



RENDICONTI DELLA R. ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
Classe di Scienze fisiche, matematiche e naturali.

Estratto dal vol. XXVI, serie 6^a, 2^o sem., fasc. 1-2. - Roma, luglio 1937-xv.

Biologia. — *Contrattilità ed eccitazione neurogena e mio-
gena negli «Ascidicea»*. Nota ⁽¹⁾ di M. FEDELE, presentata dal
Corrisp. U. PIERANTONI.

Per immunizzare il capitolo della fisiologia del sistema nervoso dei Tunicati da illazioni teoriche, nelle quali non è possibile scernere ciò che è pura speculazione da ciò che è contributo positivo di fatti, cominciamo con l'osservare che, dopo quanto io ho esposto dei risultati delle mie ricerche morfologiche, non è più ammissibile definire, come si fa da alcuni, il sistema nervoso dei Tunicati come costituito da un unico ganglio nervoso centrale, da cui si irradia la innervazione per tutte le parti del corpo, o, peggio ancora, come si pretende, senza base, da altri, da un neuroepitelio insieme con questo ganglio; il sistema nervoso degli Ascidicea, come quello dei Taliacei, risulta costituito, oltre che dal ganglio nervoso centrale, del quale in questi ultimi animali ho dimostrato strutture, funzioni e significato ⁽²⁾, di un apparato

(1) Pervenuta all'Accademia il 25 giugno 1937.

(2) M. FEDELE, *Ricerche sulla natura dei ritmi muscolari degli Invertebrati*. « Arch. di Sc. Biol. », vol. 19, p. 107, 1933.

h
B
55
13



nervoso viscerale, le cui cellule entrano in rapporto con il ganglio centrale per mezzo di un nervo, che, per i suoi rapporti e la sua distribuzione prossimale e distale, ben a ragione si può paragonare al pneumogastrico dei Vertebrati.

Negli Ascidiacei gli apparati nervosi viscerali si presentano in rapporto con il « cordone cellulare dorsale », il quale va dal ganglio centrale fino alle gonadi, correndo per lungo tratto connesso con il vaso dorsale e poi fra questo e il deferente e l'intestino, ed è connesso con cellule nervose, che forniscono fibre al sacco branchiale ed ai vari visceri.

Questo sistema nervoso autonomo, ricco di elementi nervosi cellulari e di fibre variamente intrecciantisi ed anastomizzantisì, non ha rapporti con la muscolatura del corpo delle Ascidie.

Fissate le basi strutturali, possiamo con precise direttive esaminare ciò che è stato dedotto, e ciò che possiamo legittimamente dedurre dall'esame funzionale.

Dalle prime ricerche in seguito a scervellazione della *Ciona intestinalis* si credette che persistessero i riflessi, e che questi potessero estrinsecarsi attraverso le disposizioni adatte della trama muscolare e attraverso reti nervose periferiche (Loeb, Bethe).

Loeb⁽¹⁾ non vedeva, perciò, nessuna necessità del ganglio centrale per i riflessi, e riscontrava solo una differenza di irritabilità, fra ascidie normali ed operate, nel rapporto oscillante da 1/3 ad 1/8 ad 1/18 in meno per queste ultime.

Si pensò, in seguito, ad una semplice attenuazione della sensibilità e del tono muscolare, ed alla scomparsa di solo alcuni riflessi, mentre altri sarebbero conservati (Magnus, Fröhlich, Jordan ed altri). In base alle mie ricerche, condotte su di uno studio delle strutture nervose e muscolari e sull'esame funzionale di esse, io dimostrai che, in seguito alla scervellazione, scompare ogni vero riflesso, e che i residuali movimenti estrinsecantisì nella muscolatura del corpo erano la espressione di un fenomeno puramente miogeno, rivelandosi le contrazioni in conseguenza della eccitabilità diretta delle fibre muscolari, e propagantisì esse, attraverso le sole vie di comunicazione muscolare, da fibra a fibra.

Al ganglio nervoso veniva così da me attribuita tutta l'importanza di unico centro per i riflessi, in rapporto alla muscolatura somatica, e non quella di una semplice « corta via » per essi, come si era creduto di riconoscere, attribuendo funzione di centri per i riflessi ad ipotetiche reti nervose periferiche.

In sostanza, nel campo dei fatti, pur senza scendere in minute descrizioni, possiamo precisare che le Cione integre mostrano riflessi caratteristici, manifestantisì in tipiche attività coordinate in rapporto al territorio di rece-

(1) J. LOEB, *Comparative Physiology of the Brain* ecc., capitolo 3, p. 35.

zione stimolato⁽¹⁾, e, inoltre, manifestano fenomeni dinamici ritmici, che si presentano, con le irregolarità e inversioni note, nel muscolo cardiaco, in periodiche inibizioni dell'attività ciliare (Fedele) ed in contrazioni della muscolatura somatica.

