昆虫背脈管における収縮・拡張活動(脈動)の伝ば

立 花 観 二

東京大学農学部森林動物学研究室

(1975 年 9 月 25 日 受領)

Transmission of Pulse Wave along the Dorsal Vessel in Insects. Kanji TACHIBANA (Laboratory of Forest Zoology, Faculty of Agriculture, University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113)
Jap. J. appl. Ent. Zool. **19**: 223~226 (1975)

On the assumption that the pulsation of the dorsal vessel was a movement of elastic body, the cardiograms were recorded by means of FRANK's method. The transmission velocity of pulsation along the dorsal vessel was measured. The contracting and expanding movement of vessel did not occur irregularly at various parts in the dorsal vessel. During the duration of the normal pulsation, the contracting movement began at the posterior segment and moved successively toward the anterior segments of the dorsal vessel. Following the contracting movement, the expanding one occurred in the same order. The duration of the expanding movement was longer than that of the contracting one in the heart, and *vice versa* in the aorta. The transmission velocity of pulsation along the dorsal vessel was 1.2—7.6 cm per sec in average, and higher in larvae as compared with in pupae and adults. The velocity during the duration of the normal pulsation was higher than that during the reverse one. The pulse-frequency was correlated with the duration of a pause of expanding movement. The rest phase was obscured with the rapid pulse-frequency.

緒 言

昆虫の循環系に関する生理学的研究には、なお未解決の問題が多く残されているが、筆者はこれまでの考察を総合して、これら昆虫の背脈管も、一応均質な連続体であるとした弾性論的な取り扱いが可能であると考えた。通常、背脈管後端心臓部よりはじまった収縮・拡張活動(脈動)は、あたかも波のように前方へ伝ばされていく。心臓につづく大動脈部も、その管壁がゴム管のような弾性管と考えられるので、心臓のはく動によって血液がはいると、そのたびごとに収縮や拡張が起こって圧力が変化する(安松ら, 1966)ところから、いわゆる“Windkesselfunktion”(貯留槽作用)を営んでいると考えられる(福田ら, 1952)。すなわち、心臓から送り出された血液は、弾性管である大動脈部に流入、これが広がることによって、あたかもポンプの気室に押し込まれた水のように貯留され、それは次の収縮が起こるまでに、末梢抵抗である門口を通して、体腔内に流れ込むといった営みを行っていると想定することができる。

カイコ幼虫の場合は、脳と食道に開口する末端のほんの一部が大動脈であるために、肉眼で観察可能な背脈管のほとんどは心臓部であるといえるが、カブトムシ幼虫においては、心臓部は後端部から腹部第6節までで、同第5節との境界あたりから大動脈様管部へ移行する。したがって、カブトムシ幼虫では、心臓部のはく動と、大動脈様管部の脈はくの状況差が比較的明りょうに観察できる。肉眼による観察、あるいは脈動曲線の記録などから、心臓部は拡張期が収縮期より長く、大動脈様管部は収縮期が拡張期より長いことが明らかにされているが、本稿ではさらに収縮・拡張活動(脈動)の伝ばの様相を FRANK (1889, 1927) の用いた解析法に模して図化し、さらにその伝ば速度などを詳細に考察したいと考えた。

なお、本稿を草するにあたり、終始ご指導・ごべんたつをいただいた東京大学農学部森林動物学研究室日塔正俊教授、ならびに有益なご助言をいただいた同学部養蚕学研究室吉武成美教授、同じく家畜労役生理学研究室沢崎担助教授、そして貴重なる供試虫を提供された同学部養蚕学研究室渡部仁助教授、同じく森林動物学研究室小久

保醇氏のかたがたに心からのお礼を申しあげる。

実験方法ならびに供試材料

Photo-cell 利用法, CdS-cell 利用法, 銀製電極による双極誘導法などによる背脈管脈動曲線の記録法および虫体の保持法などについては、すでに、述べているので(立花, 1975 a) ここでは省略する。なお、供試虫には、カブトムシ (*Xylotrupes dichotomus*) 3 齢幼虫の他、若干種の幼虫・蛹・成虫を用いた。

