

Il neurone di MAUTHNER degli Ittiopsidi (*Pisces, Amphibia*)

Di ALBERTO STEFANELLI, Roma¹

Introduzione

Sono ormai diversi anni che mi vado occupando dei neuroni di MAUTHNER degli Ittiopsidi, da un punto di vista anatomo-comparativo, embriologico, sperimentale e morfo-ecologico. Ho riassunto e discusso i risultati da me conseguiti sino al 1951 e quelli di altri autori in un articolo sintetico nel «Quarterly Review of Biology»² occupandomi soprattutto della determinazione e del differenziamento del neurone mauthneriano degli Anfibi e dei processi che intervengono nell'orientamento della fibra in accrescimento, inquadrando questi risultati nei problemi generali della neuroistogenesi, usando la cellula di MAUTHNER come materiale di esperimento data la precocissima possibilità di localizzazione del suo territorio istogenetico e traendo profitto delle sue peculiarissime condizioni di differenziamento.

Tralascio pertanto in questo mio articolo questi problemi, rimandando il lettore all'articolo citato, anche per la letteratura, per prendere qui in considerazione, alla luce delle mie ultimissime ricerche, la questione del significato morfologico e funzionale dei neuroni di MAUTHNER.

Cenni storico

Nel 1859 MAUTHNER³ scoprì nel midollo spinale del luccio due fibre giganti che lo percorrevano nella sua lunghezza, senza però poter precisare la direzione della conduzione e senza descriverne l'origine. Queste grosse fibre, che in molti Teleostei possono raggiungere i 100 μ di diametro, vennero per molti anni considerate due fasci di fibre (fibre multiassiali di FRITSCH) e le cellule di origine furono considerate o nel midollo spinale (OWSYANIKOW⁴), attribuendo quindi ad esse una conduzione ascendente, o nel nucleo del VII (SANDERS⁵) o dell'VIII (FRITSCH⁶, FULLIQUET⁷, KOELLKER⁸, EDINGER⁹). Questi concetti furono così radicati

che quando nel 1881 MAYSER¹ scoprì le due grosse cellule nel bulbo, all'altezza delle radici dell'VIII, non le mise in relazione alle fibre di MAUTHNER. Solo nel 1888 GORONOWITSCH² dimostrò come queste cellule fossero quelle di origine delle fibre giganti, definendo così la loro conduzione in senso discendente. Ma, ancora nel 1898, KOLSTER³ non considera questa origine dando valore ascendente alle fibre. Successivamente l'origine bulbare viene confermata da vari autori tra cui il BURKHARDT⁴, l'HALLER⁵ ed il KINGSBURY⁶. Quest'ultimo mette in evidenza i rapporti dendritici delle cellule di MAUTHNER con l'area vestibolo-laterale.

Circa la terminazione distale delle fibre di MAUTHNER, mentre i più consideravano che esse si esaurissero nella estremità del midollo spinale, altri, tra cui il BURKHARDT⁴, ritenevano che avessero un percorso periferico, suddividendosi in rami uscenti con gli ultimi nervi spinali e andando ad innervare direttamente la muscolatura. Oggi più nessuno sostiene questa terminazione extramidollare ad eccezione di LEGHISSA⁷ che la considera in avannotti di *Salmo*.

Morfologia

Lo stato attuale delle nostre conoscenze sulla morfologia dei neuroni di MAUTHNER sono essenzialmente basati sulle ricerche di TAGLIANI⁸, di BECCARI⁹ e di BARTELMEZ¹⁰.

Le notevolissime dimensioni, l'elevata differenziazione, i numerosi rapporti che contraggono, fanno di questi neuroni un vero «apparato» o «sistema», pur costituito da due soli elementi. I pirenofori sono situati nel bulbo al livello delle radici del complesso VIII, e le due fibre, dopo essersi decussate, ad un livello un poco più caudale rispetto al livello di origine, si associano alle fibre del fascicolo longitudinale mediale e con questo raggiungono l'estremità caudale del midollo spinale.

L'aspetto del corpo cellulare, pur avendo delle caratteristiche comuni, presenta delle tipiche differenze nei

¹ P. MAYSER, Z. wiss. Zool. 36, 259 (1881).

² N. GORONOWITSCH, Morph. Jb. 13, 427 (1888).

³ R. KOLSTER, Verh. Anat. Ges. Jena 12, 198 (1898).

⁴ K. R. BURKHARDT, Arch. Micr. Anat. 34, 131 (1889).

⁵ B. HALLER, Morph. Jb. 17, 198 (1891).

⁶ B. F. KINGSBURY, J. comp. Neurol. 3, 139 (1895).

⁷ S. LEGHISSA, Arch. ital. Anat. Embriol. 43, 255 (1940).

⁸ G. TAGLIANI, Arch. Zool. ital. 2, 385 (1905).

⁹ N. BECCARI, Arch. ital. Anat. Embriol. 6, 660 (1907).

¹⁰ G. W. BARTELMEZ, J. comp. Neurol. 24, 87 (1915).

¹ Laboratorio di Istologia ed Embriologia della Facoltà di Scienze dell'Università di Roma.

² A. STEFANELLI, Quart. Rev. Biol. 26, 17 (1951).

³ L. MAUTHNER, Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. 34, 31 (1895).

⁴ P. OWSYANIKOW, Bull. Cl. Phys. Mat. Acad. imp. St-Petersbourg 7, 137 (1864).

⁵ A. SANDERS, Phil. Trans. London 169, 735 (1879).

⁶ G. FRITSCH, *Untersuchungen über den feinern Bau des Fischgehirns* (Berlin 1878).

⁷ G. FULLIQUET, Rec. Zool. suisse. 3, 1 (1886).

⁸ A. KOELLKER, *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*, vol. II (Leipzig 1896).

⁹ L. EDINGER, *Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Thiere* (Leipzig 1878).

Teleostei, negli Anfibi urodeli e nelle larve degli Anuri (STEFANELLI¹).

Ciò è essenzialmente dovuto al numero alla forma ed alla posizione dei dendriti, mentre il punto di emergenza del neurite è costante, in posizione dorso-mediale. Due sono i dendriti più conspicui, disposti negli Anfibi ai due poli della cellula, uno medialmente ed uno lateralmente, così che essa assume una tipica forma affusata; nei Teleostei invece essi sono disposti quasi ad angolo retto, uno diretto lateralmente ed uno ventralmente, così da conferire alla cellula una inconfondibile forma ad L capovolta. Tra gli Anuri e gli Urodeli la differenza è nel grado di sviluppo e nella diversa forma del dendrite laterale, lungo e diramato in due branche principali (una diretta all'area laterale ed una a quella vestibolare) negli Anuri, più corto, ma più grosso e ripetutamente diramato, negli Urodeli. Oltre a questi due dendriti vi sono altri dendriti minori rivolti ventralmente (fig. 1).

