

ツツナミガイ心臓の単一筋束標本の搏動に及ぼす伸張の影響*

松井喜三・南沢 武・藍 尚礼

東京教育大学動物学教室

昭和 36 年 5 月 19 日受領

軟体動物の心臓で正常な搏動を繰返す単一筋束標本が得られるならば、心搏の起原や収縮伝播の機構を解析するのによい材料になる。というのは正常の心臓では、ペース・メーカー (pace maker) は固定したものでないし、それに心搏の波は筋束の複雑な網目構造を伝播していくからである。ツツナミガイの摘出心臓に関する生理学的実験を行ってきたが、その間に心壁の構造について多少の知見を得た。そして心壁を構成する筋束は容易に摘出できること、それが適当の条件で搏動を繰返しその収縮は筋束を伝播することを知った。それで以下に心臓の構造の太要と、摘出した単一筋束標本に及ぼす伸張の影響について行った実験結果とを報告する。

本研究は下田臨海実験所に於て行われたものである。ここに同実験所の方々に対し、実験上与えられた便宜に対し厚く感謝する。

観 察 と 結 果

1. 心 壁 の 構 造

摘出心臓 (長径 1.5—2 cm) を、パラフィンをひいた小シャーレ内に入れた海水と血液の等量液中に浸す。体附着と同じ位置で、房端より鉗を入れ、上面の正中線に沿って動脈端まで切り開き、この切断辺及び房端と動脈端との辺を適當の間隔でピンでさし、パラフィン上に内面を上側に拡げて固定する。このように行った切断によって、1対の房室弁のうちの上側のものはほぼその中央で前後に切断されるし、また一方では、動脈端より心室内面を走っている心臓調節神経は、心室壁の中央よりやや右によった部分を前後に走るように位置をとる (Fig. 1)。



Fig. 1 Network of muscle bundles in the ventricular wall as viewed from the inner side. Methylene blue staining. N; regulatory nerve.

心臓壁の内面は、大小の平滑筋束が交錯し、分枝し、吻合した状態になっていて、いわば立体的な網目構造をなしている (Fig. 1)。これ等の筋束は心壁表面に近づくにつれ細くなり、その分枝も多くなっている。心室では、体附着の位置でその左右の辺に相当する部分に於て、太い筋束が特に密に交錯し、前後に带状に走っている。この部分の壁は厚くなっている。筋束は一方に於て動脈端近くでは細くなるし、他方に於て房室境界附近では急激に細くなっている。心室壁より房室弁に附着する筋束はみられない。房の筋束は室のそれに比し、一般に繊細で網目も粗い (Fig. 2)。鰓端に行くに従って細くなるし、また房室境界附近では一部分の筋束は細分して房室弁に附着している。

上述の拡げた状態で心室壁は搏動を週期的に繰返す。搏動は多くのもので房室境界に始まり、これが四囲に拡まるように伝わって、動脈端まで達する。房室

* 下田臨海実験所業績 No. 128.

