
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI
RENDICONTI

MARINA CAMATINI, ABELE SAITA

**L'ultrastruttura dei muscoli intersegmentali del
corpo di Scolopendra**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 42 (1967), n.5, p. 704–710.*

Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1967_8_42_5_704_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/>

Zoologia. — *L'ultrastruttura dei muscoli intersegmentali del corpo di Scolopendra.* Nota (*) di MARINA CAMATINI e ABELE SAITA, presentata (**) dal Corrisp. S. RANZI.

SUMMARY. — The structure of intersegmental muscle fibres of *Scolopendra cingulata* is investigated by electron microscopy. The arrangement of myofibrils, mitochondria, sarcoplasmic reticulum and T system are described. Longitudinal sections in stretched fibers show sarcomeres about $8,2 \mu$ long, and the usual bands of striated muscles. Transversal sections of the filaments reveal in A band an array of 10–12 thin filaments encircling each thick filament. The thick filament is approximately $220\text{--}240 \text{ \AA}$ and the thin one about $70 \text{ \AA}$. The adjacent membrane surfaces of sarcoplasmic reticulum and T system (dyads), reveal a series of minute "granulations" of $250 \text{ \AA}$, towards the reticulum cisterna and the adjoining tubule of the T system. These "granulations" are located at intervals of ca. $250\text{--}300 \text{ \AA}$.

La muscolatura degli Artropodi comprende una varietà di tipi differenti sia da un punto di vista fisiologico funzionale (ad esempio muscoli sincroni ed asincroni negli Insetti), sia da un punto di vista morfologico: disposizione delle miofibrille, lunghezza dei sarcomeri, sviluppo del reticolo sarcoplasmatico e del sistema T, rapporti tra i miofilamenti.

Sulla base di quest'ultimo carattere, i muscoli degli Artropodi possono essere divisi in due categorie (Lanzavecchia G. e Villa L. in corso di stampa). La distinzione si basa su di un diverso rapporto numerico tra filamenti secondari e primari, e su di una loro differente disposizione reciproca.

Le attuali conoscenze sulla distribuzione di queste due categorie di muscoli nei diversi Artropodi, non permettono di stabilire se esse hanno un significato filogenetico, o se invece sono espressione di un adattamento funzionale. Tuttavia le osservazioni che sono state finora effettuate si riferiscono ad un limitato numero di Insetti, appartenenti solo ad alcuni ordini (Odonati: *Enallagma ebrium*, *Sympetrum rubicundulum*, Smith 1966; Ortoteri: *Acrida sp.* e *Pamphagus sp.*, Lanzavecchia e Villa; Blattoidei: *Leucophaea maderae*, Hago-pian 1966 e 1967; *Periplaneta americana*, Smith 1966; Emitteri eteroteri: *Rhodnius prolixus*, Toselli 1965; Emitteri omoteri: *Megoura viciae*, Smith 1965; Coleotteri: *Tenebrio molitor*, Smith 1961; Ditteri: *Eristalis tenax*, *Calliphora erythrocephala*, Auber e Couteaux 1963) a pochi Crostacei (Copepodi: *Cyclops*, Bouligand 1963; *Macrocylops albidus*, Fahrenbach 1963; *Ortonectes virilis*, Swan 1963; *Procambarus*, Brandt e coll. 1965) tra gli Aracnidi ai soli Scorpioni (*Buthus occipitanus*, *Euscorpius carpathicus*, Auber 1963) ed al *Limulus polyphemus*, De Villafranca e Phillpott, 1965).

(*) Lavoro eseguito nell'Istituto di Zoologia dell'Università di Milano dal Gruppo di Ricerca per l'Embriologia del C.N.R.

(**) Nella seduta del 13 maggio 1967.

Inoltre una comparazione tra i diversi dati acquisiti non è sempre possibile, in quanto i muscoli studiati sono stati presi da diverse parti del corpo. Per questo motivo nell'Istituto di Zoologia della Università di Milano è stata intrapresa una ricerca sistematica sulla muscolatura degli Artropodi, e si riferiscono nella presente Nota i primi risultati ottenuti sui muscoli intersegmentali di *Scolopendra cingulata*.

MATERIALI E METODI.