La fibra cilindrassile sorge, come si è detto, dal lato dorso-mediale della cellula; sottile all'emergenza, si ingrossa rapidamente e già alla decussazione risulta dotata della guaina mielinica. Il calibro della fibra va gradualmente aumentando sino ad un massimo nella regione cervicale, per poi gradualmente diminuire (FRITSCH², TAGLIANI³, LEGHIS⁴). La sua terminazione caudale è intramidollare senza presentare di norma sfioccature. Nei Teleostei la fibra di MAUTHER presenta numerose cortissime fibre collaterali che a mala pena sporgono dalla guaina mielinica e che conferiscono alla fibra un aspetto spinoso. Queste collaterali si mettono in rapporto sinaptico, come ora vedremo, con i neuriti delle cellule motorie spinali. Simili collaterali sono presenti, sebbene in minor numero, anche negli Urodeli, ma sono invece assenti nelle larve degli Anuri.

Rapporti sinaptici

Numerosi e complessi sono i rapporti che i neuroni di MAUTHNER contraggono.

Rapporti dendritici. Il dendrite laterale, mediante la sua biforazione, si mette in rapporto con l'area della linea laterale (negli Anfibi detta «isola dorsale di KINGSBURY») e con l'area vestibolare. Il ramo ventrale si impegna tra le fibre radicolari dell'VIII e in qualche caso è stato osservato con evidenza un percorso periferico sino al ganglio VIII. Non è nota tuttavia l'ultima destinazione di questo ramo dendritico che da qualche autore, per questa sua caratteristica (HALLER⁵), è stato considerato come neurite. Il dendrite mediale (o medio-ventrale) si sfocca tra le fibre del tratto tetto-spinale (impropriamente detto lemnisco tettale) e tra le cellule

del tegmento motorio. I dendriti ventrali intermedi, più brevi e variabili di numero, si mettono essenzialmente in rapporto con il fascio longitudinale laterale che è prevalentemente formato da fibre bulbo-tettali (dirette al *torus semicircularis*) e da poche fibre tetto-bulbari (BECCARI¹) ed è in rapporto con le fibre arcuate dorsali che dai centri statici vanno al tetto.

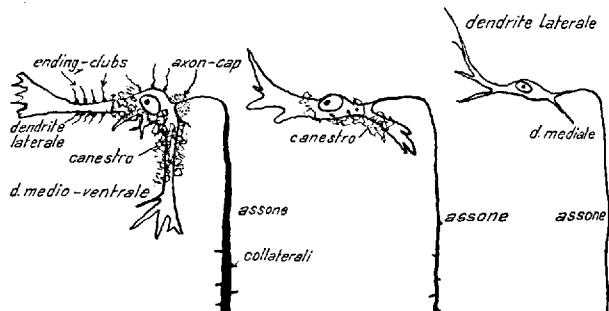


Fig. 1. Schema della struttura delle cellule di MAUTHNER nei Teleostei, negli Anfibi urodeli e nelle larve degli Anfibi anuri.

Sinapsi somatiche. Oltre a questi rapporti dendritici vi sono diverse sinapsi assai caratteristiche, direttamente collegate con il corpo cellulare o con la base dei grossi dendriti. 1° Il «canestro pericellulare» di BECCARI (o *pericellular nest* di MAYSER), costituito da fibre midollate e nude provenienti dal VII e dal VIII, dal fascicolo longitudinale laterale, da collaterali delle fibre arcuate dorsali e forse (secondo BECCARI) dal fascicolo longitudinale mediale. Tale canestro avvolge il corpo cellulare e la base dei due grossi dendriti e termina sul corpo cellulare con sinapsi a bottone (*terminal feet* di MARUI², *end feet* di TIEGS³). Questa sinapsi ha il massimo sviluppo nei Teleostei mentre è scarsamente sviluppata negli Urodeli; è assente come struttura tipica negli Anuri. 2° L'*axon cap*, o «massa x» di BECCARI, è un fitto neuropilo a forma di cupola adagiato attorno alla zona di emergenza del neurite, costituito esclusivamente di fibre nude (BARTELMEZ⁴) che deriverebbero dal fascio sopracommessurale. È presente solo nei Teleostei. 3° Le «clave terminali» o *ending clubs* (TIEGS³, BARTELMEZ e HOERR⁵, BODIAN⁶) sono particolari sinapsi di fibre derivanti dal sistema ottavo-laterale. Queste clave terminali non sono presenti negli Anfibi. Negli Anfibi pertanto, e specialmente nelle larve degli Anuri, tutti i sistemi sinaptici sono assai semplificati rispetto a quelli dei Teleostei.

Sinapsi assoniche. Particolarissime sinapsi, descritte da BECCARI⁸, sono in relazione con l'assone e precisamente con le sue corte collaterali. I neuriti delle cellule

¹ A. STEFANELLI, Quart. Rev. Biol. 26, 17 (1951).

² K. MARUI, J. comp. Neurol. 30, 127 (1918).

³ O. W. TIEGS, J. comp. Neurol. 52, 189 (1931).

⁴ G. W. BARTELMEZ, J. comp. Neurol. 24, 87 (1915).

⁵ G. W. BARTELMEZ e L. HOERRN, J. comp. Neurol. 57, 401 (1933).

⁶ D. BODIAN, J. comp. Neurol. 57, 401 (1933).

⁷ A. STEFANELLI e A. OSTI, Boll. Zool. 13, 185 (1942).

⁸ N. BECCARI, Arch. ital. Anat. Embriol. 6, 660 (1907).

² G. FRITSCH, Untersuchungen über den feinen Bau des Fisch-gehirns (Berlin 1878).

³ G. TAGLIANI, Arch. Zool. ital. 2, 385 (1905).

⁴ S. LEGHIS⁴, Pubbl. Staz. Zool. Napoli 20, 122 (1946).

⁵ B. HALLER, Morph. Jb. 17, 198 (1891).

reticolari motorie spinali prima di portarsi alla radice di emergenza, si accostano alla fibra di MAUTHNER e si mettono in contatto con le sue collaterali, o direttamente o con una breve prominenza del neurite stesso. BECCARI chiamò questo rapporto sinapsi «assonica».

Significato morfologico

L'opinione dei più antichi autori e quella dello stesso TAGLIANI¹ era che la cellula di MAUTHNER fosse un particolare elemento dei centri vestibolari. Alcuni la considerarono un elemento specializzato del nucleo di DEITERS. BECCARI², contro l'opinione allora dominante, suppose che si dovesse piuttosto considerare la cellula di MAUTHNER un elemento del tegmento motorio, considerandola uno specializzato elemento reticolare. Ricordo tuttavia come questa derivazione avesse allora un relativo valore in quanto il BECCARI stesso riteneva che lo stesso nucleo di DEITERS fosse un gruppo specializzato di cellule reticolari staccatesi dalla posizione normale e migrato verso la radice dell'VIII. JOHNSTON³, a ragione secondo me, si è opposto contro questa derivazione e io stesso ho potuto definire nei Petromizonti⁴ una origine ben diversa del nucleo di DEITERS: dai così detti nuclei ottavo-motori di TRETIAKOFF, che con i centri tegmentali non hanno nulla a che vedere.