Con l'asportazione, od operando la distruzione in sito del ganglio centrale si rivela un abbassamento del tono della muscolatura somatica (Loeb, Jordan, Fedele) e la scomparsa dei riflessi (Fedele), nonchè la persistenza del ritmo cardiaco, dei tipici fenomeni della ciliatura branchiale e delle contrazioni ritmiche somatiche.

Gli autori in genere, anche posteriori alle mie ricerche, si sono arresi a constatare la scomparsa dei riflessi incrociati, più facilmente constatabili, credendo alla persistenza di altri riflessi effettuanti nella muscolatura somatica.

Ma, se accompagniamo lo studio della organizzazione nervosa con quella muscolare, è facile convincersi che le risposte contrattive dopo scervellazione non si manifestano in conseguenza di meccanismo riflesso, ma sono contrazioni puramente miogene, in seguito ad eccitazione diretta della muscolatura. Questo è stato da me chiaramente messo in evidenza, e tutti gli esperimenti successivi del Ten Cate⁽²⁾, Bacq⁽³⁾ Yamaguchi⁽⁴⁾ sono, in fondo, obbiettivamente interpretati, una conferma delle mie vedute.

Nessuno degli sperimentatori ha fatto una analisi anatomica-fisiologica della muscolatura, come è stata da me condotta fin dalle mie prime ricerche, ma sia le esperienze del Ten Cate, che, pur non riuscendo a liberarsi dalla erronea credenza in una rete nervosa periferica, riconosce ai movimenti di Cione deganglionate natura di contrazioni aneurali e conviene che le anomalie, che si riscontrano in questi movimenti in *Ciona*, si spiegano in modo soddisfacente in base alle disposizioni anatomiche dei muscoli, come le esperienze di Yamaguchi con amputazioni di sifoni, e quelle di Bacq su muscoli isolati e denervati, confermano perfettamente che le risposte contrattive e le loro modalità, in *Ascidie* prive di ganglio centrale, sono esaurientemente spiegabili con le sole attività e rapporti muscolari.

Le modalità contrattive muscolari di *Ciona* privata del ganglio centrale si possono riassumere nelle seguenti, già da me dimostrate:

1. A stimolazioni ben localizzate (e perciò meglio meccaniche) si ottengono contrazioni partenti dal punto stimolato e irradiantisi, per le vie delle comunicazioni muscolari, in tutti i sensi. — 2. Le stimolazioni esercitate

(1) M. FEDELE, *Attività riflesse ed effettori autonomi negli « Ascidiee »*. « Rend. Reale Acc. Lincei », vol. 32, ser. 5^a, p. 184.

(2) J. TEN CATE, « Arch. Néerlandaises, de Phys. », to. 13, 1928, p. 391.

(3) Z. M. BACQ, « Bull. Ac. R. Belgique » Cl. Sc. (5) to. 20, 1934, p. 1042; e « Arch. intern. Physiol. », to. 40, 1935, p. 357; e « C. R. Soc. Biol. Paris », to. 117, 1934, p. 485.

(4) Z. YAMAGUCHI, « Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. » (4), vol. 6, p. 597, 1931.

sulla muscolatura trasversale provocano contratture ad anello lungo il corpo, propagantisi nei due sensi finchè durano le comunicazioni fra le due fibre muscolari, e per un tratto più o meno lungo in dipendenza della intensità della stimolazione. — 3. Se è stimolata opportunamente la muscolatura anulare del sifone cloacale, le contratture passano, da un lato, lungo il sifone fino alla sua estremità, e dall'altro si estendono gradatamente lungo la muscolatura del corpo. — 4. Se si stimola, invece, quella del sifone ingestivo al di sopra della zona tentacolare, l'onda, mentre si estende da una parte fino alla estremità del sifone, verso il corpo, invece, si arresta alla zona anulare, in cui la muscolatura del sifone è distinta anatomicamente da quella del tronco. E così la stimolazione della muscolatura trasversale somatica esercitata in zona inferiore a questo limite, mentre in basso si propaga su tutto il corpo, in alto non oltrepassa la linea di divisione delle due muscolature. — 5. Anche la stimolazione dei muscoli longitudinali desta contrazioni, che si propagano lungo di essi finchè permane la loro continuità, e si arrestano ai limiti delle recisioni. — 6. Risulta molto chiaro, dallo studio da me fatto della propagazione di queste contrazioni in *Ciona* scervellate o curarizzate, che le contratture, dopo stimolazioni ben localizzate, seguono le vie muscolari e si propagano da fibra a fibra lungo la trama dei muscoli, di cui ho studiato minuziosamente strutture, rapporti e comunicazioni.