In questa ricerca sono stati utilizzati esemplari di *Scolopendra cingulata* (Latreille), presi in Sicilia ⁽¹⁾. Gli animali sono stati fissati ad una tavoletta in modo da ottenere diversi stati di contrazione della muscolatura longitudinale intersegmentale. Si sono aperti gli animali lungo la linea dorsale, e si è immediatamente iniettato del fissatore all'interno del corpo. Questo è stato immediatamente svuotato dei visceri, in modo da mettere a nudo la muscolatura onde permettere una rapida fissazione. Lo stato di tensione del corpo è stata mantenuta costante per circa 30 minuti, sempre facendo gocciolare sui muscoli del fissativo fresco. Al termine di tale periodo questi non sono più in grado di contrarsi, quindi l'ulteriore fissazione è stata fatta immergendo frammenti del corpo della *Scolopendra cingulata* nel fissativo. La fissazione è stata fatta per 2-4 h: con glutaraldeide al 3% in tampone fosfati pH 7 (utilizzando in qualche caso glutaraldeide purificata su colonna di carbone, in modo da ottenere uno spettro di assorbimento all'U.V. uguale a quello della glutaraldeide distillata, secondo Fahimi e Drochmans 1965). Dopo breve lavaggio in tampone si è postfissato in acido osmico 1%, pH 7 in tampone fosfati. La disidratazione e l'inclusione in vestopal W sono state eseguite secondo i metodi convenzionali. Le sezioni sono state eseguite con l'ultramicrotomo Ultrotome LKB, e dopo colorazione con acetato di uranile e citrato di piombo, secondo Reynolds (1963), sono state osservate al microscopio elettronico Hitachi HS-7.

OSSERVAZIONI.

I muscoli intersegmentali del corpo della *Scolopendra* formano dei piccoli fasci che vanno da un segmento all'altro: in tale ricerca sono stati usati quelli che decorrono parallelamente all'asse maggiore del corpo dell'animale. Tali muscoli sono tipicamente striati, e la striatura è perpendicolare all'asse delle fibre. Ognuna di queste, in sezione trasversale appare costituita da un gran numero di miofibrille, che nella regione periferica sono molto allungate ed hanno una disposizione tipicamente radiale (Tav. I, fig. 1). Nella porzione centrale della fibra, ove si trovano i nuclei disposti in una serie longitudinale abbastanza regolare, l'aspetto delle miofibrille cambia ed esse assumono una forma irregolare (Tav. I, fig. 2). Le miofibrille sono delimitate dal reticolo sarcoplasmatico e dai tubuli del sistema T. In sezione longitudinale, in muscoli decontratti, si riconoscono facilmente le diverse bande, che sono tra loro ben allineate in miofibrille adiacenti. La lunghezza del sarcomero varia ovviamente in relazione allo stato di contrazione del muscolo: è di circa 4 μ in muscoli presi da animali fissati senza che il corpo sia sottoposto ad alcun processo di stiramento, e raggiunge 8,5 μ in muscoli completamente stirati, ottenuti applicando il sistema descritto. La lunghezza della banda A, cioè dei fila-

(1) Ringraziamo il dott. Silvano Riggio per il gentile invio del materiale.

menti primari, è di $4\ \mu$, e nei muscoli stirati completamente la zona di sovrapposizione dei due tipi di filamenti è limitata ad una sottile fascia di circa $0,2-0,3\ \mu$, per cui la banda H interessa la quasi totalità della banda A. In sezioni quasi trasversali di questi muscoli, l'osservazione contemporanea dei due tipi di filamenti è limitata ad una breve fascia tra le bande I e H, che appaiono invece molto estese (Tav. IV, fig. 3; Tav. V, fig. 11). Il reticolo sarcoplasmatico è sviluppato soprattutto a livello della banda A mentre i tubuli del sistema T sono quasi esclusivamente localizzati al limite tra la banda A ed I (Tav. II, figg. 4 e 5); la loro distribuzione si ripete con regolarità a livello di tutti i sarcomeri (Tav. II, fig. 3). Una analoga disposizione regolare si osserva a carico dei mitocondri piccoli e di forma pressapoco ovale. Essi sono localizzati tra le miofibrille, a cavallo della stria Z (Tav. II, fig. 4).

