

魚類心臓の歩調とりに関する電気生理学的研究¹⁾

斎藤 建彦

東京女子医科大学第二生理学教室

昭和44年7月15日 受領

ABSTRACT

Electrophysiological Studies on the Pacemaker of Several Fish Hearts. Takehiko SAITO (Department of Physiology, Tokyo Women's Medical College, Shinjuku-ku, Tokyo, Japan). *Zool. Mag.* 78: 291—296 (1969)

The transmembrane action potential was recorded from cardiac muscle fibers in several kinds of fish. The action potential with slow diastolic depolarization, which is characteristic feature of automatic fibers, was found in sinus venosus, sinoatrial valve (S-A valve), atrioventricular funnel and bulboventricular junctional region. The amplitude of the action potential recorded from such tissues (range; 50–110 mV) was generally less than those of atrium and ventricle (range; 80–120 mV). Duration of the action potential was ranged from 400 to 600 msec in the sinus venosus, the S-A valve and the ventricle, from 400 msec to 2.5 sec in the atrioventricular funnel and the bulboventricular junctional region and from 150 to 300 msec in the atrium.

On the basis of distribution of the pacemaker sites, fish hearts employed in these experiments could be classified into three groups as follows.

a; The heart with the pacemaker localized in sinus venosus, S-A valve, atrioventricular funnel and bulboventricular junctional region. This type of heart was observed in a part of elasmobranchs and of long thin teleosts.

b; The heart with the pacemaker localized in S-A valve, atrioventricular funnel and bulboventricular junctional region. This type of heart was observed in a part of marine teleosts.

c; The heart with the pacemaker located in S-A valve and atrioventricular funnel. This type of heart was observed in a part of fresh water teleosts. (Received July 15, 1969)

Skramlik (1935) は魚類心臓に stannius の結紮法, 局所加温, 加冷法および局所電気刺激法を適用し歩調とり部位の決定を試みた。その結果その存在場所の違いから魚類の心臓を三つの型に分類している(後述)。

一方最近魚類心筋に細胞内電極法が適用され, 心臓の種々の場所から活動電位が記録されている(四位, 1959; 後藤ら, 1960; Jaeger, 1965; 斎藤ら, 1966; Seyama ら, 1967)。またこれらに対するイオン効果から活動電位波形の種々の特性が明らかになりつつある(四位, 1959; Seyama ら, 1967)。今回著者は魚類の心臓にこの方法を適用し, 各心臓

部位から活動電位を記録し, その波形を比較した。特に自動性を示す標本からはその歩調とり部に発生するといわれる緩徐な静止期脱分極電位 (pacemaker potential) をもった活動電位を記録することができた。そこで歩調とり部の違いにもとづいて魚類の心臓を分類したところ, Skramlik の報告に修正を必要とする結果が得られたのでここに報告する。

材料および方法

これまでの研究成果を考慮にいれて使用した魚の種類を次のものにした。軟骨魚: ドチザメ *Triakis scyllium*, アカエイ *Dasyatis akajei*, 細長い体型

1) 東京教育大学理学部附属臨海実験所業績

第1表 魚類心臓の生理的塩類溶液 (mM)

種 類	NaCl	KCl	CaCl ₂	MgCl ₂	Urea	NaHCO ₃
軟 骨 魚 類	340	1.4	1.8		410	0.2
海 産 硬 骨 魚 類	190	8	2	1.8		0.2
淡 水 硬 骨 魚 類	128	2.6	1.8			0.2

をした硬骨魚：ハモ *Muraenesox cinereus*, ウナギ *Anguilla japonica*, ウツボ *Gymnothorax kidako*, 海産硬骨魚：マダイ *Pagrus major*, カワハギ *Stephanolepis cirrhifer*, イサキ *Parapristipoma trilineatum*, 淡水産硬骨魚：フナ *Carassius carassius*, コイ *Cyprinus carpio*, ワキン *Carassius auratus*.