Lo studio comparativo da me condotto nei Petromizonti mi ha permesso invece di identificare tra gli elementi giganti reticolari una coppia omologabile perfettamente per posizione e rapporti con la coppia mauthneriana dei Pesci e Anfibi. Lo studio dei Teleostei anguilliformi (*Anguilla*) mi ha dato una ulteriore conferma di questo fatto: che le cellule di MAUTHNER altro non sono che una coppia particolarmente differenziata di elementi reticolari del tegmento. Infatti, tra le diciassette coppie di elementi giganti, una coppia è perfettamente omologabile alla coppia di MAUTHNER sebbene non ne abbia l'elevato differenziamento e non dia origine alla fibra gigante (STEFANELLI⁵, STEFANELLI e CAMPOSANO⁶). Nelle larve di *Grongo* e di *Murena*, BAFFONI (osservazione inedita) ha potuto constatare come il neuroblast mauthneriano sia identificabile; ma poi non si sviluppi di più degli altri elementi reticolari.

Un'altra dimostrazione della natura tegmentale della cellula di MAUTHNER è deducibile dalle mie osservazioni nelle larve di Anfibi anuri⁷. Mentre in molte specie sono presenti e costituiscono con il loro neurite un caratteristico apparato mauthneriano (in *Rana*,

Hyla, *Discoglossus*, *Xenopus*), seppure semplificato nei riguardi di vari sistemi sinaptici, mancano nelle larve dei Bufonidi (*Bufo vulgaris*, *B. viridis*), sebbene alle volte si possa riconoscere nella loro sede la presenza di una cellula tegmentale che però non ha assunto nessuna delle caratteristiche mauthneriane, tra cui la grandezza del pirenoforo e la grossezza della fibra (STEFANELLI¹, ZACCHEI²). Va notato che mentre nel *Discoglossus* di Sardegna le cellule di MAUTHNER sono presenti, pare, per lo meno in base a un lotto di materiale ricevuto, che manchino, con caratteristica simile a quella dei Bufonidi, in quelli di Sicilia. Ma la cosa merita una conferma poiché potrebbe essere interessante per questioni di sistematica. Inoltre interessante è il caso della *Rana esculenta* in cui ho potuto constatare la costanza al livello della radice del V di un'altra coppia di elementi giganti, non inferiori in grandezza a quella mauthneriana, che ho chiamati «elementi premauthneriani»⁸.

Funzione

I primi osservatori, non conoscendo la morfologia e la natura dei neuroni di MAUTHNER, attribuirono loro significati assai diversi che si sono poi dimostrati errati. Così OWSYANIKOW⁴ e STIEDA⁵ attribuirono loro un valore commissurale; KOLSTER⁶ ritenevano le fibre a conduzione ascendente e quindi di natura sensoria; BURKHARDT⁷ li considerò neuroni motori diretti attribuendo alle fibre un percorso periferico (una simile concezione è stata di recente ripresa, come si è detto, da LEGHISSE⁸). Anche altri autori, come l'HALLER⁹, attribuirono ai neuroni di MAUTHNER un valore motorio diretto, ma considerando fibre motorie con percorso periferico i dendriti.

Solo TAGLIANI¹⁰, BECCARI¹¹ e BARTELMEZ¹², in base alle loro precise identificazioni morfologiche basate su metodi argentici, hanno potuto attribuire ai neuroni di MAUTHNER un giusto valore funzionale, anche se, come vedremo dalle mie recenti osservazioni, alcuni aspetti debbano essere modificati.

TAGLIANI pose in relazione questi neuroni con l'attività natatoria esplicata con il movimento ortotonico del tronco e della coda. BECCARI, tenendo presente la natura tegmentale di questi elementi, li considerò deputati sia alla coordinazione dei movimenti ortotonici del tronco e della coda, sia motori diretti in base alla sua interpretazione di centri motori iniziali attri-

¹ G. TAGLIANI, Arch. Zool. Ital. 2, 385 (1905).

² N. BECCARI, Arch. Ital. Anat. Embriol. 6, 660 (1907).

³ J. JOHNSTON, Anat. Anz. 37, 153 (1910).

⁴ A. STEFANELLI, Arch. Zool. Ital. 20, 117 (1934); 24, 209 (1937).

⁵ A. STEFANELLI, Acta Pont. Acad. Sci. 7, 26 (1943).

⁶ A. STEFANELLI e A. CAMPOSANO, Pubbl. Staz. Zool. Napoli 20, 19 (1946).

⁷ A. STEFANELLI, Riv. Biol. 41, 249 (1949); Boll. Zool. 16, 139

(1949); Rend. Accad. naz. Lincei 8, 59 (1950); *Genetic Neurology* (Chicago 1950).

⁸ A. STEFANELLI, Rend. Accad. naz. Lincei. 7, 146 (1949).

⁹ A. ZACCHEI, Rend. Accad. naz. Lincei. 7, 150 (1949).

¹⁰ A. STEFANELLI, Boll. Zool. 13, 117 (1942).

¹¹ P. OWSYANIKOW, Bull. Cl. Phys. Mat. Acad. imp. St-Petersbourg 7, 137 (1864).

¹² L. STIEDA, Z. wiss. Zool. 18, 1 (1867); 20, 273 (1870).

¹³ R. KOLSTER, Verh. Anat. Ges. Jena 12, 198 (1898).

¹⁴ K. R. BURKHARDT, Arch. Micr. Anat. 34, 131 (1889).

¹⁵ S. LEGHISSE, Arch. Ital. Anat. Embriol. 43, 255 (1940).

¹⁶ B. HALLER, Morph. Jb. 17, 198 (1891).

¹⁷ G. TAGLIANI, Arch. Zool. Ital. 2, 385 (1905).

¹⁸ N. BECCARI, Arch. Ital. Anat. Embriol. 6, 660 (1907).

¹⁹ G. W. BARTELMEZ, J. comp. Neurol. 24, 87 (1915).

buita ai centri tegmentali dei Vertebrati inferiori, escludendo invece alla cellula di MAUTHNER il valore di particolare cellula acustica come era propenso a credere TAGLIANI, che la omologava al nucleo acustico ventrale.

Anche TELLO¹ si collega al punto di vista di BECCARI e HERRICK², confermandone i dati, e mette in risalto come negli Ittiopsidi il sistema di MAUTHNER possa essere stimolato dalla periferia attraverso i centri vestibolo-laterali e centralmente attraverso i tratti spino-bulbari e tetto-bulbari e dal fascicolo longitudinale mediale e, localmente, dagli altri centri del tegumento motorio.