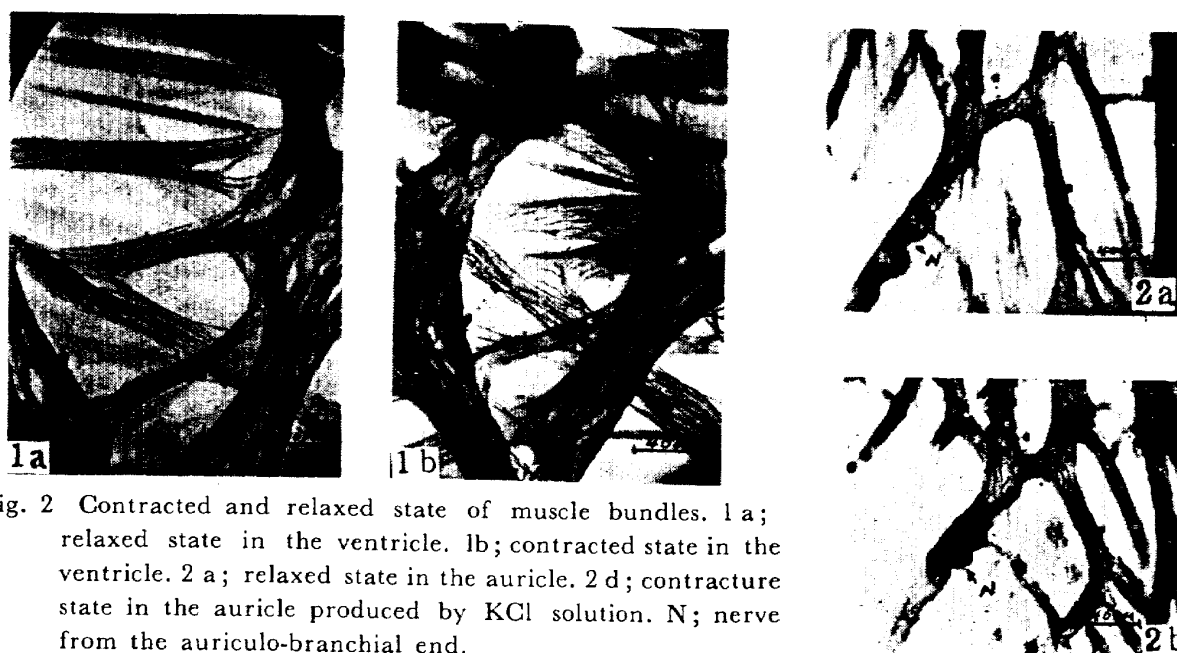


Fig. 2 Contracted and relaxed state of muscle bundles. 1 a; relaxed state in the ventricle. 1 b; contracted state in the ventricle. 2 a; relaxed state in the auricle. 2 d; contracture state in the auricle produced by KCl solution. N; nerve from the auriculo-branchial end.

弁に最初に小収縮が起ることもある。これは pace maker 機構に関して興味ある問題を与えると思われるが、深く追求しなかった。搏動に際して各筋束はその相互配置に応じた収縮をする。即ち、ある筋束は比較的強く、他は弱く収縮し、収縮によってそれ等の相互の位置がずれる (Fig. 2)。周辺にさしたピンを移動させることによって、ある方向に伸張を加えると、各筋束はその張力の方向に沿った配置をとる。即ち、網目の形や各筋束の位置は容易に変化させうる。収縮もその線に沿って強く進む。

0.5% メチレン青溶液を数滴加える (全体として 100 ml に 15—20 滴の割合; Alexandrowicz '32) と筋束の表面は段々と青く染まってくる。メチレン青の染色は筋束の正常活動に見うる傷害を与えない。そして筋束の表面の部分に青い繊維状の構造が現われる (Fig. 2)。川口・池本 ('56) によるとカタツムリの咽頭索引筋の平滑筋繊維はメチレン青によく染まり、その構成がみえるようになるという。然し現標本の青く染まった繊維状構造は筋細胞の太さに比してけたちがい大きい。一方に於て心臓内の調節神経要素が非常によく染まる (Fig. 2)。そして部分的には上の繊維構造と神経要素とが連絡しているように見える場合がしばしばある。それ故神経分布に関係することも考えられる。然し Alexandrowicz ('60) によると、*Sepia* の心臓ではメチレン青は時に筋や結合組織をよく染めるため、それ等の配列と神経配列とをこの染色で区分するのは困難であるという。決定的なことは慥めなかった。

濃硝酸の 50% 液に約 20 時間浸けると、筋束の繊維を分離できる。伸ばして処理した標本だと、繊維は大体筋束に平行に走っている。筋束の分枝点では、一部分の繊維が分枝の方に分れている。遊離した繊維の太さは 3—4 μ 程度、長さは長いもので 400 μ 以下。同様にして測定したこの動物の体壁筋の長さと大体等しく、咽頭索引筋の長さよりも短い。そのまゝ処理したための収縮状態になったものでは、各繊維はほぐしづらくなっている。各繊維が曲りくねって固定されているからである。

2. 単一筋束標本の製作

上述のパラフィン上に拵げた心室壁で、かなり均一の太さで、分枝も比較的少なく走っているような筋束に見当をつける。その分枝を切り離し、適当の所で両端を結紮し切除する。すると太さが全体として余り不均一でない単一筋束の標本が作れる。大体径が 1/5—1/3 mm で長さは 1 cm 内外のものである。もっと短い標本でよいときには、分枝が少なく太さもかなり均一のものが見られる。