心臓は摘出後必要に応じて適当な大きさの洞房標本, 房室標本, 室球標本として生理的塩類溶液 (第1表) 中におき, 自動的搏動を示す標本のみを実験に供した。

誘導電極は 3 M KCl を満たした先端直径 0.5 μ 以下, 電気抵抗約 30 M Ω のガラス管マイクロピペットを用い, ミクロマニプレーターによって細胞内に刺入し, 高入力インピーダンス前置増巾器を経て外液に対する電位 (膜電位) を誘導した。実験は室温 18~23°C で行なった。

実験結果

魚類の心臓は静脈洞, 心房, 心室そして心臓球または動脈球の四つの部分からなっている。心臓球は本来は心室の一部で, サメ, エイでよく発達している。多くの硬骨魚では心臓球は退化し, 動脈幹の一部が球状にふくらみ動脈球を形成している。心房と心室の境界部 (房室境界部) や心室と動脈球の境界部 (室球境界部) には膜質の弁があり, 血液の逆流をふせぐ。サメ, エイでは心臓球の内壁面に多数の弁がみられ, その発達の程度は魚によって異なっている。さらに静脈洞と心房の境界部 (洞房境界部) に弁状筋組織が存在し, これが洞房開口部を開閉するように搏動するのが観察されたことを特記しておきたい。これは本実験で使用した全ての魚においてみられる。またこの部分からしばしば *pacemaker potential* をもった活動電位を記録することができた。

図1はコイ (体長約 18 cm) の洞房境界部を心房側から写した写真である。図中矢印2は弁状筋組織を

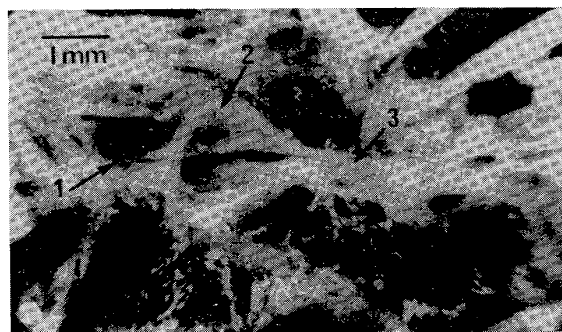


Fig. 1. Photograph of the sinoatrial region in the carp heart. The sinoatrial valve (S-A valve) is indicated by arrow 2. The S-A valve is connected to the atrial fiber at two places. One is auricular floor (shown by arrow 1) and the other is large bundles from atrium (by arrow 3).

It is important to note that all the regions of the S-A valve employed in this experiment show automatic contraction. The action potential recorded from a fiber in this region shows a slow diastolic depolarization.

示す。これは二ヶ所で心房筋に付着しており, その一端は心耳溝 (矢印1) に, そして他端は心房の太い筋束 (矢印3) に付着する。おそらくこの部分は洞房弁としての役割を演じているものと思われる。

コイの心臓から記録した活動電位を図2に示す。A~Cは同一洞房標本に二本の細胞内電極を刺入して得たもので, 一本の電極を洞房弁の一ヶ所に固定し (A, B, C 各下の曲線) 他の電極をそれぞれの場所に移動 (A~C 上の曲線) させて記録した。同図Aは洞房弁の二ヶ所から得た活動電位とともに *pacemaker potential* をもっている。同図B上の曲線は洞房弁と心房の太い筋束との接合部付近 (図1. 矢印3) から記録した活動電位で, 洞房弁のそれと比較するとより勾配のゆるやかな *pacemaker potential* をもっている。このような *pacemaker potential* をもった活動電位は洞房弁の比較的広い

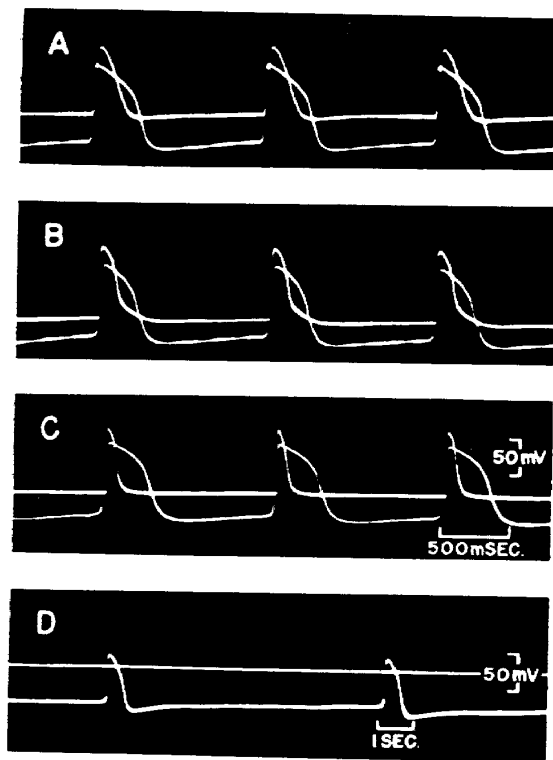


Fig. 2. Transmembrane action potentials recorded from the carp heart.