Interessante, sebbene manchino sicure prove del fatto, è l'interpretazione di COGHILL³ che attribuisce alle cellule di MAUTHNER un valore nella natazione, ma non come elementi eccitatori, ma di inibizione, basandosi soprattutto sul fatto che i rapporti delle fibre di MAUTHNER nel midollo spinale non sono solo con le cellule motorie radicolari, ma anche con elementi intercalari.

Anche SZEPSENWOL⁴ in base a sue osservazioni sulla neurofibrillazione nella istogenesi degli Anfibi anuri (invero poco convincenti nella documentazione) vede evidenti rapporti tra sviluppo di questo neurone e l'iniziarsi della attività natatoria. A simili conclusioni giunge il LEGHIS⁵ con sue osservazioni sulla neuro-istogenesi e comportamento negli embrioni e larve di *Ambystoma* (va sempre ricordata la sua inaccettabile opinione di una innervazione diretta della muscolatura codale da parte delle fibre di MAUTHNER, inaccettabile sia per la natura tegmentale di questi neuroni [sarebbe come dire che le fibre del fascicolo longitudinale mediale hanno percorso periferico], sia per non essere mai riuscito a constatare *de visu* questo fatto).

DETWILER⁶, con diversi esperimenti, cercò di indagare sul significato funzionale di questi neuroni asportando, in embrioni di *Ambystoma*, una o entrambe le cellule di MAUTHNER e comparando quindi il comportamento degli operati con soggetti normali e con operati di asportazione di una o entrambe le otocisti. L'autore conclude confermando il valore di questi neuroni nella coordinazione del movimento natatorio, influendo sulla attività flessoria della coda.

Anch'io ho ripreso queste esperienze operando embrioni allo stadio di bottone codale di *Rana esculenta*, sia di asportazione dell'area di differenziamento dei neuroni di MAUTHNER (da un lato o da entrambi), sia asportando una o entrambe le otocisti, sia interrom-

pendo l'allungato anteriormente o posteriormente al livello delle cellule di MAUTHNER¹. In conclusione queste esperienze hanno dimostrato che le larve operate di asportazione delle cellule di MAUTHNER manifestano difetti di natazione dopo tre giorni dalla operazione, ma come all'ottavo giorno questi scompaiano. Invece negli operati di asportazione delle otocisti i disturbi nel nuoto si manifestano solo dopo otto giorni, ma i difetti non scompaiono. È evidente dal differente comportamento l'indipendenza relativa della attività mauthneriana da quella vestibolare e come già nell'embrione la sua funzione possa essere sostituita da meccanismi vicarianti. Vedremo l'importanza di questa osservazione per quello che diremo in seguito sui meccanismi vicarianti che naturalmente si manifestano in alcuni Teleostei.

Il BECCARI, nel suo fondamentale lavoro del 1907², attribuisce grande importanza per lo sviluppo dell'apparato mauthneriano alla linea laterale e ritiene che, filogeneticamente, con lo sparire di questa sparso anche l'apparato mauthneriano. Questo concetto è risultato vero dalle mie osservazioni, ma non considerando la linea laterale a se stante, ma associata allo sviluppo della coda quale organo di propulsione nel nuoto. Già TAGLIANI aveva espresso il concetto del rapporto di questi neuroni col movimento ortotonico del tronco e della coda: io limito nettamente questa relazione al solo movimento della coda e considero lo sviluppo dell'apparato mauthneriano in relazione con la linea laterale solo in quanto collegata con i centri motori della coda. Infatti mancano i neuroni di MAUTHNER in Teleostei, pur munitissimi di linea laterale, ma sprovvisti di coda (*Orthagoriscus*) o sedentari o con movimento natatorio prevalentemente dovuto al moto del tronco (anguilliformi), e così mancano nello *Xenopus* adulto in cui pure è presente una sviluppatissima linea laterale, ma la coda si è perduta con la metamorfosi (STEFANELLI³). Anche sperimentalmente ho potuto controllare la veridicità della importanza della coda asportandola a tritoni adulti e impedendone la rigenerazione con la cucitura dei lembi cutanei del moncone: si ha una netta ipotrofia della cellula (STEFANELLI⁴).

Reciprocamente, mancano i neuroni di MAUTHNER in Anfibi urodeli muniti di coda, ma privi di linea laterale, in quanto specie adattati a vita esclusivamente terragnola (*Geotriton*)³. In altre parole, per lo sviluppo dell'apparato mauthneriano occorre che siano sviluppati entrambi gli organi, coda, quale organo natatorio, e linea laterale, in quanto questi neuroni servono essenzialmente alla connessione tra questo organo di senso e i centri motori della coda: è sufficiente pertanto l'assenza di uno dei due estremi perché,

¹ A. STEFANELLI, Mem. Accad. naz. Lincei 1, 25 (1947).

² N. BECCARI, Arch. ital. Anat. Embriol. 6, 660 (1907).

³ A. STEFANELLI, Riv. Biol. 41, 249 (1949); Boll. Zool. 16, 139 (1949); Rend. Accad. naz. Lincei 8, 59 (1950); *Genetic Neurology* (Chicago 1950).

⁴ A. STEFANELLI, Rend. Accad. naz. Lincei 13, 294 (1952).

¹ F. TELLO, Trab. Lab. Invest. Biol. Madrid 7, f. 1 (1909).
² C. J. HERRICK, J. comp. Neurol. 24, 343 (1914).
³ G. E. COGHILL, J. comp. Neurol. 42, 1 (1926); *Anatomy and the Problem of Behaviour* (Cambridge 1929); Psychiat. neurol. Bladen 33, 386 (1934).

⁴ J. SZEPSENWOL, C. r. Soc. Biol. 119, 10 (1935); C. r. Ass. Anat. Montpellier 30, 495 (1935).

⁵ S. LEGHIS⁵, Arch. Zool. ital. 29, 213 (1941).

⁶ S. R. DETWILER, J. Exp. Zool. 48, 15 (1927); 64, 415 (1933); 104, 343 (1947).

inutili, non si sviluppano. È questo quello che è risultato dalle osservazioni morfo-ecologiche da me condotte su vasto materiale e che sono oggetto del prossimo paragrafo.

Morfologia ecologica

I più evidenti fatti che ci illuminano sulla attività funzionale dei neuroni di MAUTHNER sono le osservazioni di morfologia ecologica ora brevemente accennate. Questo metodo, proposto e valorizzato dal COTRONEI (1926), mio maestro, mi ha dato nel campo della neurologia (metodo che in questa applicazione potremo pertanto definire di neurologia ecologica) notevoli frutti (nello studio del paleocerebello, dei centri vestibolari, dei centri tegmentali). Si tratta, con questo metodo, di esaminare le condizioni di determinati apparati nervosi in animali, per quanto possibile affini zoologicamente, e che diversifichino più che possibile in determinate attività relativamente alle diverse condizioni ecologiche a cui sono soggetti. La natura, col suo principio di adattamento, compie l'esperienza e allo studioso non resta che metterla in evidenza sapendo scegliere opportunamente le forme da comparare. E queste esperienze della natura sono incruente e assai più perfette di quelle che lo sperimentatore può eseguire con il suo bisturi!

