
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI
RENDICONTI

ALBERTO STEFANELLI

**Le linee evolutive delle cellule di Mauthner degli
Ittiopsidi**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 65 (1978), n.6, p. 342–349.*

Accademia Nazionale dei Lincei

[<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1978_8_65_6_342_0>](http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1978_8_65_6_342_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. — *Le linee evolutive delle cellule di Mauthner degli Ittiopsidi* (*). Nota (**) del Socio ALBERTO STEFANELLI.

SUMMARY. — The morphology of the Mauthner's neuron and its afferent synaptic endings are comparatively investigated in Cyclostomata, Pisces and Amphibians with special reference to the axon cap. Two evolutive lines emerged: a *Batracomorphic line* (B line) and a *Teleostomorphic line* (T line). Steps for the B line are: *Acipenseriformes*, *Sarcopterigyti*, *Urodela* and larval *Anura*; for the T line: *Brachiopterigyti*, *Elopomorpha*, *Notopteridae*, *Clupeomorpha*, *Mormiridae*, *Ostariophysii*, *Acanthopterigyti*. The main morphological features of the B line are: very large soma (up to 600 μm max. diam.), very numerous dendrites at lateral, ventral and medial sides, "simple" axon cap without any peripheral bush (*canestro*), very thick axon, no very specialized synaptic endings; for the T line they are: soma size up to 300 μm max. diam., very elongated and arcuate cell body, few branches on single lateral and medial dendrites, presence of cap dendrites, few and slender ventral dendrites, "composite" axon cap (central core and peripheral part) limited by glial cap cells from a very big peripheral bush or *canestro*, axon not so thick as in the B line but much better myelinated.

An electrophysiological analysis of the B line axon cap is necessary. The peripheral bush appears to be not only an assemblment of swollen pre-axon cap fibres, but a real synaptic field.

Some observations on the Mauthner cell regression related to its significance as a starter of the tail movement are presented.

Le due grosse cellule nervose del tegmento bulbare degli Ittiopsidi note come cellule di Mauthner (cM), ampiamente studiate nella loro morfologia microscopica (Beccari 1907, Bartelmez 1915, Bodian 1937, solo per citare i maggiori contributori) e submicroscopica (Robertson 1946, Kimmel e Schabtach 1947, Nakajima 1947), studiate nel meccanismo della loro determinazione embrionale (Stefanelli 1946 e seg., Piatt 1947 e seg.) e durante il loro sviluppo ontogenetico (Leghissa 1942, Baffoni 1951, 1952, Billings 1972, Eaton e Farley 1973, Vargas-Lizzardi e Lyser 1974, Kimmel e coll., 1976, 1977, Schwartz 1977), hanno destato in questi ultimi anni un elevato interesse nel campo della elettrofisiologia per l'impalamento dei microelettrodi facilitato dalle grandi dimensioni cellulari e dalla precisa ubicazione delle cellule nel bulbo. Tale interesse si è reso ancor più palese nel Simposio satellite del XXVII Congresso Internazionale di Fisiologia tenutosi nel luglio 1977 a Royaumont, presso Parigi, esclusivamente dedicato alle cellule di Mauthner. Invitato a parteciparvi, quale studioso di queste cellule dei Petromizonti, sin dal 1933, e poi di Anfibi e Pesci, ho esposte le notevoli differenze della grandezza di

(*) Lavoro eseguito nell'Istituto di Anatomia comparata « Battista Grassi » della Università di Roma.

(**) Presentata nella seduta del 16 dicembre 1978.

queste cellule in riferimento alla mole corporea e della complessità strutturale della cellula e dei complessi sinaptici afferenti in un grandissimo numero di specie.

Dai lavori del simposio non sono apparsi solo interessanti accertamenti sulla attività cellulare nervosa in senso generale, ma soprattutto precisazioni sulla specifica attività di questi peculiarissimi neuroni.

Prima delle ricerche elettrofisiologiche la coppia mauthneriana era ritenuta responsabile del coordinamento dei movimenti ortotonici del tronco e della coda nella natazione (Beccari 1907). L'elettrofisiologia ci ha però dimostrato come le cM siano presto affaticabili così che gli eccitamenti ripetuti possono avere una frequenza piuttosto limitata, inferiore alla frequenza delle battute di coda nella natazione, specie nei piccoli pesci; secondo Diamond (1971) possono effettuare al massimo uno spike al m" mentre i battiti della coda possono essere parecchi al m". Questa affaticabilità è correlata con la inibizione laterale chimica ed elettrica (Retzlaff 1957, Furukawa e Furshpan, 1963), con l'attività dei motoneuroni bulbo-spinali (Diamond 1971) e con la « crossed inhibition » a livello spinale.

Le cM non possono pertanto essere implicate nella trasmissione degli impulsi per il moto reiterato della coda nel nuoto; Rodgers e coll. (1963) hanno proposto il loro intervento nel colpo di coda o « tail flip » secondo il principio del « tutto o nulla ». Secondo Eaton e coll. (1976) e secondo Zottoli (1976) la cM sarebbe responsabile della iniziazione dello « startle reflex »; sarebbe da considerare, secondo Diamond, come la prima fase della « escape swimming response » o « escape reflex for avoidance of predators ». Tralascio ogni considerazione su quest'ultimo concetto che non mi trova consenziente poiché numerose sono le prove contrarie, specie alla « avoidance » degli uccelli come sostiene Diamond (le cM sono ben sviluppate in pesci cavernicoli ciechi e in pesci abissali!). Io ritengo che il *tail flip* sia valido non solo nelle reazioni di trasalimento, ma in qualsiasi colpo di coda che rappresenti anche l'inizio della natazione. È quindi da ritenersi l'apparato di M più che uno *startler*, uno *starter*. Con questo concetto si ricollega l'attuale acquisizione elettrofisiologica all'antico concetto di interrelazione tra cellula di M e coda quale organo di propulsione natatoria.