A-C: Action potentials recorded simultaneously from two fibers in the sinoatrial region. Lower trace in each record is obtained from the same fiber in the S-A valve. Upper trace shows action potentials recorded from a fiber in the S-A valve (A), the atrial margin of the S-A valve (B) and the atrium (C).

Time and voltage calibration of A-C are shown in C.

D: Action potentials recorded from the atrioventricular funnel. Upper trace represents the line of zero potential.

範囲から記録できる。同図 C 上の曲線は心房筋線維から得た活動電位で、洞房弁よりやや遅れて発生し、一定の静止電位レベルから直ちに急激な脱分極相に移行している。活動電位の大きさは一般に、心房で $80\sim 120\text{ mV}$ 、洞房弁で $60\sim 110\text{ mV}$ の範囲で心房の方がやや大きい値を示した。活動電位の持続時間は搏動頻度や温度によって大きな変化を示すので厳密な比較は困難であるが一般に洞房弁から心房に移るにしたがって短縮し、洞房弁で $400\sim 600\text{ msec}$ 、心房で $150\sim 300\text{ msec}$ であった。

心臓から房室標本を取り出すとしばらくして搏動を開始し、その頻度は洞房弁よりも低い。図 2D は房室漏斗から得たものでゆるやかな勾配の *pacemaker potential* をもち、持続の長い活動電位 (約 1 sec) を示す。同図上の直線は零電位レベルである。

この心臓においては洞房弁、房室漏斗の他に自動的搏動を示す部位は見当らず *pacemaker potential* をもった活動電位も得られなかった。従ってコイの心臓の歩調とりは少なくとも二ヶ所に存在し、第一の歩調とりは洞房弁、第二の歩調とりは房室漏斗にあると考えられる。同様の結果は淡水産硬骨魚のフナ、ワキンでも得られた。

マダイの心臓から記録した活動電位を図 3 に示す。同図 A は洞房弁 (上の曲線) と心房 (下の曲線) との同時記録で、コイの場合と同様洞房弁から顕著な *pacemaker potential* をもった活動電位が得られた。同図 B は房室漏斗 (上の曲線) と心室 (下

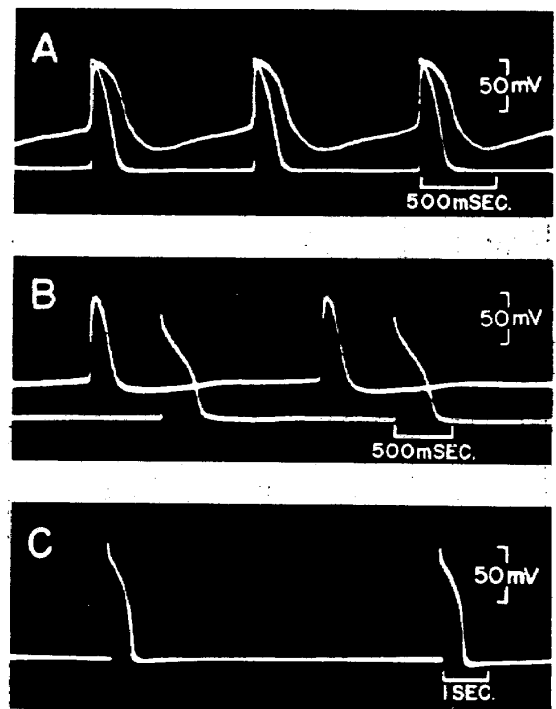


Fig. 3. Transmembrane action potentials recorded from sea bream heart.

A: Simultaneous records obtained from fibers in the S-A valve (upper trace) and the atrium (lower trace).

B: Simultaneous records from fibers in the atrioventricular funnel (upper trace) and the ventricle (lower trace).

C: Action potentials recorded from a fiber in the bulboventricular junctional region.

の曲線)との同時記録で、房室漏斗から **pacemaker potential** をもった活動電位が得られる。活動電位の大きさおよび持続時間はコイのものと同様の値を示した。タイの室球標本は洞房および房室標本よりさらにゆっくりした頻度で自動的搏動を示す。同図 C は室球境界部の筋組織から得た活動電位で非常にゆるやかな勾配の **pacemaker potential** をもっている。持続時間は一般に 500 msec~1 sec でかなり長い。