Così, se durante la vita di una animale vi sono profonde differenze ecologiche con il passaggio dalla vita larvale a quella dell'adulto, accompagnata da una metamorfosi organica più o meno profonda, tenendo presenti le mutate condizioni funzionali, possiamo trarre utilissime notizie sul significato funzionale di determinati centri e vie. Così, per lo studio funzionale dell'apparato mauthneriano, mi è stato validissimo lo studio comparativo tra Anfibi anuri e urodeli, tra forme acquatiche e terragnole, e tra Anuri prima e dopo la metamorfosi, e, tra i Teleostei, tra specie con tipica attività della coda nel nuoto e specie anure o con coda trasformata, o ridotta, o anguilliformi, tra specie sedentarie, rivierasche, e specie d'alto mare, tra Teleostei nuotatori modesti e forti nuotatori (in genere i predatori).

Studiando le larve di diversi Anuri¹, ho potuto constatare come il neurone di MAUTHNER sia presente in *Rana*, *Raganella*, *Discoglossus* (di Sardegna), *Xenopus*, ma siano assenti, come neuroni specializzati, nei Bufonidi (*Bufo vulgaris* e *B. viridis*). In relazione a questo fatto si può constatare come nei Bufonidi la larva abbia un modesto sviluppo della linea laterale, come si può constatare non solo dallo studio dei bottoni periferici, ma anche dallo sviluppo modestissimo dell'isola dorsale di KINGSBURY; inoltre la coda è poco muscolosa e con pinne poco sviluppate e infine la vita

larvale è assai breve, poco meno di un mese (nella *Rana* è di due o tre mesi, ma le larve possono anche svernare).

Con la metamorfosi si ha in tutti gli Anuri l'involuzione degli elementi mauthneriani, più o meno rapidamente, anche in quelle specie che, come lo *Xenopus*, non abbandonano mai l'acqua, nemmeno dopo la metamorfosi, e in cui vi è un notevolissimo sviluppo della linea laterale. Già LARSELL¹ aveva osservata l'involuzione della cellula di MAUTHNER con la metamorfosi in *Rana pipiens* (1934) ed io ho potuto dimostrare essere questo un fenomeno generale negli Anuri. Recentemente TUSQUES² dichiarò che ciò non avviene. In realtà tale atrofia di norma non è subitanea e la presenza delle cellule si protrae per qualche tempo e in alcuni casi sono state descritte anche in giovani adulti (BECCARI³). Ma esse sono atrofiche, con cromatolisi diffusa, con citoplasma che con i metodi argentici appare omogeneo, senza neurofibrille, e, quel che è più importante, con sviluppo ridotto dei dendriti e la completa atrofia del neurite. In tali condizioni anche la eventuale sopravvivenza della cellula nei giovani non ha valore da un punto di vista funzionale. Nell'*Hyla* e *Rana* l'atrofia completa si manifesta in genere circa dopo un mese dalla metamorfosi (STEFANELLI⁴, BAFFONI e CATTE⁵) mentre in *Xenopus* essa avviene circa dopo tre mesi (STEFANELLI⁶). Ma, pur con diversa rapidità, l'involuzione delle cellule di MAUTHNER negli Anfibi anuri è un fatto generale e va messo in relazione con l'atrofia della coda (non della linea laterale perché va ricordato che nell'adulto di *Xenopus* tale sistema di senso è sviluppatissimo: MAURER, CALABRESI, FARHRENHOLZ). Interessante è il fatto constatato nel mio Laboratorio da BAFFONI e CATTE⁵ della più rapida involuzione delle cellule di MAUTHNER accelerando la metamorfosi di girini di Anuri trattati con estratti tiroidei. Negli Anfibi urodeli trattati alla stessa maniera si ha solo una ipotrofia cellulare (BAFFONI⁷). Anche con la amputazione della coda in girini di Anuri (BAFFONI⁸) si ha una più rapida involuzione della cellula.

Negli Urodeli non vi è atrofia con la metamorfosi e la cellula si presenta ben sviluppata nell'adulto ed è raggiunto un grado di differenziamento maggiore che nelle larve degli Anuri (fig. 1). Tuttavia anche gli Urodeli ci offrono due bellissimi esempi della relazione tra questi neuroni e lo sviluppo della coda quale organo della natazione. Così mancano i neuroni di MAUTHNER in *Geotriton* (intendo la presenza di neuroni differenziati

¹ O. LARSELL, J. comp. Neurol. 60, 473 (1943).

² L. TUSQUES, C. r. Soc. Biol. 165, 1556 (1951).

³ N. BECCARI, *Neurologia comparata* (Firenze 1934).

⁴ A. STEFANELLI, Riv. Biol. 41, 249 (1949); Boll. Zool. 18, 139 (1949); Rend. Accad. naz. Lincei 8, 59 (1950); *Genetic Neurology* (Chicago 1950).

⁵ G. BAFFONI e G. CATTE, Riv. Biol. 43, 373 (1951).

⁶ A. STEFANELLI, Ricerca sci. 20, 5 (1950).

⁷ G. BAFFONI, Rend. Accad. naz. Lincei 14, 138 (1953).

⁸ G. BAFFONI, Rend. Accad. naz. Lincei 12, 189 (1952).

¹ A. STEFANELLI, Riv. Biol. 41, 249 (1949); Boll. Zool. 18, 139 (1949); Rend. Accad. naz. Lincei 8, 59 (1950); *Genetic Neurology* (Chicago 1950); Rend. Accad. naz. Lincei 7, 146 (1949); Ricerca sci. 20, 5 (1950).

e non di cellule segmentali che, per posizione, possono essere omologati a questi) che vive in luoghi umidi, ma non va mai in acqua e partorisce figli già metamorfo- sati; la sua coda è del tutto priva di pinne e non vi è organo della linea laterale (STEFANELLI¹). Interessante è anche la condizione del *Triton cristatus* in cui ho potuto constatare come le dimensioni delle cellule di MAUTHNER varino con le stagioni, essendo più grosse in primavera durante il periodo della riproduzione quando l'animale vive nell'acqua e più ridotte in inverno quando passa il letargo all'asciutto. È noto come ciclicamente si sviluppino le pinne codali e come i bottoni della linea laterale da una posizione profonda i portino alla superficie della pelle. Infine, sperimentalmente (STEFANELLI²), amputando Tritoni della coda, e impedendo la rigenerazione con la cucitura dei lembi cutanei, si ha l'atrofia della cellula.