Un risultato importante della elettrofisiologia è il significato dello specifico apparato sinaptico noto come *axon cap* (*ac*), secondo la terminologia di Bartelmez (1915), ma chiamato « massa » da Beccari già nel 1907, nella inibizione reciproca che si manifesta con l'eccitamento del complesso VIII-laterale, determinata da iperpolarizzazione di una sede vicina a quello da cui partono gli impulsi nella normale eccitazione ortodromica della cM, distinta in *extrinsic hyperpolarizing potential* (*ehp*) e in *passive hyperpolarizing potential* (*php*) secondo Korn e Faber (1975 e seg.). Già Furukawa e Furshpan avevano situata la sorgente del *ehp* « toward the outer limit of the axon cap », ma in un recentissimo lavoro di Korn, Triller e Faber (1978), usando la tecnica tracciante della *horseradish peroxidase* (HRP) hanno potuto identificare la sede del *ehp* nel

« canestro » che circonda l'*axon cap* e che viene così ad assumere un fondamentale significato nel meccanismo di inibizione; questa struttura non è pertanto da considerare un semplice affollamento di fibre che vanno a costituire l'*ac*, ma è un centro di attività che lo integra come parte del complesso apparato dell'*ac*, come io avevo sostenuto al simposio di Royaumont dissentendo dalla opinione di Korn e Faber,

L'importanza fisiologica dell'apparato dell'*axon cap*, compreso il canestro, mi ha indotto ad un esame comparativo della sua organizzazione strutturale avendo constatato delle differenze in vari specie di Ittiopsidi assai più notevoli di quelle già messe in evidenza da Otsuka (1963) nei Teleostei (*ac* di *I tipo* distinto in « *spiralen* » e « *granuliertes Grundgevebe* »; *ac* di *II tipo* formato da sole *spiralen*). Si può infatti andare dalla completa assenza dell'*ac* dei Petromizonti e delle larve di Anfibi anuri ⁽¹⁾ a quella di *ac semplice* (Condrostei, Sarcopoterigi, Elopomorfi, Notopteridi, Clupeidi, Mormiridi, Dipnoi, Anfibi Urodeli) e a quella di *ac composto* distinto in *central core* e *peripheral part*, costituito da un neuropilo amielinico delimitato da cellule gliari dette *cap cells* (Ostrariofisi, Acantopterigi). Nei Clupeidi, Mormiridi, Ostariofisi e Acantopterigi all'*ac* in senso stretto si aggiunge il « canestro » o *peripheral bush*, formato da fibre mieliniche e fibre amieliniche in molte specie fortemente rigonfiate (Tav. I C, Tav. II).

In questa Nota mi riferisco ad osservazioni personali su materiale raccolto in molti anni di ricerca ⁽²⁾ preparati con metodi argenti e, per alcune specie, per l'osservazione al microscopio elettronico ⁽²⁾.

Il *central core* dell'*ac* composto è formato essenzialmente da fibre provenienti dal sistema arciforme che penetrano nell'*ac* decorrendo lungo l'assone di M (fig. 1 e Tav. II B, C); possono avere, come descritto da Bodian, un andamento spirale (*spiral fibres*), ma in genere costituiscono un feltro neuropilare in cui tale andamento non è riconoscibile (Tav. II A e Tav. III). Nel *core* si notano numerose sinapsi *en passant*, anche simmetriche (Tav. III B), e terminali, con bottoni sull'assone. La *peripheral part* è un neuropilo di aspetto meno denso perchè le fibre afferenti sono frammiste con i rami dei *cap dendrites*, più chiari, che si dipartono alla periferia dell'*axon hillock*. Anche in questa parte dell'*ac* si notano molte sinapsi prevalentemente terminali sui dendriti. Nella parte più vicina al corpo della cM grosse fibre amieliniche derivanti dal canestro sono disposte a raggera e terminano sull'*axon hillock* con clave o piedi terminali (di Held-Auerbach) o *amielinic club endings* di Nakajima. Queste fibre derivano in parte dalle fibre rigonfiate del canestro che si assot-

(1) La condizione dei Petromizonti è da considerare « primitiva » mentre quella delle larve degli Anfibi anuri è « involutiva ».

(2) Il numero di specie esaminate è il seguente: 3 Petromizonti, 6 Elasmobranchi, 3 Condroidi, 80 Teleostei, 2 Dipnoi, 6 Anfibi urodeli e 5 Anuri. Ho esaminato anche preparati di Teleostei fornitomi dal Prof. Rossi che vivamente ringrazio. Riferirò i dati sistematici in un lavoro in extenso.

tigliano entrando nel *ac*, e in parte da fibre mieliniche non dilatate che perdono la mielina dopo la barriera della *cap cells* (astrociti).