以上のことからタイの心臓の歩調とりは少なくとも三ヶ所に存在し、第一の歩調とりは洞房弁に、第

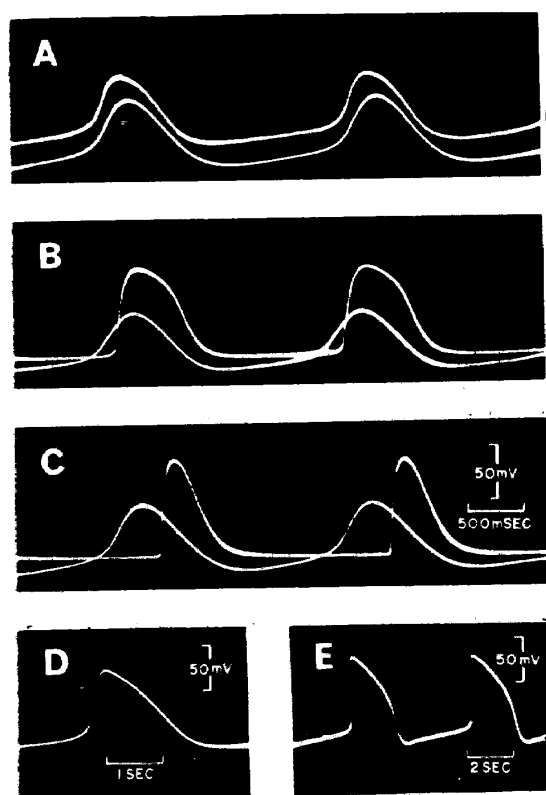


Fig. 4. Transmembrane action potentials recorded from sea eel heart.

A-C: Action potentials recorded simultaneously from two fibers in the sinoatrial region. Lower trace in each record is obtained from the same fiber in the sinus venosus. Upper trace shows action potentials recorded from the sinus venosus (A), the S-A valve (B) and the atrium (C).

Time and voltage calibration of A-C are shown in C.

D: Record from the atrioventricular funnel.
E: Record from the bulboventricular junctional region.

二は房室漏斗に、第三は室球境界部にあると考えられる。同様の結果は海産硬骨魚のカワハギ、イサキでも得られた。

ハモの心臓はコイやマダイのそれと異なり静脈洞が自動的搏動を示す。

図 4 はハモの心臓から記録した活動電位である。A~C は同一洞房標本に二本の細胞内電極を刺入して得たもので、一本の電極を静脈洞の一ヶ所に固定し (A~C 下の曲線)、他の電極を種々の場所に移動 (A~C 上の曲線) して記録した。同図 A は静脈洞の二ヶ所から得た活動電位とともに顕著な **pacemaker potential** をもち急激な脱分極相への移行は滑らかで再分極はゆるやかに経過する。活動電位の大きさは一般に 50~90 mV、持続時間は 500~600 msec の値を示した。同図 B 上の曲線は洞房弁の活動電位で勾配のゆるやかな **pacemaker potential** をもっている。さらに洞房弁のみの標本は静脈洞より遅いリズムで搏動を続け、そこからやはり **pacemaker potential** をもった活動電位が記録された。活動電位の大きさおよび持続時間はコイと同様の値を示した。同図 C 上の曲線は心房からの記録で活動電位の大きさ、持続時間はコイと同じ値を示し一定の静止電位レベルから直ちに急激な脱分極相に移行する。静脈洞の活動電位に対し洞房弁のそれは遅れて発生し、心房の活動電位はさらに遅れる。このことから静脈洞で最初に発生した興奮は洞房弁へ、さらに心房へと伝達され则认为られる。この心臓で静脈洞や洞房弁以外に自動的搏動を示す部位は房室漏斗、室球境界部があり、同図 D および E はそれぞれの部位から得た活動電位である。これらの活動電位の大きさはコイやマダイと同様の値を示した。一方持続時間は著しく長く 2~2.5 sec に達する場合がある。

以上のことからハモの心臓の歩調取りは少なくとも四ヶ所に存在し、第一の歩調とりは静脈洞に、第二は洞房弁に、第三は房室漏斗に、そして第四は室球境界部にあると考えられる。同様の結果を硬骨魚の中で細長い体型をしたウナギ、ウツボ、また軟骨魚のドチザメ、アカエイ等で得た。図 5 はアカエイの静脈洞 (下の曲線) と洞房弁 (上の曲線) から得た活動電位で共に **pacemaker potential** を伴った波形を示した。

以上の結果から歩調とりの分布状態をもとに魚の心臓を分類すると図 6 になる。図中斜線の部分が歩調とりの存在場所を表わしている。a 型は軟骨魚のドチザメ、アカエイや細長い体型をした硬骨魚のウ

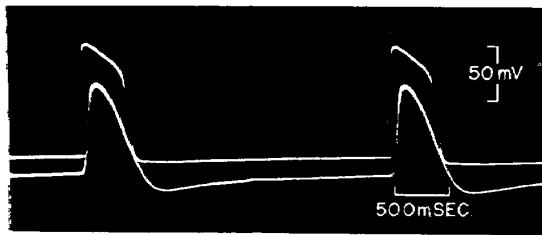


Fig. 5. Transmembrane action potentials recorded simultaneously from two fibers in sting-ray heart. Upper trace; record from the S-A valve, lower trace; record from the sinus venosus.