Altre importanti relazioni di sviluppo delle cellule di MAUTHNER con lo sviluppo della coda quale organo del nuoto ci sono offerte dai Teleostei.

Già TAGLIANI³ aveva notata l'assenza delle fibre di MAUTHNER in un Teleosteo senza coda, l'*Orthagoriscus mola*, e così pure in diversi pesci di fondo (*Lophius*, *Uranoscopus*, *Blennius*). In realtà, l'assenza di tali cellule e fibre si ha solo nelle forme sedentarie ed io l'ho potuta controllare in *Uranoscopus*, ma in *Blennius*, come in altre forme di fonde studiate da un mio collaboratore (DE ANGELIS⁴), quali il *Gobius joso*, il *Clinus argenteus*, il *Trachinus radiatus*, la *Solea impar*, la *Scorpaena porcus*, la *Trigla corax* e l'*Arnoglossus ghromanni*, le cellule sono presenti, seppure di ridotte dimensioni e munite in genere di un cospicuo *axon cap*. Ma la fibra non è di dimensioni peculiari e non è riconoscibile tra le altre del fascicolo longitudinale mediale.

Così mancano tipici neuroni di MAUTHNER negli anguilliformi. Nelle Anguille adulte (STEFANELLI⁵, STEFANELLI e CAMPOSANO⁶) vi sono 17 coppie di elementi segmentali: una coppia di queste, per posizione e rapporti, è omologabile alla coppia mauthneriana, ma non ha nessuna delle caratteristiche specifiche. Non produce infatti fibre giganti e non esistono gli speciali sistemi sinaptici. Che queste cellule siano le omologhe di quelle mauthneriane lo si vede ancor meglio nelle larve (osservazioni inedite in *Grongo* e *Murena* di BAFFONI) in cui queste cellule, come quelle di MAUTHNER, hanno una precocissima differenziazione dovuta alle dimensioni del nucleo (come è stato osservato per le cellule di MAUTHNER tipiche di *Brachydanio*

da STEFANELLI e BAFFONI¹); ma queste cellule poi non subiscono un ulteriore differenziamento specifico, ma solo quello di elementi reticolari giganti.

Questa condizione degli anguilliformi è in evidente rapporto con la forma di natazione determinata più che dal moto della coda, dal movimento serpantino di tutto il lunghissimo tronco.

Studiando recentemente² la condizione dei neuroni di MAUTHNER in Teleostei di forma tipica con varia attività natatoria, ho potuto constatare una condizione apparentemente paradossale: mentre negli adulti di Teleostei d'acqua dolce e di mare che vivono in relazione con il fondo, e non sono dotati di particolare attività natatoria, l'apparato mauthneriano è ben sviluppato e si notano le due fibre di MAUTHNER di notevoli dimensioni (fig. 3G), nei Teleostei dotati di elevata attività natatoria, quali sono quelli di alto mare, abissali e predatori in genere, anche d'acqua dolce, i neuroni di MAUTHNER presentano condizioni di profonda atrofia sino alla completa distruzione (fig. 2 C, E, F). Tale atrofia è di vario grado nelle diverse specie ed è soprattutto notevole negli adulti di maggior mole (nello ambito delle dimensioni somatiche specifiche) e la modalità della atrofia cellulare e della fibra è anche varia in diverse specie. Così, mentre nei Teleostei abissali da me studiati (*Maurolicus pennati*, *Argyropelacus hemigymnus*, *Scopaelus benoiti*) e in *Pelamis sardoa*, si osserva una degenerazione cellulare a carattere colliquativo, con fase di rigonfiamento a bolla del nucleo, così che in molti individui al posto della cellula rimane una cavità ovoidale (fig. 2F), in altri, come in *Clupea*, *Esox lucius*, *Engraulis* e, in grado minore, in *Salmo* e in *Brachydanio*, si ha una degenerazione per gelazione che porta ad un graduale insecchimento del corpo cellulare (fig. 2 C, E). In questi un residuo della cellula si può osservare anche in individui di una certa mole.

Fenomeno interessante è lo straordinario sviluppo che assumono i sistemi sinaptici e specialmente l'*axon cap* attorno alla cellula che sta per degenerare e tali sistemi sono ancora osservabili in individui in cui la cellula è già completamente distrutta ad affollare la sede che questa prima occupava (fig. 2 C, E). Non mi è dato di sapere per ora se in individui molto vecchi anche questi sistemi finiscano per regredire. Curioso è anche il fatto della maggior resistenza della grossa fibra così che in certi casi è possibile osservarla ancora in apparenti buone condizioni quando già la cellula è distrutta. Allora si ha l'impressione che questa fibra ad un certo punto si sfocchi in un groviglio di fibre: i sistemi sinaptici residui. È questo l'aspetto che è stato osservato da MAYSER³ e che ha fatto supporre la fibra a conduzione ascendente considerando tale

¹ A. STEFANELLI, Riv. Biol. 41, 249 (1949); Boll. Zool. 16, 139 (1949); Rend. Accad. naz. Lincei. 8, 59 (1950); *Genetic Neurology* (Chicago 1950).

² A. STEFANELLI, Rend. Accad. naz. Lincei 13, 294 (1952).

³ G. TAGLIANI, Arch. Zool. Ital. 2, 385 (1905).

⁴ C. DE ANGELIS, Boll. Pesca., Pisc., Idrobiol. 5, ... (1950).

⁵ A. STEFANELLI, Acta Pont. Acad. Sci. 7, 26 (1943).

⁶ A. STEFANELLI e A. CAMPOSANO, Pubbl. Staz. Zool. Napoli 20,

19 (1946).

² A. STEFANELLI, Rend. Accad. naz. Lincei (in stampa).

³ P. MAYSER, Z. wiss. Zool. 36, 259 (1881).