Il canestro è formato da fibre che in molte specie (ma non in tutte) sono fortemente dilatate e che, secondo Korn, Triller e Faber (1978) deriverebbero

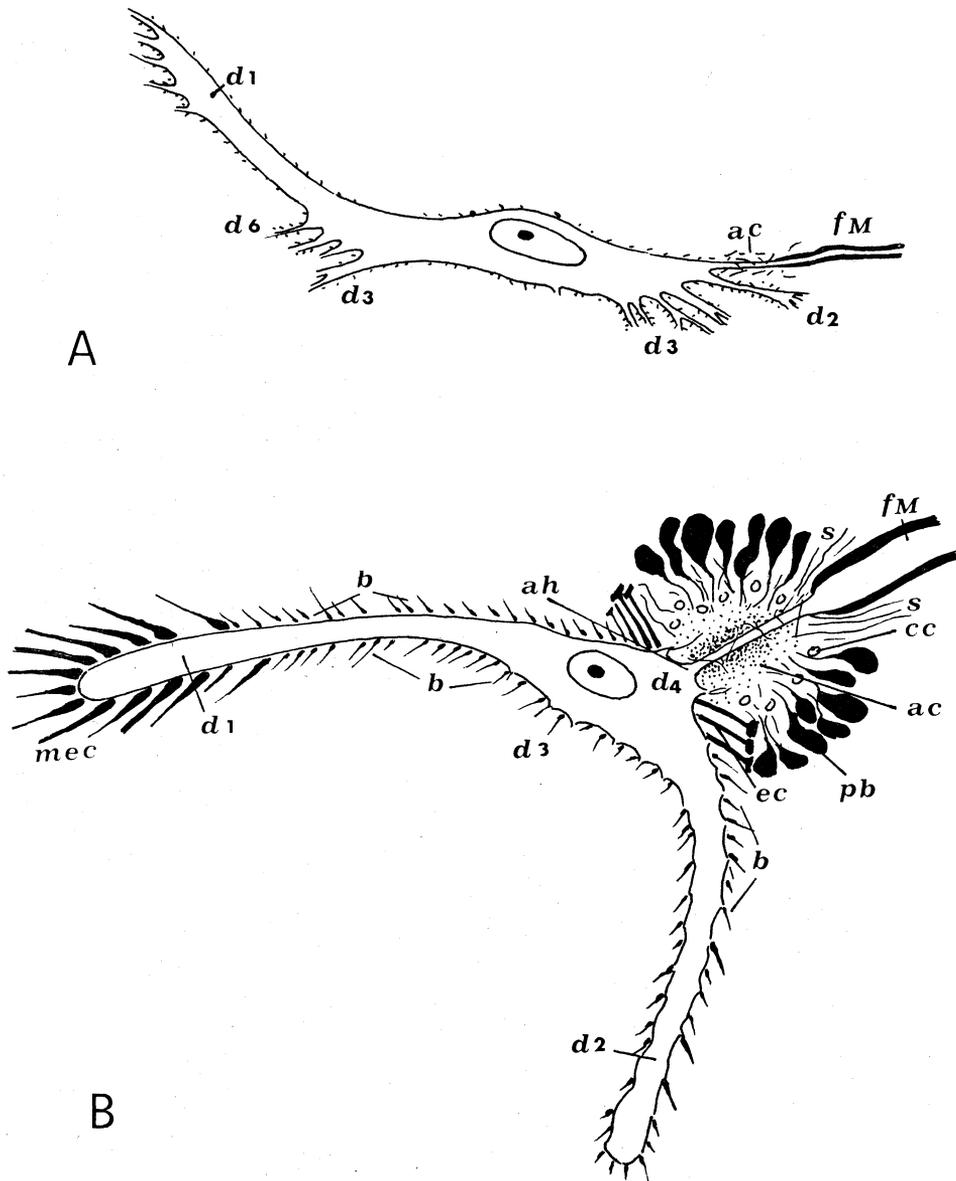


Fig. 1. - Cellule di Mauthner di Urodelo (*Ambystoma*) e di Teleosteo Ostariofiso (*Carassius*) quali rappresentanti con axon cap semplice (A) e composto (B); *ac* axon cap, *ah* axon hillock, *b* bottoni terminali (*ending bulbs* o *knobs*), *cc* *cap cells*, *d1* dendrite laterale, *d2* dendrite mediale, *d3* dendriti ventrali, *d4* *cap dendrites*, *ec* *amielinated ending clubs*, *fM* fibra di Mauthner, *mec* *myelinated ending clubs*, *pb* *peripheral bush* o canestro, *s* fibre del sistema arciforme componenti le fibre spirali dell'*central core* (a punti fitti), a punti radi la *peripheral part*.

da piccolissimi interneuroni (soma di 7-10 μm) del sistema ricorrente mauthneriano ipsilaterale, situate nella regione ventrale rispetto alle cM., da fibre mieliniche non rigonfiate derivanti da centri secondari del sistema VIII-laterale. I rigonfiamenti delle fibre del canestro sono in gran parte amieliniche e sono ricchissime di neurotubuli disposti a fasci in vortici (Tav. II). Secondo Korn, Triller e Faber: «...such expanded areas could provide a large current