摘出した筋束標本を、パラフィンをひいた小シャーレ内の灌流液中に入れ、その両端を底から少し離れた位置で、標本が垂れ下らない程度に伸ばして固定する。すると大抵の標本は週期的な搏動を繰返し始め

る。搏動しないものも、更に少し伸ばしてやると、搏動を始める場合が多い。双眼顕微鏡下で観察すると、搏動開始部は標本によってちがう。それが1つのもの、また2つのものもある。その部の標本の太さには関係がない。Fig. 3 にこのような標本の等張的収縮曲線と、それに伴う電位変動とを同時記録した例を示した。収縮曲線は光電管の使用により、電位変動は G-R 結合の増巾器使用で外部誘導したものである。a ではペース・メーカーが1つなのに対して、b では少なくとも2つ

あることがわかる。摘出心臓或はその条片の正常な搏動では、このような近距離にペース・メーカーが2つ生ずることはまずないから、後者は標本製作過程中に、正常ではない条件になったものと考えられる。

3. 単一筋束標本に及ぼす伸張の影響、予備実験

筋束標本を上述の如く固定した後、その一端を移動さすことでいろいろの程度の伸張を加え、その折の搏動を双眼顕微鏡下で観察した。収縮波はかなり速く、いわゆるぜん動的には見えなかった。実験温度はすべて 29°C 前後であった。

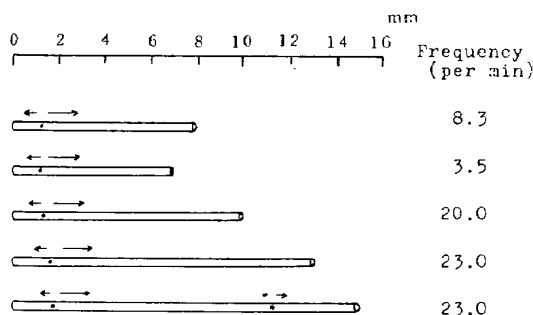


Fig. 4 Diagrammatic representation of effect of the stretching on the isolated single muscle bundle. Spots; pace making regions. Arrows indicate the direction of transmission of the contraction wave.

があった。然し不変のものもみられた。3) 更に伸張を加え約 1.6—1.7 倍の長さになると、上述の如き第 2 の収縮中心が現われてきた。この部分の収縮は、もとの収縮によってこの部分がひっぱられる度に生じた。ペース・メーカーとこの部分間に損傷を与えて収縮波の伝播を阻止させても、この部分に収縮が同様に繰返されることが、上の観察を證めた。4) 更に伸ばして約 3 倍の長さになると、標本は弱い箇所から切れた。

4. 単一筋束標本の搏動の振巾、伝播速度に及ぼす伸張の影響

上の観察では搏動の大きさ、その伝播様式などについては知ることができなかった。これ等を知るため次の実験をした。記録法の原理として鎌田・木下 (43) がカエルの単一筋繊維の収縮を記録した方法を採用した。標本の所々に炭の粉をつけて黒い線を作る。灌流液の入った透明容器中の固定棒にこの標本の下端を結び、その上端を軽い筆桿に連結し、標本に等張的な搏動を繰返させる。光源よりの平行光線を標本に当て、標本の像を後方にあるオシログラフ用カメラのスリットに適當の拡大 (約 10 倍) で結ばせる。カメラ内の印画紙を必要の速度で動かして、収縮像を記録する。1例を Fig. 5 に示した。標本の不透明のため、鮮明な像は得られなかったが、然しこのような記録より収縮過程をある程度分析できる。

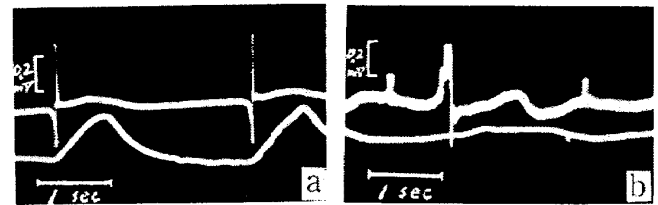


Fig. 3 Action potentials and corresponding isometric contractions of the isolated single muscle bundle. a; a preparation having one pace maker. b; a preparation having two pace makers.