In questo schema rientrano tutte le particolarità contrattive di *Ciona*, e le varie modalità riscontrabili in seguito a variazione dei punti stimolati, non sono che comprensibili modalità di esso; e in nessun modo il succedersi delle contrazioni in seguito a scervellazione sono comparabili alle coordinazioni riflesse, nelle quali sono in gioco non solo impulsi di moto trasmessi dal centro alla muscolatura, ma ancora inibizioni, le quali ultime scompaiono completamente con l'asportazione del ganglio.

Le fibre muscolari di *Ciona* posseggono accentuata irritabilità e anche le ricerche del Bacq, su fibre isolate e denervate, hanno confermato questo fatto. Queste fibre muscolari di *Ciona* presentano un esempio notevole e degno di approfondimento di quella diretta eccitabilità delle fibre muscolari, che è ormai un fatto dimostrato e acquisito della fisiologia muscolare.

Le contrazioni ritmiche, che presentano le fibre muscolari delle *Ascidie* isolate, rientrano perfettamente nel quadro di quanto ci è noto per le fibre liscie denervate in generale, che presentano in condizioni analoghe lo stesso automatismo; e nei riguardi delle contratture ritmiche di *Ciona* integre o scervellate, l'analisi del fenomeno, che non esce in ogni modo dal quadro generale da me delineato, andrebbe approfondito, tenendo anche presente un ritmo inibitore, che si manifesta, secondo le mie osservazioni, anche nella ciliatura branchiale, per quanto questo si riveli asincrono con le contrazioni muscolari delle *Ascidie*, apparentemente spontanee.

Sia nella asportazione o distruzione in sito del ganglio centrale, sia operando su parti staccate del corpo, invero, in *Ciona* non si elimina sempre

ogni elemento cellulare nervoso, ma quando si opera su parti comprendenti zone da me indicate come sedi dei centri nervosi viscerali, vi rimangono connessi i cospicui centri, che ho già indicati in rapporto con il cordone viscerale, dalla origine gangliare alla gonade.

Ma non possiamo attribuire a queste formazioni rapporti con i fenomeni contrattivi dell'involucro muscolo cutaneo, per il fatto che tratti isolati dei sifoni, per i quali non è in nessun modo da pensare a rapporti con questi elementi viscerali, e tratti del tronco privi delle zone indicate, manifestano nella muscolatura somatica l'istesso comportamento che nell'animale semplicemente scervellato.

D'altra parte è un errore asserire, come ho chiarito con le mie esaurienti ricerche in proposito, che nel sistema nervoso periferico delle Cione si trovino cellule gangliari fin nelle più sottili ramificazioni, come fa il Ten Cate⁽¹⁾ e come credono erroneamente altri sperimentatori e ripete ultimamente anche lo Schiller⁽²⁾ poichè, formazioni cellulari, come ho dimostrato, sono in rapporto solo con il nervo branchiale, e i nervi periferici, che si distribuiscono alle pareti del corpo, prendono solo rapporti con le cellule recettrici sotto epiteliali e con gli elementi del ganglio centrale, presentando così, il neurone sensitivo il suo corpo cellulare alla periferia, e quello motore nel centro, nel quale solo si realizza la sinapsi fra le due vie, centripeta e centrifuga.

Le esperienze di stimolazione di parti staccate del tubo muscolo cutaneo non ci possono mettere, però, sempre in condizione di esercitare la stimolazione su muscoli perfettamente denervati, date le numerosissime e fini arborizzazioni dei nervi (non da confondere, naturalmente, con le fantastiche reti fibro cellulari periferiche!) che nel loro percorso, molto comunemente, si addossano ai muscoli, sicchè, in questo caso la stimolazione investe non solo il muscolo, ma le fibre nervose connesse nel preparato.

Quando si sperimenta su frammenti, dopo qualche giorno possiamo ritenere eliminato per degenerazione l'elemento nervoso; ma su animali semplicemente scervellati, il potere rigeneratore, che conduce alla rapida neoformazione del ganglio, ci può lasciare in dubbio sulla totale esclusione di ogni intervento da parte delle fibre nervose, sia pure prive di centro gangliare, e agenti, quindi, per eccitazione diretta e non riflessa. Ma la sperimentazione farmacologica, chiarisce anche essa questa possibile obiezione e conferma pienamente la natura miogena della contrazione nelle Cione deganglionate.