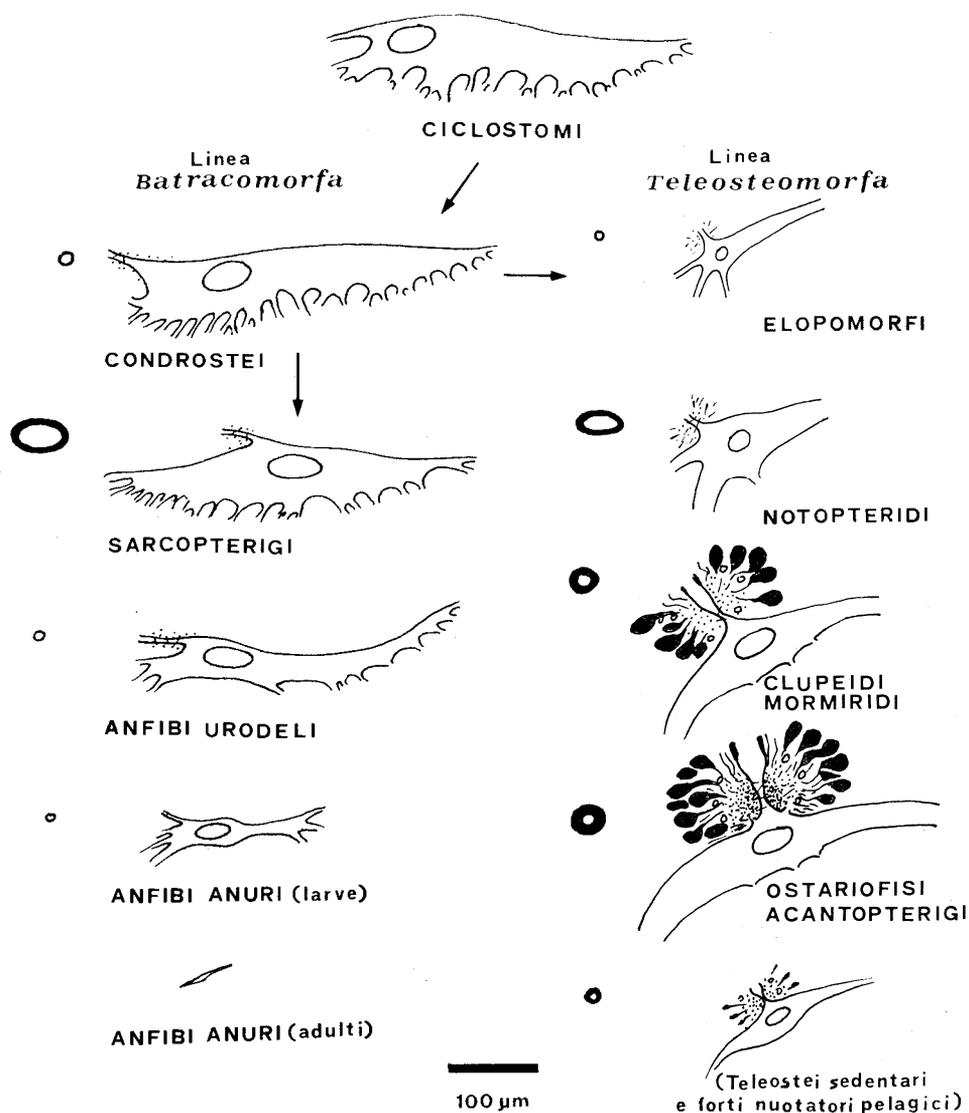


Fig. 2. - Schema delle due linee evolutive delle cellule di Mauthner in riferimento al tipo di *axon cap.* È indicata la sezione della fibra di Mauthner al livello del calamo per un raffronto tra calibro della fibra e spessore della guaina mielinica.

when undergoing spike activity which would therefore generate a maximum amplitude ehp». In fine, nel canestro sono presenti nidi di gruppi sinaptici di cui non mi è stato possibile individuare la natura, ma che attribuiscono al canestro anche il valore di campo sinaptico.

L'*ac* « semplice » è costituito da un modesto feltro di fibre, prevalentemente amieliniche, omologabile parzialmente al *central core* del *ac* composto. Solo nei Clupeidi e nei Mormiridi ad un *ac* semplice è associato un notevole canestro per cui è dubbio se si tratti di un vero *ac* semplice o non siano le due parti, *core* e *peripheral*, morfologicamente distinguibili. Nelle specie con *ac* semplice i bottoni terminali sull'*axon hillock* non differiscono da quelli di altre sedi. Le osservazioni submicroscopiche di *ac* semplice sono limitate a quelle di Kimmel e Shabtach (1975) su *Ambystoma*: hanno potuto diversificare i *knobs* dell'*ac* solo per un maggior numero di punti sinaptici. Le osservazioni in corso nel nostro Istituto dimostrano la mancanza di differenziazioni specifiche negli Anfibi anuri larvali attribuibili ad un *ac* pur semplice. Da comunicazioni personali di Bone, nelle forme giovanili di alcuni Selaci Squaloidei vi sono attorno all'emergenza dell'assone di M scarsi filuzzi (in una fotografia gentilmente inviata mi è indicato un « very little cap material »).

Da questi accertamenti ritengo che si possano identificare due linee evolutive dell'apparato mauthneriano degli Ittiopsidi, in riferimento anche al modello di *ac* (fig. 2), a partire dalla condizione dei Petromizonti in cui la coppia mauthneriana è una della 10 coppie di cellule giganti tegmentali (Stefanelli 1933), distinguibile solo per la precisa posizione topografica a livello della radice del gruppo VIII. Nei Condrostei avviene la dicotomia delle due linee: la linea che definisco *linea batracomorfa* (linea B) che raggiunge negli Anfibi Urodeli il più completo sviluppo e la *linea teleosteomorfa* (linea T) caratteristica dei Teleostei che presenta la più elevata specializzazione negli Ostariofisi. Queste due linee si accordano con le linee filetiche pur con qualche anomalia. Così negli Osteoglossomorfi si nota una sostanziale differenza tra i Notopteridi senza canestro e *ac* semplice e i Mormiridi con notevole canestro pur con *ac* non composto (condizione presente anche nei Clupeidi). Che la dicotomia inizi nell'ambito dei Condrostei è documentata dalla maggior assomiglianza degli Acipenseriformi alla linea B e dei Brachiopterigi alla linea T (manca tuttavia un accertamento in *Amia calva* e in *Lepidosiren*).

La cM della linea B è caratterizzata: dalle maggiori dimensioni del soma della cM che può raggiungere 600 μm di diametro maggiore, da un gran numero di dendriti alle estremità mediale e laterale e nella parte ventrale, dalle modeste dimensioni dell'*ac* di tipo semplice, dalla mancanza di canestro e di *cap dendrites*, dal calibro notevole dell'assone.