典型的の 1 例を Fig. 4 に模式的に示した。約 8 mm の長さのゆっくり搏動を繰返していた標本である。少しゆるめるとその頻数が増加する。更に伸ばして約 2 倍の長さになると、右端近くに 2 次的の収縮の中心が現われ、もとの収縮がこの部分に達すると、それに応じて 2 次的に局部的収縮を繰返す。

8 標本より観察された結果は次の如くであった。

1) 少しの伸張を与えると搏動頻数をます例が多かった。然し頻数の不変のもの、返って減少する場合もあった。局所収縮を繰返しているものは、少しの伸張 (1.1—1.2 倍の長さ) で伝播する収縮がみられるようになった。2) ゆるめると搏動頻数を減少する例が多かった。ゆるめた状態に放置すると搏動が止まる傾向

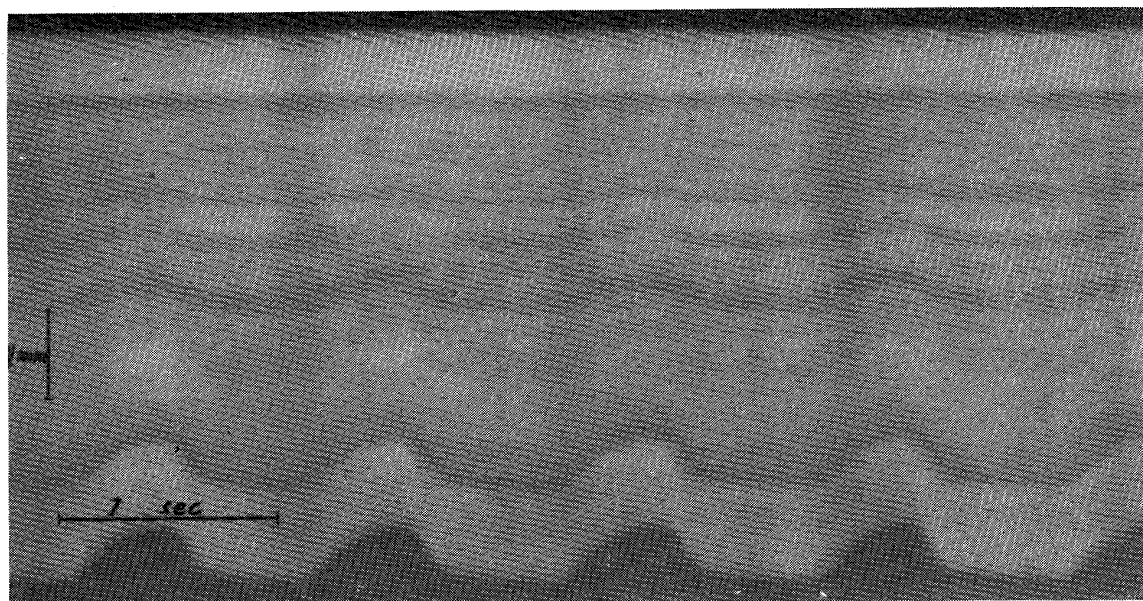


Fig. 5 Contraction curve of the isolated single muscle bundle recorded on the photographic paper settled in an oscillographic camera.