ナギ, ハモ, ウツボにみられるもので, 静脈洞, 洞房弁, 房室漏斗, 室球境界部の四ヶ所に歩調とりが存在する。b 型は海産硬骨魚のマダイ, イサキ, カワハギでみられ洞房弁, 房室漏斗, 室球境界部の三ヶ所にその存在がみられる。c 型は淡水硬骨魚のフナ, コイ, ワキンにみられるもので, 洞房弁と房室漏斗の二ヶ所に歩調とりが存在する。

考 察

一般に魚の心臓では洞房境界, 房室境界, 室球境界部に弁が存在するといわれている (Mott, 1957; 尾崎, 1968)。

一方本実験で使用した魚類心臓の洞房境界部には弁状筋組織がみられ, これは洞房開口部を開閉するように搏動する。またこの部分に細胞内電極を刺入して得た活動電位は自動性が存在する部位に特有な電位といわれる (Hoffman *et al.*, 1960) pacemaker potential を伴う。これはこの部分が魚類心臓の洞房弁としてのほたらきをしていると同時に歩調とりとしても重要な役割を演じていると思われる。

ハモやドチザメでは静脈洞が一番活発な自動的搏動を示し, そこから著明な pacemaker potential をもった活動電位が記録できる。洞房弁の活動電位は静脈洞よりやや遅れて発生し, 心房線維のものはさらに遅れる。このことは静脈洞に第一次の歩調とりが存在しそこから発した興奮が洞房弁へ, さらに心房へと伝播することを暗示している。一方コイやマダイの静脈洞は自動的搏動を示さず洞房弁にそれがみられる。この部位からしばしば pacemaker potential をもった活動電位が得られ, それは心房の活動電位に先行して発生する。このことはこの種の魚の第一次歩調とりは洞房弁に存在することを示

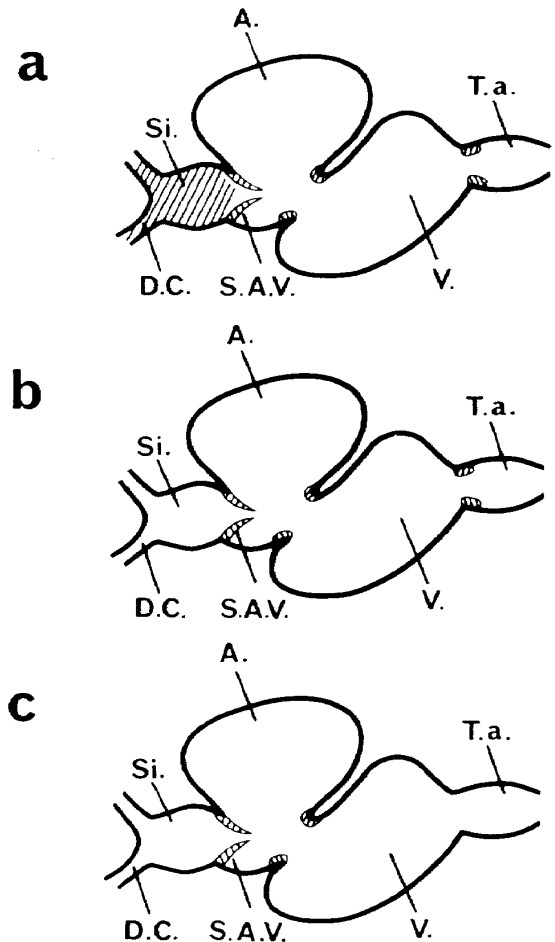


Fig. 6. Diagrammatic representation of the pacemaker sites in fish hearts. The fish heart can be classified into three groups on the basis of the distribution of the pacemaker sites (shaded areas).

a; elasmobranchs (*Triakis scyllium*, *Dasysatis akajei*) and long thin teleosts (*Muraenesox cinereus*, *Anguilla japonica*, *Gymnothorax kidako*).

b; marine teleosts (*Pagrosomus majon*, *Moracanthus cirrhifer*, *Parapristipoma trilineatum*).

c; fresh water teleosts (*Carassius carassius*, *Carassius auratus*, *Cyprinus carpio*).