実験結果ならびに考察

1. 背脈管の収縮・拡張活動(脈動)伝ばの様相

すでに述べたように(立花, 1975 b), 脊脈管における収縮・拡張活動は、全体として同時に収縮および拡張が生起するものではない。通常、背脈管の後端である腹部第9節における心臓部が収縮し、やがて拡張する。その収縮にややおくれて、その前節である第8節が収縮をはじめ、そして拡張するといったふうに、その収縮・拡張活動は次第に前方へ伝ばされていく。心臓部においては、拡張期が収縮期にくらべてやや長いので、本来拡張状態にあるものが、ある種の刺激によって収縮を行ない前方に血液を駆出し、ふたたび拡張の際に血液を導入する。大動脈部においては、逆に収縮状態が常であって、ここへ血液が流入するために拡張がみられ、これが“Windkesselfunktion”によって、頭部門口より体腔内に流出する。この様相を、たとえばカブトムシ3 齢幼虫

第1図 カブトムシ3 齢幼虫の Photo-cell 利用による大動脈部(上)と、心臓部(下)における脈動曲線(立花・長島, 1957 より転載)。(1956 年 11 月, 室温 18°C, 上向きが収縮期)

第2図 エーテル麻酔中のカブトムシ3 齢幼虫の心臓部における、Photo-cell 利用法(P)と、双極誘導法(Q)による脈動曲線(立花・長島, 1957 より転載)。(1956 年 12 月, 室温 18°C)

において説明すると次のようである。すなわち、Photo-cell 利用法による脈動曲線第1図は、心臓部の収縮圧力によって押しすめられた血流が、大動脈様管部を通過する時間的経過を相対的に示している。つまり、心臓部の収縮時に大動脈様管部では収縮休止期であり、ややおくれて血流の通過による拡張がはじまる。また、第2図の心臓内部でも、その位置的差異によってこの時間的ズレを明らかにしうるのであって、ここでは光源の照射部位(心臓後部)と、電極の刺突部位(心臓前部)の差異による(P)の収縮におくれる(Q)の収縮の様相が示されている。なお、ここでカブトムシ幼虫を用いたのは、心臓部と大動脈様管部の区別が他種にくらべてとくに明

第3図 カブトムシ幼虫背脈管の収縮・拡張活動の様相の模式図(上下図の A—D は互に対応する)。
A: 心臓部は収縮をはじめ、大動脈様管部 (Ab. 5) に血液は駆出され、同部位は拡張をはじめる。
B: 心臓部は完全に収縮し、血液は、大動脈様管部 (Ab. 5・4) に流入し、同部位は拡張する。
C: 心臓部には再び血液が心門より流入し、大動脈様管部の血液は前方 (Ab. 4・3) へ移る。
D: 心臓部に血液は充滿したまま、拡張期における休止期にはいり、大動脈様管部の血液はさらに前方 (Ab. 3→) へ移る。
Di: Diastole (拡張); S: Systole (収縮);
Ab. 3~6: 腹部第 3~6 節。
心臓部における収縮初期 (A), 収縮末期 (B), 拡張初期 (C), 拡張期 (D)。

りょうであり、しかも収縮・拡張の様相を肉眼で観察しやすいという理由からである。さらに加えて、脈動伝ばの追跡が容易であるという理由から、心臓部の拡張期において休止期の比較的長い個体を選んだ（これは脈動数の少ない個体であることを意味する）。

さて、第3図は、カブトムシ幼虫背脈管の収縮・拡張の様相を肉眼による観察と脈動機械曲線の記録に基づいて、模式的に描いたものである。同図下における各節の曲線の上部は Di、つまり背脈管の拡張時を示し、同じく下部は S、つまりその収縮時を示したものであって、振幅あるいは背脈管幅の絶対値を表すものではない。また、両図における A～D は、心臓部の収縮・拡張の様相を示したものであり、同図下で明かなように、同じ心臓部であっても、腹部第7節、同第6節前部（以下、Ab. 7・6 と略称する）の動きには位相差があるが、同図上においては心臓部前端部と考えられる Ab. 6 の動きをもって、便宜上心臓部の動きを代表させることにし、これを起点に隣接する Ab. 5・4・3 の動きを追うことにした。なお、Ab. 6 前部の心臓部は、大動脈様管部へ移行する部位にあたり、他の心臓部（第3図下、Ab. 7）には見られない収縮直前のわずかな拡張が見られる（同図 Ab. 6）が、これは後端心臓部よりの駆出血流通時の圧力であると思われ、当部位が心臓と大動脈の中間的特性をもっていると考えられる。