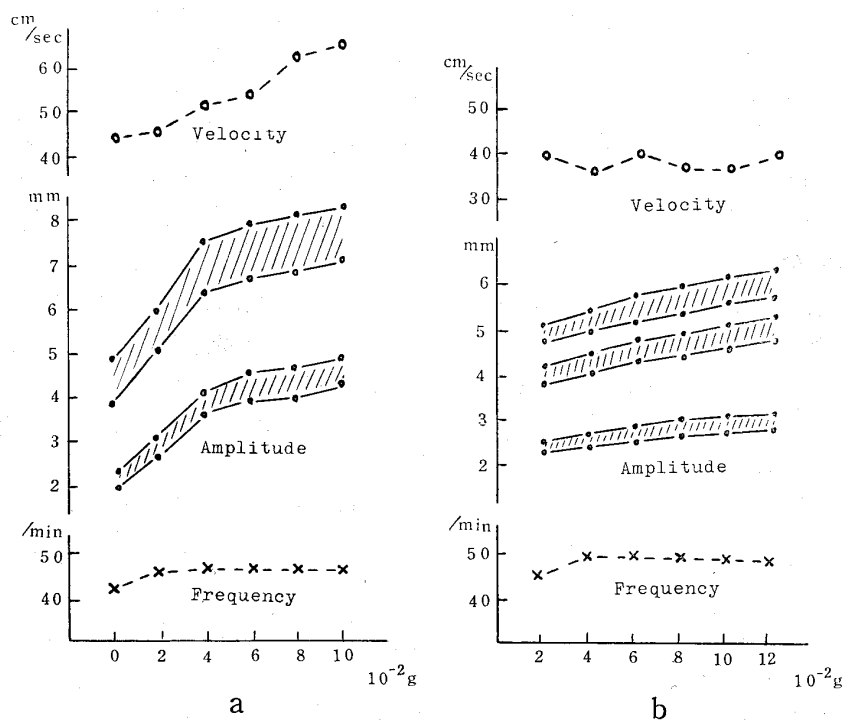


Fig. 6 Frequency, amplitude, and transmission velocity of the beat of the isolated single muscle bundle as affected by loading.

筆桿上にのせた 0.1 g の荷重を適当に移動させることで、異った伸張を標本に与え、夫々の荷重の下での搏動を順次記録した。これ等の記録より搏動の頻数、収縮の振幅、その伝播速度を荷重との関係でしらべた。2例を Fig. 6 に示した。主な結果は次のようであった。

a) 搏動頻数：著しい変化がなかった。最初の荷重の増加で少し減っただけで、以後は一定の値に止まった。

b) 収縮の振巾: 標本の下端より収縮の頂点及び休止期までの夫々の距離を、各荷重で測定した。標本の中部位より得られた一定の縞でも同様の測定をした。そしてこれ等の価を荷重に対して図示した。Fig. 6 に於て斜線の部分が、各荷重に於けるその部分の振巾となる。図より、荷重の増加と共に標本の各部分は相対的に伸張し、それに応じて各部分の収縮も大きくなっていることがわかる。a 個体と b 個体を比較するとき、b の方が収縮の増大度は小さいが、これは b 個体では荷重の効果が a 個体程著しくなかったことに関係がありそうである。最終荷重で a 個体は約 1.6 倍伸びているが、b 個体は約 1.2 倍しか伸びていない。c) 伝播速度: 1 搏動の各収縮縞に於て、その収縮の起点を結び、その垂直軸に対する傾斜度より算定できるわけである。実際にやってみると変異が多くて決定し兼ねた。それで収縮起点を結ぶ線が直線をなすものとして、即ち伝播速度が標本の各部分に於て一定であるものとして、数個の搏動よりの平均値を求めて Fig. 6 に示した。a 個体では伸張と共にそれが約 40 cm/sec より約 60 cm/sec まで増すが、b 個体では約 40 cm/sec で大体一定であった。収縮の振巾で論じたような、標本の実際の伸張程度がこの差異に関係していると思われる。

論

議

多くの軟体動物の心臓搏動は、内圧の増加或は機械的のひっぱりで速く強くなることが知られている (Krijgsman and Divaris, '54)。タツナミガイの摘出心室及びその条片でも同様であって、心搏の頻数及び振巾は、内圧或は伸張の増加と共にある範囲まで増加した (松井, '61)。本実験の単一筋束の搏動でも、その振巾は伸張と共に筋束の各部分に於て増加することがわかり、条片に於て伸張された部分だけが搏動振巾を増す結果と一致した。然し一面に於て、単一筋束の搏動の頻数は伸張で増加するものゝ、それと伸張の増加との間に規則的な関係のみられない場合が多かった。