In sezione trasversale appare evidente la distribuzione dei filamenti secondari in rapporto a quelli primari. Questi ultimi sono disposti secondo uno schema esagonale abbastanza irregolare. In sezioni ottenute a livello della banda A ogni filamento primario appare circondato da una corona di circa 12 filamenti secondari, in modo che tra di essi si stabilisce un rapporto numerico di $1:6$ (Tav. IV, fig. 9; Tav. V, fig. 12). Questo alto rapporto tra i due tipi di miofilamenti non è dovuto ad una interdigitazione di filamenti secondari a formare una banda di supercontrazione, perché le sezioni sono state eseguite su fibre decontratte. Infatti sulle medesime sezioni è possibile osservare ampie zone H in cui sono visibili esclusivamente i filamenti primari (Tav. IV, fig. 10; Tav. V, fig. 11). Questi talvolta appaiono cavi per tutta la loro lunghezza, presentano un diametro di $220-240\ \text{\AA}$ e sembrano formati da subfilamenti di cui non è possibile tuttavia determinare il numero. I filamenti secondari hanno un diametro di circa $70\ \text{\AA}$. In sezioni leggermente oblique rispetto all'asse della fibra, condotte su muscoli decontratti, è ben evidente la successione delle diverse bande, dalla H alla Z (Tav. IV, fig. 10). La banda I appare abbastanza ampia ed i filamenti secondari mostrano una distribuzione piuttosto irregolare. Nelle medesime sezioni i mitocondri, in analogia a quanto si è osservato in sezioni longitudinali, sono a cavallo della stria Z. Il limite tra le bande I e A è molto irregolare, e ciò dipende dallo stato di stiramento del muscolo, che provoca un certo sfasamento longitudinale dei filamenti primari, analogo a quello messo in evidenza da Garamvölgyi (1965).

Le miofibrille sono delimitate da un reticolo sarcoplasmatico particolarmente sviluppato, la cui distribuzione è sempre chiaramente evidente in sezioni sia longitudinali che trasversali (Tav. I, fig. 1; Tav. IV, fig. 9). È costituito da un sistema di tubuli e cisterne fenestrate che avvolgono le miofibrille in tutta la loro lunghezza, ma sviluppato soprattutto in rapporto alla banda A. È molto simile a quello già descritto in vari tipi di muscolatura striata finora osservati da altri Autori sia negli Artropodi che nei Vertebrati. Le membrane del reticolo sarcoplasmatico hanno spessore identico a quello del reticolo endoplasmatico di qualsiasi cellula, cioè circa $60-70\ \text{\AA}$, e sono formate chiaramente da tre strati, due esterni densi agli elettroni ed uno trasparente interposto ai primi.

In analogia a quanto si osserva in ogni altro muscolo striato, vi è un secondo sistema di cavità circondate da membrane; esse costituiscono il sistema T, formato da profonde invaginazioni della membrana sarcoplasmatica (Tav. I, fig. 1; Tav. III, figg. 6 e 7). Ciò appare evidente soprattutto in sezioni trasversali nelle quali è visibile la perfetta continuità della membrana sarcoplasmatica con i tubuli del sistema T che penetrano profondamente e radialmente tra le miofibrille. Le membrane che delimitano le cavità del sistema T, hanno uno spessore identico a quello della membrana plasmatica (80–90 Å) (Tav. V, fig. 12) e quindi sono facilmente distinguibili da quelle del reticolo sarcoplasmatico. Queste introflessioni della membrana, che costituiscono il sistema T e sono responsabili della conduzione dell'eccitamento all'interno della fibra, penetrano fino al centro della fibra stessa, a ridosso del nucleo, sono localizzate prevalentemente in rapporto alla zona di passaggio tra le bande A e I, e si ripetono regolarmente ad ogni sarcomero. Esse costituiscono quindi un sistema radiale o trasversale di cavità allungate, dirette perpendicolarmente alle cisterne del reticolo che avvolgono a manicotto le miofibrille.

Tra i due sistemi di membrane si stabiliscono frequenti e stretti contatti, che consistono in una apposizione di tubuli del sistema T alle cisterne del reticolo sarcoplasmatico (Tav. I, fig. 1; Tav. V, figg. 11 e 12). I due sistemi di membrane sono chiaramente riconoscibili, in immagini ad alta risoluzione, per il diverso spessore delle loro membrane (Tav. V, fig. 12). Questo appaiamento costituisce le cosiddette « diadi », già osservate da altri Autori nei muscoli degli Artropodi, e corrispondono alle « triadi » dei Vertebrati da un punto di vista funzionale. Nelle diadi si osserva spesso una dilatazione delle vescicole del reticolo, il cui contenuto appare sempre più denso agli elettroni. Lo spazio compreso tra le due membrane affiancate dei due sistemi misura circa 300 Å, e in questo si è osservata la presenza di una serie di minute formazioni, dense agli elettroni, a sezione circolare, con diametro di circa 250 Å, e poste a intervalli regolari di 250–300 Å. Analoghe formazioni sono state osservate da Smith (1966) in *Sympetrum rubicundulum* e interpretate come « foot processes », ispessimenti apparentemente prodotti dalla superficie della cisterna del reticolo e diretti verso l'adiacente tubulo del sistema T. La presente ricerca dimostra tuttavia che queste formazioni sono solo sovrapposte alla membrana della cisterna del reticolo, poiché la stessa si presenta del tutto continua e perfettamente risolta, nei suoi tre strati: in particolare lo strato proteico esterno, appare continuo e ben visibile anche nei tratti in cui sono presenti le granulazioni descritte (Tav. V, figg. 11 e 12).