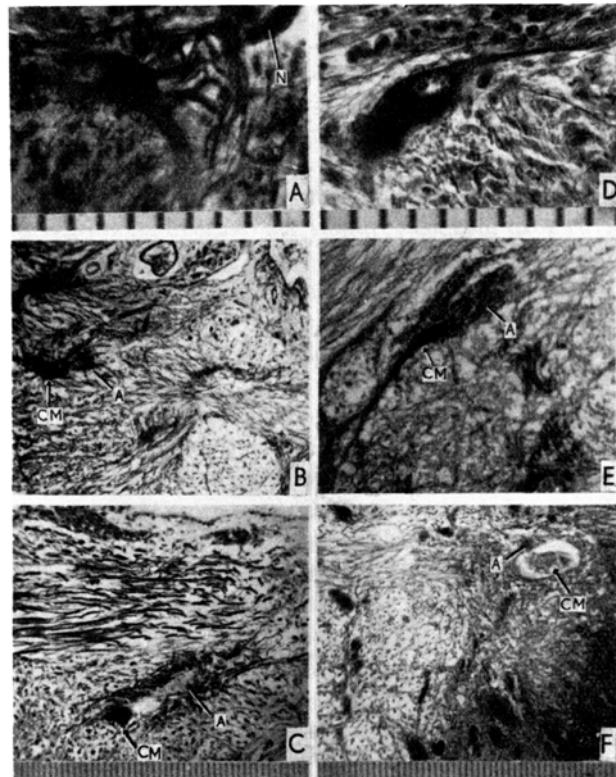


Fig. 2. Cellule di MAUTHNER di: A, *Brachydanio rerio* di un mese (animale lungo 10 mm); B, *Cyprinus auratus* (animale di 20 cm); C, *Esox lucius* (di 60 cm); D, *Salmo irideus* (avannotto di 30 mm); E, *Salmo fario* (di 30 cm); F, *Pelamis sardoa* (di 45 cm). Notare in B, C, E il grande sviluppo dell'axon cap (A), specie in C ed E. In F notare la degenerazione colliquativa della cellula di MAUTHNER (CM). In A con (N) è indicata la fibra nella regione del chiasma. Metodo BODIAN al protargolo; ogni divisione della scala in calce 10 μ .

groviglio, che definì un *caput medusae*, quale arborizzazione terminale della fibra (vedi figura 2C, E lettera A). La maggior resistenza della fibra è probabilmente da mettersi in relazione con la sua condizione maggiormente gelificata.

Le ricerche condotte da BAFFONI e SERRA¹ su un piccolo e vivacissimo Teleosteo d'acqua dolce, il *Brachydanio rerio*, hanno potuto illustrare tutto il ciclo della citomorfosi di questi neuroni dimostrando tali modificazioni di aspetto.

Ho detto che tale distruzione dell'apparato mauthneriano, apparato tipico del nuoto, proprio nei Teleostei più forti nuotatori, sia solo un paradosso apparente. Facendo infatti un esame comparativo (STEFANELLI²) tra specie in cui tale apparato si conserva e specie in cui si distrugge, si può constatare la enorme differenza di sviluppo del fascicolo longitudinale mediale. Nella figura 3G e H sono illustrate le condizioni di questo fascicolo, all'altezza del calamus, di un *Cyprinus* (di 20 cm di lunghezza corporea) e di un luccio di 60 cm. Pur considerando le differenze di mole è evidente il numero assai superiore di fibre nel



Fig. 3. Il fascicolo longitudinale mediale, allo stesso ingrandimento della figura precedente B e C: di *Cyprinus auratus* in G e di *Esox lucius* in H. Notare in G le due grosse fibre di MAUTHNER (ben più grosse della cellula di origine!); in H l'enorme sviluppo del fascicolo e la estrema riduzione delle fibre di MAUTHNER ridotte quasi alle dimensioni, delle altre fibre.

Ogni divisione della scala in calce 10 μ .

¹ G. BAFFONI e L. SERRA, Riv. Biol. 44, 469 (1952).

² A. STEFANELLI, Rend. Accad. naz. Lincei (in stampa).

secondo dove le fibre di MAUTHNER sono ridottissime, in condizione di residuo, essendo le cellule già atrofizzate (fig. 2C). È evidente che nei forti nuotatori al sistema bineuronale di MAUTHNER si sostituisce un sistema più complesso, formato da numerosi neuroni tegmentali che contribuiscono con le loro fibre ad una notevole ipertrofia del fascicolo longitudinale mediale.

Discussione dei risultati

Da tutti questi risultati, anatomici, anatomo-comparativi, sperimentali e morfo-ecologici, mi sembra che si possano trarre delle soddisfacenti deduzioni sul significato morfologico e funzionale di questi peculiariissimi neuroni degli Ittiopsidi.

In primo luogo appare evidente la natura tegmentale delle cellule di MAUTHNER: ce lo dicono la condizione dei Petromizonti, quella dei Teleostei anguilliformi, dei Teleostei con coda non adatta al nuoto o sedentari, quella delle larve dei Bufonidi. Questo fatto pone già tali elementi tra quelli deputati alla coordinazione motoria. Le connessioni indicano chiaramente il meccanismo di tale coordinazione: da un lato la connessione predominante con il sistema della linea laterale (l'esistenza di tale apparato è indispensabile per lo sviluppo di questi elementi), dall'altro la connessione sinaptica dell'assone con i neuriti delle cellule radicolari motorie del midollo spinale essenzialmente della coda (se non vi è coda adatta alla natazione non vi è apparato mauthneriano). I neuroni di MAUTHNER sono pertanto *essenzialmente* neuroni di connessione tra i centri laterali e i centri motori della coda o della natazione. Dico essenzialmente in quanto questi sono i centri la cui presenza condiziona le sviluppo dell'apparato mauthneriano, ma, come abbiamo visto, i rapporti della cellula sono molteplici e, nell'ordine, troviamo rapporti con il vestibolare, con l'acustico (connessione col *torus semicircularis*), con i centri visivi del tetto, con i centri tegmentali ed il fascicolo longitudinale mediale. L'apparato mauthneriano si può pertanto definire un «apparato del nuoto espletato con il movimento della coda». Esso partecipa a tale funzione sia nella normale natazione, sia per variazioni riflesse nella direzione di movimento. Porto un esempio esplicativo: un pesce in un acquario non urta mai, senza poterla vedere, la parete di vetro e così non urta, anche nella completa oscurità, contro gli ostacoli. Il meccanismo riflesso che entra in gioco può essere così concepito: l'animale si avvicina, ad esempio; obliquamente contro la parete; crea una compressione del liquido che stimola più il sistema laterale di un lato e da qui la cellula di MAUTHNER del lato opposto, che a sua volta, imprimendo ai centri motori del lato opposto una maggiore attività, corregge la direzione dell'animale facendogli assumere una posizione normale rispetto all'ostacolo che viene così, in via riflessa, evitato. Così il nuoto rettilineo è mantenuto tale per

il bilanciato eccitamento che i colpi di coda fanno esercitare sui sistemi laterali dei due lati.

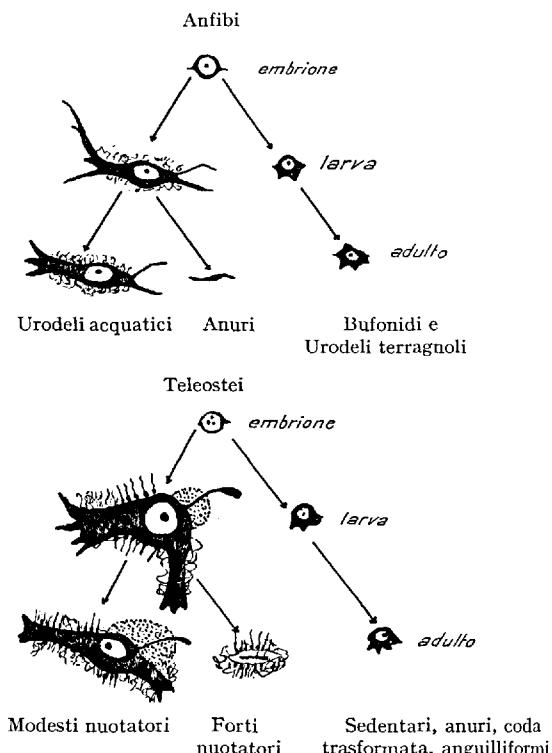


Fig. 4. Schema della citomorfosi dei neuroni di MAUTHNER in Anfibi e Teleostei con indicate le condizioni di atrofia negli adulti.