La cM della linea T ha in genere dimensioni del soma decisamente minori (200–300 μm) a prescindere dalle condizioni di regressione di molte specie, ha forma fortemente allungata e arcuata per il notevole sviluppo di singoli dendriti mediale e laterale scarsamente diramati, dalla povertà di dendriti ventrali, in genere molto sottili, dalla presenza di alcuni *cap dendrites* attorno

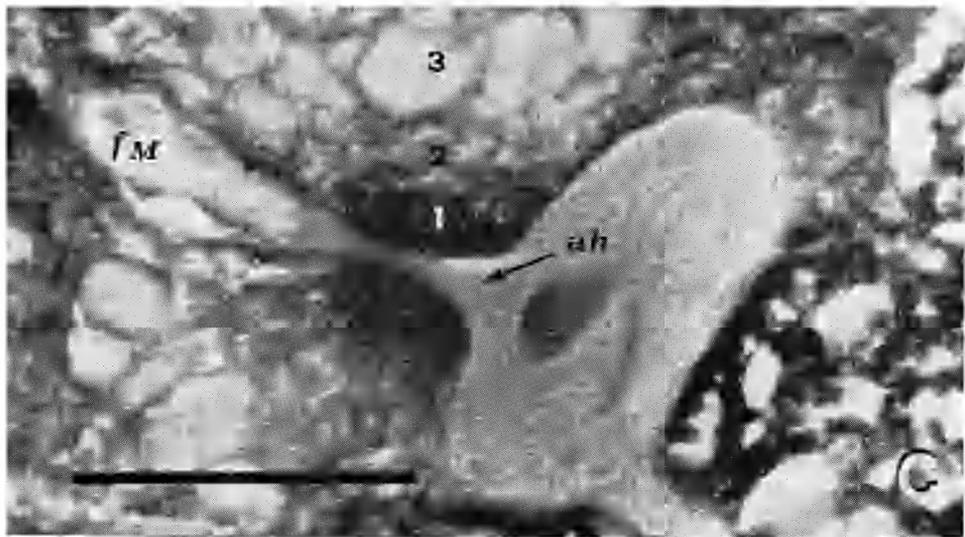
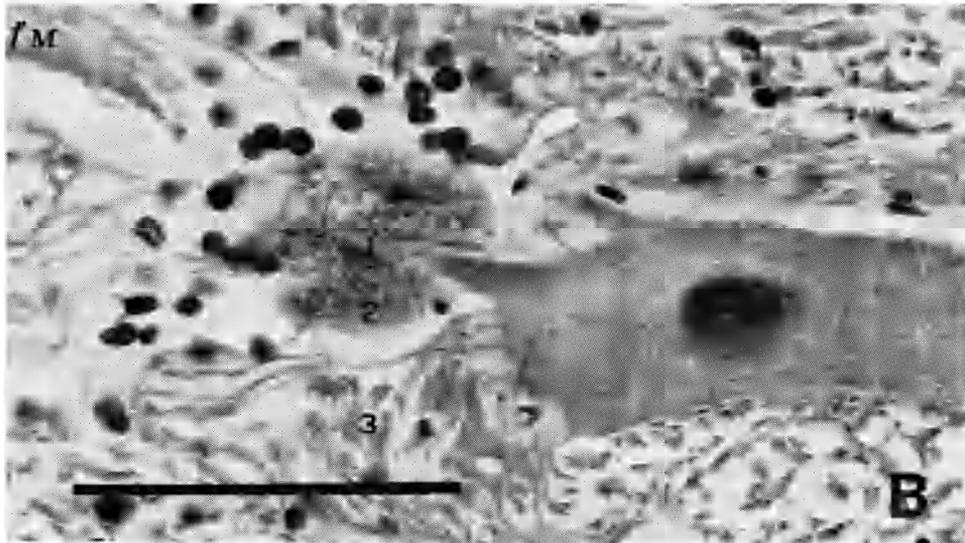
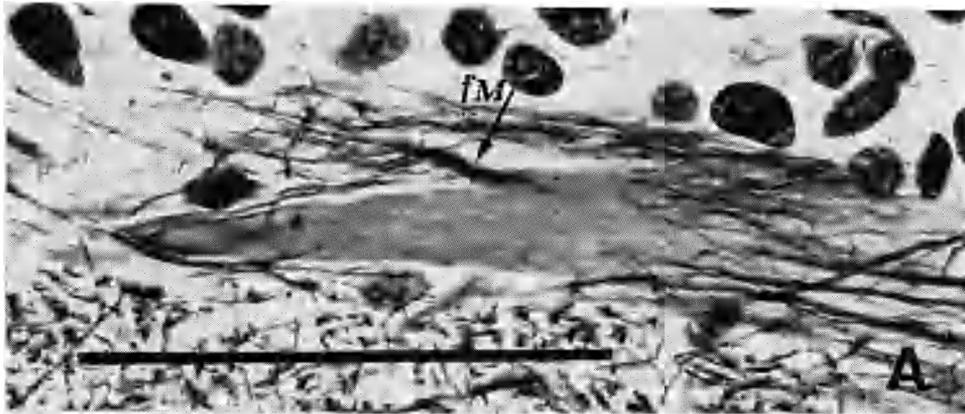
all'*axon hillock*, dall'*ac* « composto » (*central core* e *peripheral part*) circondato da imponente canestro. Le fibre di M hanno in genere un calibro inferiore a quello raggiunto nella linea B, ma sono assai meglio mielinizzate.