頻数と振巾とは必ずしも相関して増減する性質のものではないことは、例えば温度影響でよく知られている。然し本実験の摘出単一筋束で伸張によって頻数が規則的に増加しなかったことに対しては、いろいろの実験条件がその原因となる可能性があるかどうかを考えてみなければならない。1) 標本の太さが均一でないで、加えられた伸張は均一にならず、従ってペース・メーカーの部分に働かなかったかもしれない。然し伸張の初期に頻数は増し、また伸張による振巾の増加は標本の各部にみられているから、この可能性はまづない。2) 前実験 (松井, '61) で、心搏への内圧とひっぱりの効果を比較してみたとき、前者の方が大きかったが、これはペース・メーカーの構成の面から一応説明できた。単一筋束では全心臓或はその条片に比して、伸張効果が平滑になされない可能性がある。然しペース・メーカー機構の不明である現在、決定的のことは云えない。3) 前実験で、標本自体の前歴が問題になった。即ち以前に伸張を加えられた標本は新鮮なものに比して、同程度の伸張の増減で、かなり不規則の頻数の増減を示した。本実験でも伸張の増減をした際この条件が大きかった。この問題はペース・メーカー機構の化学的な面に関係しているように思われる。

過伸張によって2次的な収縮の中心が生じたことは、心搏生起の機構の問題への直接の関心を惹き起す。Skramlik ('29) は軟体動物の心搏の生起に張力は不可欠であると云っている。また Eichler ('29), Willems ('32) は *Helix* の心臓に於て、房室の搏動の協調は伸張が原因となつて行われることを示し、タツナミガイの心臓でも同様であった (松井, '45)。一面に於て、軟体動物の摘出心臓或はその条片は、伸張なしの状態でも搏動をすることが知られている。それ故、伸張が心搏生起の不可欠条件とは云えないが、然しそれが自発活動を容易にすることは明らかである。このような伸張の効果は、それが膜の分極に影響するのによることを示した実験がある。Arvanitaki ('38) は *Helix* の心臓で、急激の伸張の後に週期的な緩電位の波が生ずることをみている。最近野村 ('61) は現標本を用いて、自発活動に関係する緩脱分極の速度が伸張によって変ることをみている。この点で伸張は膜の興奮性に関係すると考えられる。

収縮の伝播速度はそれが一定であるとの仮定の下に決定されたが、一定かどうかはわかっていない。軟体

動物の心筋に於ける伝播速度の例は見当たらないが、その平滑筋では報告がある。*Mytilus* の足糸索引筋で、Fletcher ('37 a) は正常の筋では活動電位は減衰なしに伝播する結果を得たが、一方 Schmandt および Sleater ('55) は減衰伝播することを結論している。本実験で一定だとの仮定で求めた伝播速度は偏差が大きかったが、29°C で約 40 cm/sec となった。この値は温度を考慮するとき、*Mytilus* の足糸索引筋で得られた 12—18°C で 13—20 cm/sec (Fletcher '37 a), 或は 23°C で 7—29 cm/sec (Schmandt および Sleater '55) に近く、*Phascolosoma* の吻索引筋の 22—25°C で 160 cm/sec (Prosser et al. '51) とかなりちがう。

伸張で収縮伝播速度が大きくなる例がみられた。Prosser et al. ('51) は *Phascolosoma* の吻の索引筋で、伝播速度は筋を伸ばしても変化しないと記している。然し変化する可能性がないわけではない。というのは *Mytilus* の足糸索引筋で、Fletcher ('37 b) は活動電位の大きさと収縮の大きさに平行関係をみており、Schmandt および Sleater ('55) も活動電位の大きさと機械的反応が質的に関係することを認め、更に大きい活動電位は 10% 速く伝わった例をみている。それ故、もし足糸索引筋と心筋とが同じような筋繊維の構成を持っているとすると、伸張による収縮の増大は活動電位を増大する筈であり、同じ筋の状態だとすると、これは伝播速度を速くてもよいことになる。

以上よりして、タツナミガイの摘出単一筋束は伸張に対して、摘出心室或はその条片と根本的には同じ反応をとることが明らかである。そしてこの標本によって、心搏の生起、収縮の伝播に関する問題が、より容易に研究しうることも明らかである。