Un'altra questione che risulta da queste ricerche morfo-ecologiche è che l'apparato di MAUTHNER deve essere considerato un'apparato eminentemente «larvale» (STEFANELLI¹). Può rimanere nell'adulto in quelle particolari condizioni in cui l'attività natatoria non si modifica di molto dalla condizione della larva, come per esempio negli Urodeli acquatici e in molti pesci rivierasci, ma, sia che le condizioni di nuoto cessino (Anuri) o si modifichino, sia diminuendo il valore della coda nella natazione, sia aumentando enormemente tale attività, essi regrediscono, per lasciare, nell'ultimo caso, ad un apparato multineuronale vicariante la funzione che nella larva era a carico di un apparato bineuronale. Sono elementi «larvali» che possono essere considerati alla stessa stregua di altri neuroni che ormai da tutti sono considerati in questo senso, come ad esempio le cellule dorsali di RHOHN-BEARD, anche se, in particolari specie siano state descritte anche nell'adulto.

La particolarissima condizione di un apparato costituito da soli due neuroni, può essere spiegata considerando la condizione dello sviluppo degli Anfibi e dei Teleostei, dove, e specialmente in questi ultimi, precocissimamente incominciano i movimenti della coda e della natazione: precocissimamente questi neuroni,

¹ A. STEFANELLI, Rend. Accad. naz. Lincei (in stampa).

i primi di tutto il sistema nervoso, si differenziano. A sole 24 h dalla fecondazione già sono identificabili i due neuroblasti per le peculiari dimensioni del nucleo (STEFANELLI e BAFFONI¹). Questi due neuroni coordinano i primi movimenti della larva e quindi, subendo un notevolissimo accrescimento, si adeguano alle necessità natatorie via via crescenti. E nelle forme in cui tali attività non superano certi limiti i neuroni di MAUTHNER si conservano e funzionano anche nell'adulto (come nella maggioranza dei pesci rivieraschi di mare e di acqua dolce, non dotati di particolare vivacità), mentre in quelle specie in cui si manifesta una notevole vivacità e una potenza di nuoto in relazione a particolari condizioni ecologiche (pesci d'alto mare, predatori, ecc.) i due elementi non sono più sufficienti, avendo le possibilità di accrescimento cellulare un limite, e vengono sostituiti gradualmente da nuovi numerosi elementi del sistema tegmentale, così che il fascicolo longitudinale mediale assume notevolissime dimensioni (fig. 3). Così, costruito un nuovo sistema plurineuronale, il sistema bineuronale larvale regredisce. Il conspicuo affollamento dei sistemi sinaptici attorno alla cellula di MAUTHNER nei Teleostei adulti e specialmente in quelli in cui ad un certo stadio dell'accrescimento avviene l'involuzione, sta a dimostrare come, con le aumentate sinapsi, l'attività di questi neuroni venga «sfruttata» al massimo grado.

Certamente questa visione, così espressa, è semplicistica, e ben più complessi sono i fattori concomitanti che entrano in gioco, ma certamente il processo fondamentale che determina le particolari condizioni di citomorfosi dei neuroni di MAUTHNER, diverse anche in specie molto affini, va ricercato tenendo presente la natura tipicamente «larvale» dei neuroni di MAUTHNER.

Con la figura 4 sono schematicamente indicate le varie condizioni della citomorfosi del neurone di MAUTHNER negli Anfibi e nei Teleostei.

¹ A. STEFANELLI e G. BAFFONI, Rend. Accad. naz. Lincei 12, 110 (1952).

Zusammenfassung

Die Übersicht fasst die bisherige Literatur und die eigenen Beobachtungen des Verfassers über die morphologische und physiologische Bedeutung der Mauthnerschen Neurone (Riesenzellen) bei den Ichthyopsiden (Fische und Amphibien) zusammen. Die strukturellen Unterschiede dieser Riesenzellen bei Teleostiern, Urodelen und Anurenlarven werden vor allem hinsichtlich der synaptischen Einrichtungen besprochen. Kurz dargestellte vergleichende Untersuchungen beweisen die Homologie dieser eigenartigen Neuronenpaare mit den Zellen des motorischen Tegmentums. Besonders charakteristisch sind die Verhältnisse bei den Petromyzonten und bei den aalähnlichen Teleostiern, bei denen ein tegmentales Zellpaar existiert, welches sich nach seiner Lage als Mauthnersches Paar identifizieren lässt. Die Verhältnisse der Bufonidenlarven sind vom selben Charakter. Dasselbe gilt für die Anurenlarven, bei denen sich auch noch ein prämauthnersches tegmentales Zellpaar findet. Im Hinblick auf die Histogenese wird das besondere Verhalten des Zellkernes hervorgehoben, der sich im Neuroblast, vor der cytoplasmatischen Differenzierung, durch auffällige Größe auszeichnet. Aufschlussreich für die funktionelle Bedeutung dieser Neuronen sind die morpho-ökologischen Beobachtungen. Es wird gezeigt, dass diese Zellen eine Verbindung zwischen den Zentren der Seitenlinienorgane und den motorischen Rückenmarkszentren des Schwanzes herstellen – und nicht des Rumpfes, wie von anderen Autoren behauptet worden ist. Es genügt tatsächlich, dass die hier aufgefundenen morpho-ökologischen Bedingungen zur Verkümmерung beider oder nur des einen der zwei Zentren führen, damit sich die Mauthnerschen Neurone nicht differenzieren können. Die Untersuchungen der Teleostier haben außerdem dazugeführt, dass die Mauthnerschen Neurone ausschliesslich als larvale Organe betrachtet werden müssen. Sie erhalten sich adult nur in den Arten, welche die larvale Schwimmweise beibehalten haben (Urodelen und träge Schwimmer unter den Teleostiern). Die Atrophie der Mauthnerschen Neurone tritt nicht nur dann ein, wenn der Schwanz als Schwimmorgan wegfällt, sondern auch wenn die Schwimmaktivität gewisse Grenzen, wie bei den räuberischen Teleostiern der Hochsee, überschreitet, infolge der Differenzierung eines mächtigeren, vikarierenden Systems, welches mit dem Fasciculus longitudinalis medialis in Zusammenhang steht.