La nicotina può provocare contrazioni energiche e durature, ma usata in dosi deboli e per immersione di piccole Cione da 2 a 4 cm. di lun-

(1) TEN CATE, I, 1928, loc. cit., p. 1. Si comprende che la mia esclusione si riferisce a cellule motrici, non a quelle sensitive, che hanno il pirenoforo alla periferia.

(2) I. SCHILLER, «Bull. Inst. Océanograph.», n. 721, p. 1.

ghezza, trasparenti e sensibilissime, mostra una rapida azione sia sul sistema nervoso, che direttamente sulle fibre muscolari, scomparendo ogni attività riflessa, e, in seguito, la stessa eccitabilità diretta muscolare, dopo circa mezz'ora d'immersione.

L'animale si mostra inerte e immobile, mentre continua il movimento ciliare della branchia.

L'atropina provoca forti e persistenti contratture, ed è poco adatta allo studio dell'attività muscolare, mentre la cocaina e l'idrato di cloralio, pur portando gradatamente, più rapidamente la prima, ad una anestesia completa in cui non è possibile più destare veri riflessi (è facile constatare la scomparsa dei riflessi incrociati) lasciano, specialmente l'idrato di cloralio, lungamente la muscolatura della Ciona eccitabilissima.

Ma l'azione del curaro è da ritenersi decisiva per il nostro assunto, poichè la sua azione, anche su animali integri, fa scomparire ogni attività riflessa ad effettori muscolari, e ci permette di osservare agevolmente le contrazioni dei vari gruppi muscolari dietro eccitazione diretta di essi, senza l'intervento del sistema nervoso, per la interruzione della giunzione neuro-muscolare.

I muscoli, esaminati in queste condizioni, mostrano, anche dopo una decina di ore, una contrattilità esplicantesi con le modalità da me dimostrate di una irritabilità e contrazione locale diffondentesi, secondo il grado della stimolazione esercitata, più o meno attraverso le vie delle connessioni muscolari.

Quale è dunque la base fisiologica che dovrebbe porre fuori dubbio, secondo l'asserzione del Buddenbrock ⁽¹⁾, la esistenza di una rete nervosa periferica degli Ascidiacea?

Forse l'altra asserzione del Bethe ⁽²⁾, e di altri che l'han seguito, in cui la necessità di una tale rete si poggiava sull'errore, la cui rettificazione parmi oramai pacifica, che le Ascidie scervellate conservassero attività riflesse nella muscolatura somatica?

Lo studio della fisiologia della fibra muscolare degli Ascidiacei non ci impone nessuna necessità di supporre la presenza di una rete nervosa periferica, del resto da me dimostrata inesistente ⁽³⁾, ma ci conduce bensì, sulla via dei fatti, a riconoscere in questi animali la possibilità di movimenti possedenti un certo grado di coordinazione e connesso con la necessità stessa delle vie di trasmissione della trama muscolare.

(1) W. v. BUDDENBROCK, *Grundriss der Vergleichenden Physiologie*. 2. Auflage, Geb. Borntraeger, Berlin, 1937.

(2) BETHE, « *Allgemein Anat. u. Physiol. der Nervensystems* ». Leipzig, 1903.

(3) Vedi, oltre i miei precedenti lavori sul sistema nervoso dei Tunicati, anche: M. FEDELE, *Ancora sulla inesistenza di una rete nervosa periferica nei Tunicati*. « *Rend. R. Accad. Lincei* », 1937.

La eccitabilità diretta muscolare è oramai un problema risolto per la fisiologia, come non presenta più dubbi la conduzione dell'azione contrattiva attraverso le vie istesse della sostanza muscolare.

Le Ascidie ne porgono un esempio molto chiaro e dimostrativo, da me completamente chiarito da tutti i punti di vista: e con lo studio delle attività e con quello della costituzione morfologica dei muscoli e del sistema nervoso.

Loeb aveva già pensato ad una eccitabilità e conducibilità muscolare diretta in *Ciona*; io l'ho dimostrata, precisata e resa evidente: ai credenti nella favola di una rete diffusa periferica nei Tunicati non resta che rivagliare le loro ricerche, certamente pregevoli, sulla base dei *fatti* da me dimostrati, abbandonando un insostenibile errore, che le isterilisce.

La favola della esistenza di una rete nervosa periferica, di un neuro-epitelio in rapporto con l'attività della muscolatura somatica delle Ascidie, è finita!

~~319470~~