要 約

1. タツナミガイの心臓壁は、分枝し吻合する大小筋束の立体的な網目構造より成っている。筋束の太さや網目構造の大きさは心臓の部分によってちがう。筋束は心壁表面に近づくにつれ細かく分枝し、その網目も細くなる。房壁の筋束は室壁のものに比し細く、その網目も粗い。
2. 切り開いた心臓壁は適當の条件で搏動を周期的に繰返すが、筋束の構成に応じてある筋束は強く他は弱く収縮し、それ等の相互配置がずれる。ある方向に伸張を与えると、筋束はその張力の方向に従った配置をとり、収縮はその線に沿って強く進む。
3. かゝる心室内壁より単一筋束標本が容易に摘出できる。よい状態の標本は正常な搏動を繰返す。
4. 摘出した単一筋束は少しの伸張で一般に正常搏動を示す。即ち静止しているものは搏動を開始し、局部的収縮を繰返しているものは、その収縮が伝わるようになる。強い伸張によって2次的の収縮の中心が標本の他部に現われる。こゝでは正常の収縮による伸張が原因となって収縮が起る。
5. 摘出した単一筋束の搏動頻数はその前歴に関係するか、一般に標本の伸張で増加する。その搏動の大きさは、標本の各部分に於て、伸張の増大と共に或る範囲内に於て増加する。収縮の伝播速度が伸張によって増加する例がみられた。

文 献

- Alexandrowicz, J. S., '32 Quart. J. Mic. Sci., 75, 81. ————— '60 Acta Zoologica, 61, 65. Arvanitaki, A., '38 Propriétés rythmiques de la matière vivante. 2. Etude expérimentale sur le myocarde d'*Helix*. Paris. Biering, P., '29 Z. vergl. Physiol., 10, 465. Fletcher, C.M., '37 a J. Physiol., 90, 233. ————— '37 b J. Physiol., 91, 172. Kamada, T. & Kinoshita, H., '43 Jap. J. Zool., 10, 469. Kawaguchi, S. & Ikemoto, N., '56 Biol. J. Okayama Univ., 2, 159. Krijgsman, B. J. & Divaris, G.A., '54 Biol. Rev., 30, 1. Matsui, K., '45 Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku B, 7, 55. Matsui, K., '61 Jap. J. Zool., (in press) Nomura, H., '61 動雑, 70, 43. Prosser, C.L., Curtis, H. J. & Travis, D.M., '51 J. Cell. Comp.

Physiol., **38**, 299. Schmandt, W. & Sleater, J.R., '55 J. Cell. Comp. Physiol., **46**, 439.
Skramlik, E. von, '29 Z. vergl. Physiol., **10**, 1. Willems, H.A., '32 Z. vergl. Physiol., **17**, 1.

Résumé

Effect of Stretching on the Beat of Single Muscle Bundle Preparations from a Molluscan Heart

Kizo MATSUI, Takeshi MINAMIZAWA and Naohiro AI

Zoological Institute, Tokyo Kyoiku University

The present paper deals with the effect of stretching on the beat of single muscle preparations isolated from the ventricular wall of the marine mollusc, *Dolabella auricula*.

The heart wall of this animal consists of a three-dimensional network of muscle bundles of various size, branching and anastomosing. The thickness of each muscle bundle differs according to regions. The muscle bundle and its network become finer as they approach the outer surface of the heart wall. In the ventricle, the muscle bundle is thicker and the network is more compact than in the auricle.

The heart wall which has been spread out repeats the beat periodically under suitable conditions, in which some muscle bundles contract strongly and others weakly according to the organization of the network and their relative positions shift. When a part of the wall is stretched toward one direction, each bundle in the stretched part is rearranged by the tension applied and the contraction proceeds strongly to the direction of stretching.

A single muscle bundle having an adequate length for the experiment can be isolated easily from the inner wall of the ventricle. The isolated preparation, in good condition, has one pace maker and repeats the normal beat periodically.

By a stretching of small degree, the isolated bundle usually becomes to repeat the normal beat periodically. Namely, some preparations stopping to beat initiate the beat and some preparations having a local contraction become to show the transmission of contraction. By a strong stretching, a secondary pace maker region takes place, in which a new contraction initiates by the stretching due to the original contraction.

The frequency of beat, which is dependent on the previous history with respect to stretching, increases generally when the preparation is stretched. The amplitude of contraction estimated at each part of the preparation increases gradually to a certain level as the stretch is increased. In some preparations, the velocity of transmission of the contraction wave was found to increase by stretching.