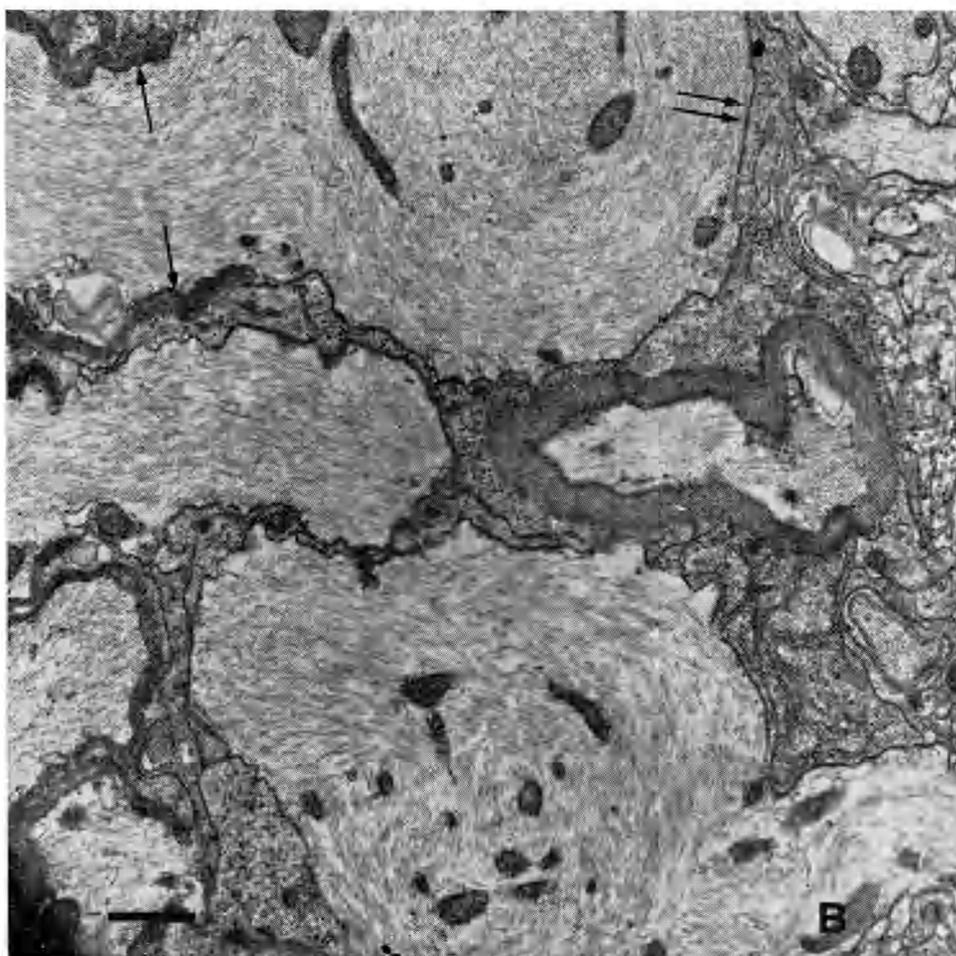
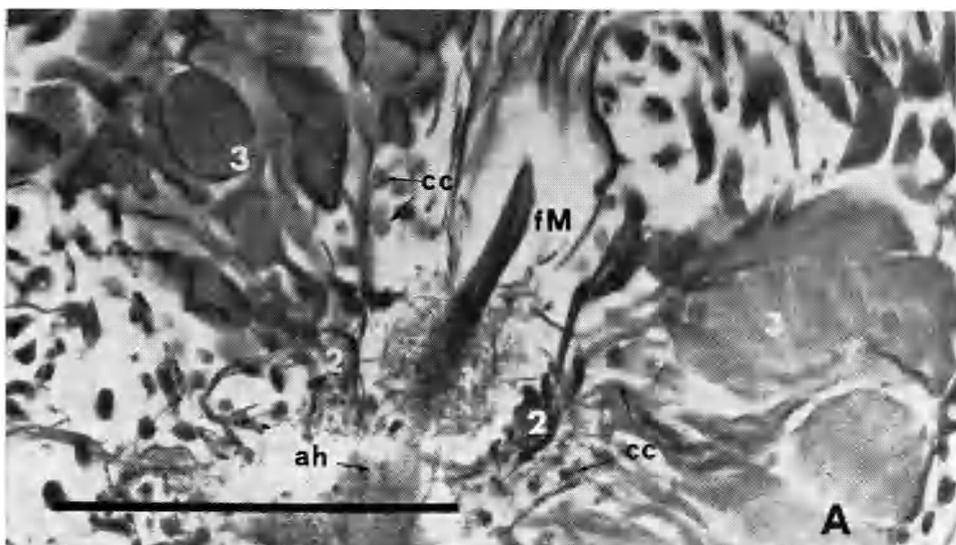
Sia nella linea B che nella T osserviamo nelle forme più evolute o più specializzate la involuzione, la rudimentazione o la completa scomparsa delle cM. La fondamentale importanza della presenza della coda quale organo di propulsione è evidente: si involgono le cM infatti negli Anfibi Anuri con la metamorfosi (Bartelmez 1915, Larsell 1925, Stefanelli 1949, Pesetsky 1960); mancano nelle larve degli Anuri più terragnoli e con vita larvale assai breve, come nei Bufonidi (Zacchei 1949, 1953), mancano nei Teleostei senza coda (Moloidei) o con coda inadatta al nuoto (*Hippocampus*) o sedentari (*Uronoscopus*) e in forme abissali (alcuni Stomiati e Scopeliformi); è ridotta (De Angelis) in forme di fondo (Gobioidei, Blennioidei, Pleuronettidi, Gadiformi, Lofiformi, Scorpeniformi e molti altri gruppi). In apparente paradosso è regressa anche nei forti nuotatori pelagici, soprattutto di grossa taglia (Scomberoidi, Beloniformi, Carangidi): la coppia di M, insufficiente, regredisce ed è vicariata dal sistema tegmentale nel suo complesso, con imponente sviluppo del fascicolo longitudinale mediale.