D.C., ductus Cuvieri, Si., sinus venosus, S.A.V., sinoatrial valve, A., Atrium, V., ventricle, T.a., Truncus arteriosus.

している。

Skramlik (1935) は魚類心臓を歩調とりの分布から三つの型に分類した。第一の型は多くの軟骨魚

にみられ、歩調とりが静脈洞、房室漏斗、心臓球起部に存在する。第二の型は硬骨魚類の中でも細長い体型をしたものにみられ、歩調とりが静脈洞、心耳溝、房室漏斗に存在する。第三の型は多くの硬骨魚にみられ、歩調とりは心耳溝と房室漏斗に存在するという。

一方著者の結果によると軟骨魚のサメ、エイや細長い体型をした硬骨魚のウナギ、ハモは共に洞房弁に歩調とりが存在することが確認できた。洞房弁の一端は心耳溝に連絡している。このため Skramlik が報告した心耳溝に存在するといわれた歩調とりは本実験で見出した洞房弁およびその連絡部に相当するものと思われる。さらにハモ、ウナギで室球境界部に歩調とりの存在が確認できたことから、この種の魚の心臓は軟骨魚と同じ型に属していると考えられる(図 6a)。海産硬骨魚のマダイやカワハギで室球境界部に歩調とりの存在が確認できた(図 6b)が、淡水硬骨魚では今回認めることができなかった(図 6c)。

以上の結果から著者は本実験で使用した魚類の心臓を図 6 に示す三つの型に分類した。他の魚類心臓もこの三つの型の中に包括されるかどうかはさらに今後の詳細な研究を必要とする。

要 約

1) 魚類心臓に細胞内電極法を適用し種々の部位から活動電位を記録した。2) 心房や心室の活動電位の大きさは $80\sim 120\text{ mV}$ 、これに対し静脈洞、洞房弁、房室漏斗、室球境界部のそれは $50\sim 110\text{ mV}$ とやや小さい。3) 活動電位の持続時間は搏動頻度や温度によって変化するので厳密な比較は困難であるが、一般に心房で $150\sim 300\text{ msec}$ 、静脈洞、洞房弁、心室で $400\sim 600\text{ msec}$ の値を示した。これに対し房室漏斗、室球境界部のそれは 400 msec からときには 2 sec を超える場合もあった。4) 魚類心

臓を歩調とりの分布の違いから三つの型に分類した。a; 静脈洞、洞房弁、房室漏斗、室球境界部の四ヶ所に歩調とりがみられる。ドチザメ、アカエイ、ウナギ、ハモ、ウツボがこれに属する。b; 洞房弁、房室漏斗、室球境界部の三ヶ所に歩調とりがみられる。マダイ、イサキ、カワハギが属する。c; 洞房弁、房室漏斗の二ヶ所に歩調とりがみられる。フナ、コイ、ワキンがこれにはいる。

謝 辞

この研究に懇切な御教示を下さいました東京教育大学理学部動物学教室松井喜三教授並びに江原有信教授に厚く御礼申し上げます。

文 献

- 後藤昌義, 玉井 忠 (1960) 平滑筋心筋の諸問題, 金芳堂, 東京.
 HOFFMAN, B. F. AND CRANFIELD, P. F. (1960) Electrophysiology of the heart. McGraw-Hill, New York.
 JAEGER, R. (1965) Aktionspotentiale der Myokardfasern des Fischherzens. *Naturwiss.*, 16: 482-483.
 MOTT, J. C. (1957) The cardiovascular system. BROWN: The physiology of fishes. I, Acad. Press, New York.
 尾崎久雄 (1968) 魚類生理学講座. I. 緑書房.
 斎藤建彦・田中一郎 (1966) ガマおよびコイ 心房筋活動電位と先行休止との関係. 東女医大誌. 36: 652-653.
 SEYAMA, I. AND IRISAWA, H. (1967) The effect of high sodium concentration of the action potential of the skate heart. *J. Gen. Physiol.*, 50: 505-517.
 四位恒夫 (1959) 淡水魚の心筋細胞内電位 その他に関する研究. 鹿児島医学誌. 32: 445-465.
 SKRAMLIK, E. V. (1935) Über den Kreislauf bei den Fischen. *Ergeb. Biol.* 2: 1-130.