さて、第3図において、Aで心臓部は収縮をはじめ、それによって常態では収縮している Ab. 5 の大動脈様管部に血液が駆出され、同部位は拡張をはじめ。Bに至り、心臓部は完全に収縮し、心門より導入され心臓部にあった血液は大動脈様管部へ流入し、これによって、Ab. 5・4 の拡張がみられる。Cにおいて拡張に移った心臓部は、再び心門より血液を導入する一方、大動脈様管部の血液は前方へ移り、Ab. 4・3 が拡張し Ab. 5 は常態に復する。Dに至って、大動脈様管部の血液はさらに前方へ移り、やがて頭部門口から体腔内に流出するといった経過をたどるうち、心臓部は血液を充満したまま、完全な拡張期の状態で休止期にはいることになる。

2. 収縮・拡張活動（脈動）の伝ば速度

背脈管における収縮・拡張活動の伝ば速度の算定は、脈動曲線の記録を分析することによって可能である。すなわち、背脈管の後部（心臓部）および前部（大動脈部）のそれぞれ両側に電極を装着し、2チャンネルの双極誘導を試みこれを記録する。この際、1 sec の刻時目盛の間の長さを a、後部電極装着部位と前部のそれとの長さを l、はく動曲線の収縮・拡張活動の立ち上がり点から、

第4図 背脈管における収縮・拡張活動（脈動）の伝ば速度算定因子。
Th：胸部，Ab：腹部，最下段：1 sec の刻時目盛。

脈はくその立ち上がり点の間のズレ（はく動にあつては収縮開始点から、脈はくにあつては拡張の開始点までのズレを意味する）、つまり両曲線間の位相差の長さを x とすれば、その位相差 t は x/a で求められ、その脈動伝ば速度 $v=l/t$ 、すなわち、 $v(\text{cm/sec})=\frac{a \cdot l}{x}$ で求めることができる（第4図）。

たとえば、カブトムシ蛹の腹部第6節から胸部第3節までの各電極装着部位間の距離 2.3 cm についていえば、1 sec の刻時目盛の長さ 1.0 cm、位相差の測定値 0.6 cm とすると、その脈動伝ば速度 $v(\text{cm/sec})=\frac{1.0 \times 2.3}{0.6}=3.8$ となる。

このような方法で求めたカイコ幼虫（12 個体）、クスサン幼虫（10 個体）、カブトムシ幼虫（12 個体）、クスサン蛹（10 個体）、マツカレハ蛹（5 個体）、カブトムシ蛹（12 個体）、マツカレハ成虫（7 個体）、カイコ成虫（12 個体）の脈動伝ば速度の最小・最大値ならびに平均値を第1表に示す。なお、各個体については、その位相差 50 か所（正脈と逆脈のいずれもが認められるものについては、それぞれ 25 か所ずつ）について測定し

第1表 背脈管収縮・拡張活動（脈動）の伝ば速度

種 名	個体数	正・逆脈	脈動伝ば速度 (cm/sec)		
			min.	max.	ave.
カイコ幼虫	12	—	5.5	9.7	7.6±1.3
クスサン幼虫	10	—	5.8	8.3	6.4±0.9
カブトムシ幼虫	12	—	3.6	6.4	4.5±1.6
クスサン蛹	10	正脈	1.7	2.8	2.1±0.5
		逆脈	1.2	2.1	1.5±0.4
マツカレハ蛹	5	正脈	2.8	3.5	3.2±0.3
		逆脈	2.0	2.9	2.4±0.3
カブトムシ蛹	12	正脈	3.6	4.5	4.2±0.2
		逆脈	3.3	4.2	3.8±0.4
マツカレハ成虫	7	正脈	2.1	4.3	2.8±0.8
		逆脈	1.8	2.9	2.3±0.6
カイコ成虫	12	正脈	1.1	2.7	1.6±0.6
		逆脈	0.8	1.8	1.2±0.5

た。同表において、各種幼虫の脈動伝ば速度の偏異は、他の蛹・成虫のそれにくらべてやや大きい、それらはいずれも個体差に起因するもののようで、同一個体内における偏異はきわめて微小である。また、幼虫の伝ば速度は、蛹・成虫のそれにくらべて、いずれも速やかであるといつてよい。さらに正脈・逆脈についていえば、同種内にあっては、それぞれ、正脈の速度は逆脈のそれにくらべてやや速やかである。