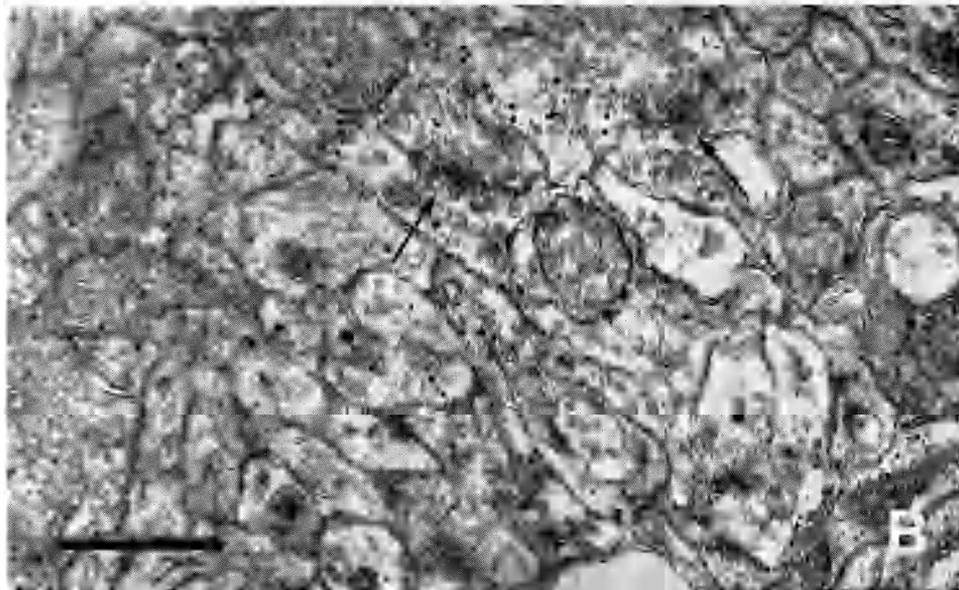
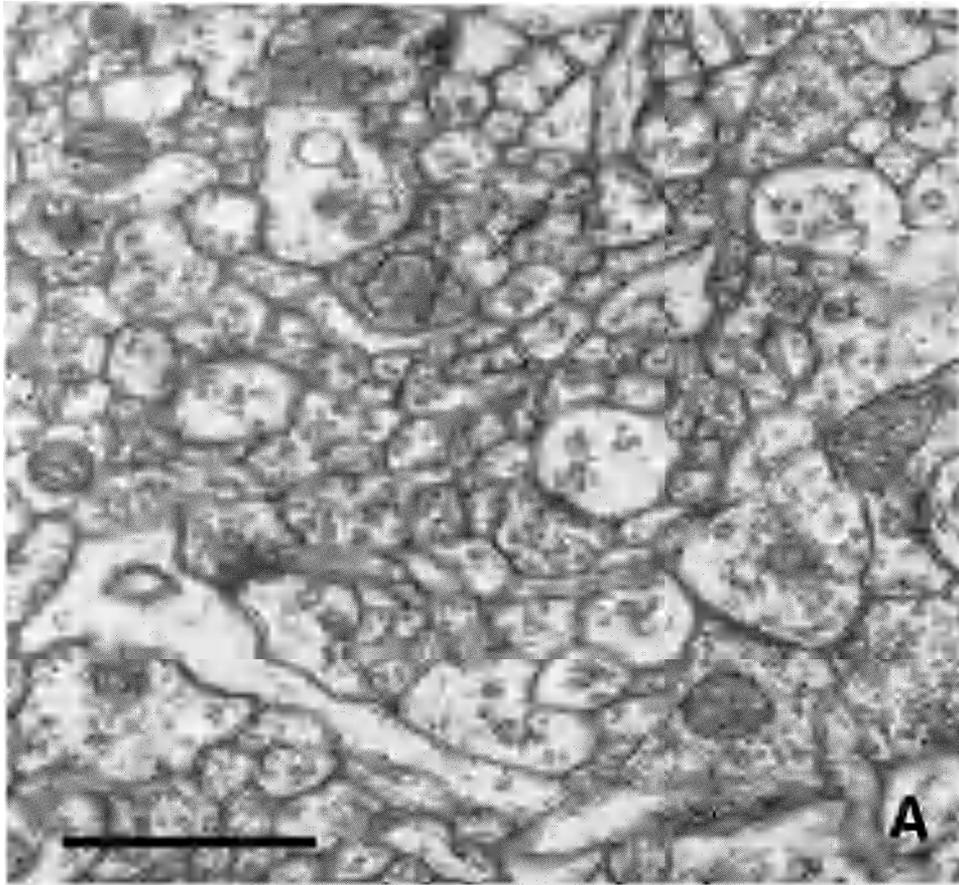
In conclusione, ritengo che l'accertamento di due linee evolutive dei neuroni mauthneriani non consenta una generalizzazione dei risultati elettrofisiologici ottenuti su pochi membri degli Ostarionfisi. Le notevoli differenze evolutive dell'*ac* e del canestro, che ne è parte integrante, inducono ad una analisi altrettanto curata nelle specie della linea batracomorfa con *ac* semplice e senza canestro e una analisi elettrofisiologica più precisa del canestro delle specie della linea T per la identificazione della funzione dei sistemi sinaptici in esso contenuti.

