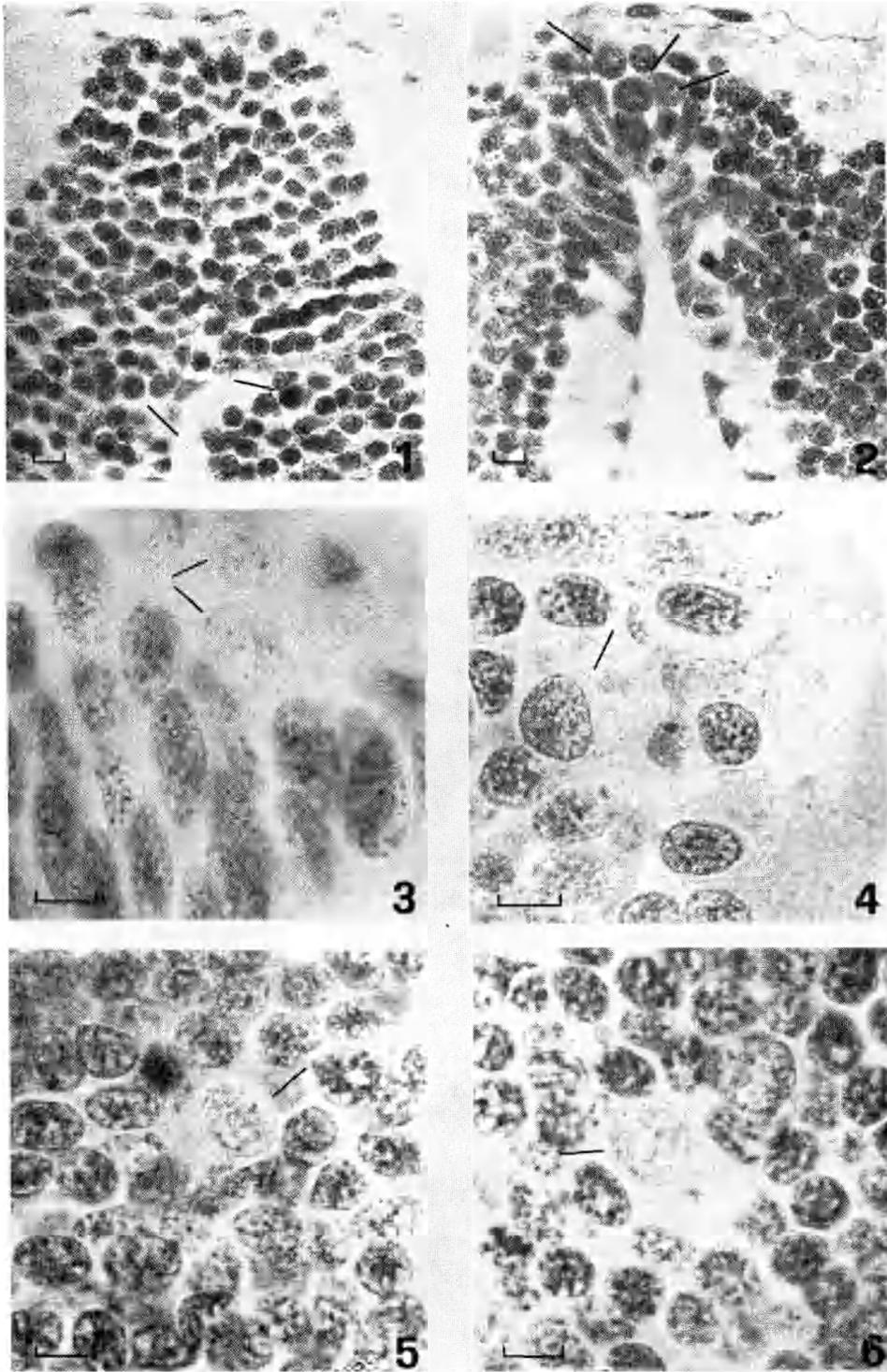
#### CONCLUSIONI

Le cellule del *n. m. V* durante lo sviluppo di un Anfibio urodelo (*Triturus cristatus carnifex*) compaiono nel periodo embrionale; esse aumentano progressivamente di numero nel periodo larvale ed anche nel giovane metamorfosato, raggiungendo il numero massimo negli individui adulti.

I neuroni non si presentano in gruppi; essi inizialmente sono localizzati nel grigio superficiale ed ai lati del tetto, ma negli ultimi stadi larvali e nell'adulto divengono particolarmente frequenti nell'epitelio ventricolare e lungo la zona più mediale del tetto.

#### BIBLIOGRAFIA

- [1] DEITERS O., *Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugetiere* (Vieweg, Braunschweig, 1865).
- [2] MEYNERT TH., « Zetschr. f. Wiss. Zool. », 17, 655-679 (1867).
- [3] FOLER A., « Arch. f. Psychiat. », 7, 393 (1877).
- [4] DUVAL M., « Journ. de l'Anat. et de la Phys. », 15, 492 (1879) (da Weinberg, 1928).
- [5] HUGUENIN G., *Anatomie des centres nerveux* (Baillière, Paris, 1879).
- [6] WEINBERG E., « J. Comp. Neur. », 46, 249-405 (1928).
- [7] CORBIN K. B. e HARRISON F., « J. Neurophysiol. », 3, 423-435 (1940).
- [8] CORBIN K. B., « J. Comp. Neur. », 73, 153-177 (1940).
- [9] JOHNSTON J. B., « J. Comp. Neur. », 19, 593-644 (1909).
- [10] PIATT J., « J. Comp. Neur. », 82, 35-53 (1945).
- [11] RAVEN CHR. P., « Rou' Arch. Entw.-mech. Org. », 132, 509-575 (1935).
- [12] HERRICK C. J., « J. Comp. Neur. », 28, 216-348 (1917).



Localizzazione dei neuroni mesencefalici del V in larve all'inizio (fig. 1) ed al termine (fig. 2) del periodo larvale. Aspetti di un neurone in incipiente differenziamento (fig. 3) e di neuroni differenziati in larve a stadio 45 (fig. 4), 47 (fig. 5) e 58 (fig. 6). (Ogni tratto in calce = 10  $\mu$ ).



- [13] LARSELL O., « J. Comp. Neur. », 36, 89-112 (1923).
- [14] KOLLROS J. J. e McMURRAY V., « J. Comp. Neur. », 102, 47-64 (1955).
- [15] HERRICK C. J., « J. Comp. Neur. », 50, 1-96 (1930).
- [16] HERRICK C. J., « J. Comp. Neur. », 77, 191-353 (1942).
- [17] HERRICK C. J., *The Brain of the Tiger Salamander Ambystoma tigrinum* (The University of Chicago Press, Chicago, 1965).
- [18] PIATT J., « J. Exp. Zool. », 102, 109-142 (1946).
- [19] RUGH R., *Experimental embryology* (Burgess, Minneapolis, 1952).
- [20] GLUCKSONN S., « Roux' Arch. Entw.-mech. Org. », 125, 341-405 (1932).
- [21] STEFANELLI A. e BAFFONI G. M., « Rend. Acc. Lincei », ser. VIII, 12, 110-116 (1952).
- [22] BAFFONI G. M., « Rend. Acc. Naz. Lincei », ser. VIII, 43, 608-614 (1967).
- [23] STRAZNICKY K. e GAZE R. M., « J. Embriol. and Exp. Morphol. », 28, 87-115 (1972).