LASCH (1913) は、クワガタムシ科の一種 *Lucanus cervus* の幼虫の脈動伝ば速度を測定し、 $1.95\sim 4.45$ cm/sec, 平均は 2.72 cm/sec という値をえているが、これら速度の相違は背脈管固有の弾性や、供試虫の興奮状態によるとしている。また、浦本 (1932) は、カイコ幼虫 12 個体の脈動伝ば速度の平均を求めているが、その資料に基づいて算定すると、最小値 7 cm/sec, 最大値 13 cm/sec, 平均値 11.1 ± 3.3 cm/sec となり、これを前述の筆者の結果とくらべると、速度ならびに偏異がきわめて大きい。さらに同氏の資料から、平均脈動数と脈動の平均伝ば速度の相関係数を求めたところ、両者の間に相関関係を認めることはなかった。すでに筆者は、同一種のはく動数の多少には、心臓部拡張期における休息期の長短が関与していることを観察し、第 1 表におけるカイコ幼虫やカブトムシ幼虫などにおいて、はく動数と伝ば速度に相関関係を認めていない。つまり、はく動数の増大が、必ずしも伝ば速度の増大を意味しないと考えたのである。しかし、同表において、いわゆる急速相で脈動数の多い正脈と、いわゆる緩徐相で脈動数の少ない逆脈との間には、明らかな伝ば速度の遅速がある。すなわち、クスサン蛹ほか 4 種の蛹・成虫のいずれの脈動伝ば速度についてみても、正脈が逆脈より速やかである。これはホヤ (Ascidian) の心臓について調べ、正脈の伝ば速度が 2.12 cm/sec で、逆脈の 1.76 cm/sec より速やかであるとした HECHT (1918) の報告および、りん翅目心臓部における正脈の伝ば速度が 4.0 cm/sec、逆脈のそれが 3.0 cm/sec とした TENNEY (1953) の報告などの知見と一致する。これについて筆者は、上述の結果ならびに考察から、正脈の脈動数が逆脈のそれより高ひん度であることによって遅速が生ずるというよりも、後方から前方へ (正脈)、あるいは前方から後方へ (逆脈) の脈動の伝ば機構とか、血流の駆出力の前・後部位 (刺激生成部位) による差異などに起因するのではないかと推定する。

摘 要

昆虫背脈管における脈動を、弾性論的に考察を加え、その伝ばの様相を FRANK の用いた解析法に模して図化し、さらにその伝ば速度などを測定した。すなわち、背脈管における収縮・拡張活動は、全体として同時に生起するものではなく、正脈の場合、背脈管後端部が収縮し、やがて拡張するが、その収縮にややおくれて前節が収縮をはじめ、そして拡張するといったふうに次第に前方へ伝ばされていく。また、心臓部においては拡張期が収縮期に比べて長く、大動脈部ではその逆となる。脈動の伝ば速度は $1.2\sim 7.6$ cm/sec であったが、幼虫のそれは蛹・成虫よりいずれも速やかであり、同一個体においては、正脈の脈動の伝ば速度は逆脈に比べて速やかである。さらに、同一個体におけるはく動数の多少は、主として拡張休止期の長短によって左右され、はく動数が増加すれば休止期が消失することを知った。

引用文献

- FRANK, O. (1889) Die Grundformen des arteriellen Pulses. Mathem. Anal. z. Biol. **37**: 483~526.
- FRANK, O. (1927) Die Theorie der Pulswellen. Z. Biol. **85**: 91~130.
- HECHT, S. (1918) The physiology of *Ascidia atria* LÉ-SUEUR. III. The bloodsystem. Amer. J. Physiol. **45**: 157~187.
- 福田邦三・長島長節・畠口一平 (1952) 血液循環の生理 (日本生理学会編), 中山書店, 東京: 52~106.
- LASCH, W. (1913) Einige Beobachtungen am Herzen der Hirschkäferlarve. Z. allg. Physiol. **14**: 312~319.
- 立花観二・長島親男 (1957) 昆虫の背脈管搏動について. 応動昆 **1**: 155~163.
- 立花観二 (1975 a) 昆虫背脈管における脈動数の変動経過. 応動昆 **19**: 70~78.
- 立花観二 (1975 b) 昆虫背脈管における正脈と逆脈との関係. 応動昆 **19**: 139~143.
- TENNEY, S. M. (1953) Observations on the physiology of the lepidopteran heart with special reference to reversal of the beat. Physiol. Comp. Oecologia. **3**: 286~306.
- 浦本政三郎 (1932) 家蚕の背脈管の搏動及び消食管の収縮運動の描記並に脊脈管働作電流に就て. 蚕糸報 **8**: 121~134.
- 安松京三・山崎輝男・内田俊郎・野村健一 (1966) 応用昆虫学 (改訂新版), 朝倉書店, 東京: 92~95.