BIBLIOGRAFIA

- BAFFONI G. M. e CATTE G. (1951) - « Riv. Biol. », 43, 373-397.
 BAFFONI G. M. e SERRA L. (1952) - « Riv. Biol. », 44, 469-491.
 BARTELMIZ G. W. (1915) - « J. comp. Neurol. », 25, 87-128.
 BECCARI N. (1907) - « Arch. Ital. Anat. Embriol. », 6, 660-705.
 BILLINGS S. M. (1972) - « Z. Anat. Entw. », 136, 169-191.
 BODIAN D. (1937) - « J. Comp. Neur. », 68, 117-159.
 DE ANGELIS (1950) - « Boll. Pesca e Piscic. e Idrobiol. », 5, f. 2.
 DIAMOND J. (1971) - « The Mauthner cell » in: « Fish physiology », Vol. V Ac. Press.
 EATON R. C. e FARLEY R. D. (1973) - « Copeia » (4), 204-209.
 EATON R. C., BOMBARDIERI R. A. e MEYER D. L. (1977) - « J. Exper Biol. », 66, 65-81.
 FURUKAWA T. e FURSHPAN E. J. (1963) - « J. Neurophysiol. », 26, 140-176.
 KIMMEL C. B. e SCHABTACH E. (1974) - « J. comp. Neurol. », 156, 49-79.
 KIMMEL C. B., SCHABTACH E. e KIMMEL R. J. (1977) - « Dev. Biol. », 55, 244-259.
 KORN H. e FABER D. S. (1975) - « J. Neurophysiol. », 38, 452-471.
 KORN H., TRILLER A. e FABER D. S. (1978) - « Proc. R. Soc. London », B 202, 533-538.
 LARSELL O. (1925) - « J. Comp. Neur. », 39, 249-287.
 LEGHISSA S. (1941) « Arch. Zool. It. », 29, 213-200.
 LEGHISSA S. (1942) - « Z. Anat. Entw. », III, 601-675.
 LEGHISSA S. (1957) - « Arch. Sc. Biol. », 41, 487-500.







- NAKAJIMA Y. (1974) - « J. Comp. Neur. », 156, 375-402.
 OTSUKA N. (1964) - « Z. f. Zellf. », 62, 61-71.
 PESETSKY I. (1960) - « Anat. Rec. », 136, 257.
 PIATT J. (1947) - « J. Comp. Neur. », 86, 199-235.
 PIATT J. (1950) - « J. Exper. Zool. », 113, 379-395.
 RETZLAFF E. (1957) - « J. Comp. Neur. », 107, 209-225.
 ROBERTSON J. D. (1963) - « J. Cell Biol. », 19, 201-221.
 ROBERTSON J. D., BODENHEIMER e STAGE D. E. (1963) - « J. Cell Biol. », 19, 159-199.
 RODGERS W. L. (1963) - « J. Comp. Physiol. Psychol. », 56, 917-923.
 SCHWARTZ A. (1971) - « Z. Mirk. Anat. Forsch. », 84, 333-339.
 SCHWARTZ A. (1977) - « Ergebn. exper. Med. », 25, 117-119.
 STEFANELLI A. (1933) - « Z. f. Zellf. », 18, 149-165.
 STEFANELLI A. e OSTI A. (1942) - « Boll. Zool. », 13, 135-143.
 STEFANELLI A. (1946) - « Mem. Acc. Naz. Lincei », VIII, 1, 27-114.
 STEFANELLI A. (1951) - « Quart. Rev. Biol. », 26, 17-34.
 STEFANELLI A. e CARAVITA S. (1964) - « Z. f. Zellf. », 62, 1-15.
 VARGAS-LIZARDI P. e LYSEN K. M. (1974) - « Dev. Biol. », 38, 220-228.
 ZACCHEI A. M. (1949) - « Rend. Acc. Naz. Lincei », 7, 150-153.
 ZACCHEI A. M. (1953) - « Rend. Acc. Naz. Lincei », 15, 107-111.
 ZOTTOLI S. J. (1973) - « J. Exper. Biol. », 66, 243-254.
 ZOTTOLI S. J. (1978) - « J. Comp. Neur. », 178, 741-758.

SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE I-III

TAVOLA I.

Regione iniziale della fibra di Mauthner, ancora amielinica, e dell'*axon cap* in *Salamandra* (A), in *Esox lucius* (B) in *Rutilus rubilio* (C). A e B metodo al protargolo; C metodo istochimico diidrossi dinaftildisolfuro per la visualizzazione dei gruppi SS-SH (preparato gentilmente allestitomi dal Prof. Palladini). Notare l'intensa reazione del *central core* (1). Barra = 100 μ m.

TAVOLA II.

Canestro di *Rutilus rubilio* adulto. A metodo al protargolo. Notare le fibre rigonfie del canestro (3) e il loro assottigliamento nella *peripheral part* (2). fM fibra di Mauthner, ah *axon hillock*, cc *cap cells*. Barra = 100 μ m. B immagine al microscopio elettronico delle fibre rigonfiate con parte mielinica (\nearrow) e parte amielinica ($\nearrow \nearrow$) ricchissime di neurotubuli disposti a vortici. Barra = 10 μ m.

TAVOLA III.

Micrografie elettroniche di *axon cap*. A *peripheral part* di larva di *Brachidanyo verio*; B *central core* di adulto. Notare in A, sinapsi asso dendritiche (*cap dendrites*, chiari, privi di vescicole) e in B sinapsi « *en passant* » di tipo simmetrico, con vescicole da entrambi i lati del contatto (freccie). Barra = 1 μ m.