I mitocondri mostrano una distribuzione abbastanza regolare nei successivi sarcomeri, e sono localizzati prevalentemente nella zona della banda I, più prossima alla stria Z. In sezione longitudinale mostrano una forma allungata, dimensioni modeste e un sistema di creste non particolarmente sviluppato. Il volume occupato da tali organuli nella fibra muscolare è pressoché trascurabile; questa situazione è senz'altro da attribuire al fatto che i muscoli in esame non sono dotati di forte attività. Nei muscoli alari di *Tenebrio molitor*

(Smith, 1961) i mitocondri infatti raggiungono il 70 % del volume totale, il 40 % in *Aeschna* (Smith, 1961) e il 15 % in *Acrida* (Lanzavecchia e Villa, in corso di stampa). In sezione trasversale i mitocondri hanno un profilo tondeggiante e in sezioni eseguite su fibre contratte si nota abbastanza costantemente una stretta associazione tra questi e i tubuli appaiati dei due sistemi di membrane (Tav. III, figg. 6 e 8).

CONCLUSIONI.

I dati ottenuti nella presente ricerca non hanno carattere generale nell'ambito del gruppo dei Miriapodi, in quanto non sono ancora completi i risultati ottenuti da osservazioni attualmente in corso su: *Hymantharium*, *Scutigera*, *Litobius*, *Glomeris*, *Julus* ecc.

Il problema della filogenesi degli Insetti è stato recentemente analizzato da La Greca (1962). Secondo la maggior parte degli Autori esistono forti affinità tra Miriapodi e Insetti. È da tener presente che i Miriapodi non rappresentano una unità tassonomica attualmente valida, in quanto è noto che esistono notevoli differenze nell'ambito del gruppo. Queste ricerche di microscopia elettronica intendono studiare convergenze o parallelismi morfologici di questo gruppo con quello degli Insetti, impiegando come carattere di paragone la muscolatura, studiata a livello ultrastrutturale.

Gli studi condotti sulla muscolatura degli Artropodi sono attualmente piuttosto scarsi e soprattutto difficilmente comparabili, perché sono stati presi in esame muscoli del volo, delle zampe, delle regioni intersegmentali del corpo, delle appendici boccali e sempre in animali diversi.

Conclusioni di carattere generale potranno quindi essere tratte solo al termine di un accurato studio sistematico su di un numero elevato di specie di Artropodi.

Esprimiamo profonda riconoscenza al prof. G.M. Lanzavecchia che ci ha costantemente assistiti e consigliati durante la stesura del lavoro.

LAVORI CITATI.

- AUBER M., « J. de Microscopie », 2, 233 (1963).
AUBER J. e COUTEAUX R., « J. de Microscopie », 2, 309 (1963).
BOULIGAND J., « J. de Microscopie », 2, 197 (1963).
BRANDT P. W., REUBEN J. P., GIRARDIER L. e GRUNDFEST H., « J. Cell. Biol. », 25, 233 (1965).
DE VILLAFRANCA G. V. e PHILLPOTT D. E., « J. Ultrastructure Research », 5, 151 (1961).
FAHRENBACH W. H., « J. Cell Biol. », 17, 629 (1963).
FAHIMI H. D. e DROKMANS P., « J. de Microscopie », 4, 727 (1965).
GARAMVÖLGYI N., « J. Ultrastructure Research », 13, 409 (1965).
HAGOPIAN M., « J. Cell Biol. », 28, 545 (1966).
HAGOPIAN M. e SPIRO D., « J. Cell Biol. », 32, 535 (1967).
LA GRECA M., « Rend. Atti Accad. Naz. Ital. Entomologia », 10, 62 (1962).

- LANZAVECCHIA G. e VILLA L., « Accad. Naz. Lincei, Rend. Sc. fis. mat. nat. » (in corso di stampa).
- REYNOLDS E., « J. Cell. Biol. », 17, 208 (1963).
- SMITH D. S., « J. Cell. Biol. », 10 e suppl., 123 (1961).
- SMITH D. S., « J. Cell. Biol. », 27, 379 (1965).
- SMITH D. S., « J. Cell. Biol. », 28, 109 (1966).
- SMITH D. S., « J. Cell. Biol. », 29, 449 (1966).
- SWAN R. C., « J. Cell Biol. », 19, 68 A (1963).
- TOSELLI P. A., « Anat. Record », 151, 427 (1965).

SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE I-V.

TAVOLA I.

(vedere il paragrafo Materiali e metodi per le note tecniche generali).

- Fig. 1. - Sezione trasversale della zona periferica di fibra muscolare di *Scolopendra cingulata*. Le miofibrille sono allungate e ad orientamento radiale; sono separate da un reticolo sarcoplasmatico ben sviluppato e da tubuli del sistema T, che penetrano profondamente tra le miofibrille. Sono evidenti alcune cisterne del sistema T e numerose diadi (↗). La superficie esterna della fibra è rivestita da una spessa membrana basale (mb). $\times 30.000$.
- Fig. 2. - Sezione trasversale della zona centrale di una fibra muscolare. In prossimità del nucleo (N) le miofibrille sono molto irregolari di forma e talvolta presentano una sezione pressoché poligonale. I tubuli del sistema T arrivano fino a contatto del nucleo (↗). $\times 18.700$.

TAVOLA II.

- Fig. 3. - Sezione longitudinale. Sono chiaramente visibili le diverse bande. I mitocondri sono prossimi alla stria Z. I tubuli del sistema T hanno una distribuzione regolare tra i sarcomeri. La banda H (H) è molto ampia, perché le fibre sono molto stirate; il limite A-I è irregolare a causa di un certo scorrimento laterale dei filamenti primari. A=banda A, Z=stria Z, I=banda I, m=mitocondri, D=diadi. $\times 12.000$.
- Fig. 4. - Particolare della banda I e stria Z tra sarcomeri successivi. Il reticolo sarcoplasmatico appare fenestrato e in prossimità della zona Z (Z) sono visibili i mitocondri (m), e alcune granulazioni di glicogeno. Sulla destra sono evidenti alcune diadi (D). $\times 16.000$.
- Fig. 5. - Filamenti primari in sezione longitudinale. Si nota l'irregolarità del limite A-I e la presenza delle diadi allo stesso livello. Tra i filamenti primari sono visibili alcune granulazioni di glicogeno. $\times 24.000$.

TAVOLA III.

- Fig. 6. - Sezione trasversale che interessa la zona tra due fibre adiacenti. La fibra è rivestita da una spessa membrana basale formata da materiale omogeneo. La membrana plasmatica si introflette frequentemente a costituire i tubuli del sistema T che prendono rapporto con le cisterne del reticolo sarcoplasmatico per formare le diadi. I mitocondri appaiono in rapporto sia con le diadi che con la zona A, per lo stato di contrazione della fibra in esame. mb=membrana basale, m=mitocondrio, D=diade. $\times 28.600$.
- Fig. 7. - Particolare della fig. 6. Le membrane del sistema T (↗) sono continue con la membrana sarcoplasmatica e hanno la stessa struttura di questa, mentre differiscono dalle membrane del reticolo sarcoplasmatico. $\times 70.000$.
- Fig. 8. - Particolare di fibra contratta in sezione trasversale, in cui si mette in evidenza il rapporto tra i mitocondri e le diadi. $\times 66.000$.

TAVOLA IV.

- Fig. 9. – Sezione trasversale a livello della banda A (A). I filamenti primari sono circondati da una corona di circa 12 filamenti secondari. Appaiono evidenti le cisterne del reticolo sarcoplasmatico (SR), che delimitano le miofibrille. $\times 77.000$.
- Fig. 10. – Successione regolare delle diverse zone, in sezione quasi trasversale. Nella zona H (H) non sono visibili i filamenti secondari, ed i filamenti primari appaiono cavi. Nella zona A (A) sono presenti entrambi i tipi di filamenti e questa è molto limitata per lo stiramento della fibra. La zona I (I), in cui sono presenti solo i filamenti secondari, è molto ampia. In prossimità della Z (Z) si notano due mitocondri (m). $\times 62.000$.

TAVOLA V.

- Fig. 11. – Sezione trasversale. Si osserva la presenza di numerose diadi. Nello spazio compreso tra le membrane adiacenti del reticolo sarcoplasmatico e del sistema T appaiono serie di granulazioni caratteristiche. In questa immagine è possibile vedere la successione delle diverse bande (H, A, I). $\times 47.000$.
- Fig. 12. – Aspetto a forte ingrandimento di una diade. In basso il tubulo del sistema T (T) riconoscibile per il maggior spessore della membrana. Lo spazio tra i due sistemi è occupato da una serie di granulazioni che si giustappongono alla membrana del reticolo (SR) senza tuttavia fondersi con questa. $\times 222.000$.









