

海に生きる^{なかま}動物たち（全 12 回）

第 6 回 ヌタウナギの血液は海水と同じ濃さ

浦野明央（北海道大学名誉教授）

今まで見てきた海に生きる脊椎動物は、軟骨魚のサメ・エイや肉鱗類のシーラカンスを除き、体液の塩濃度や浸透圧を、主に塩濃度を一定の範囲になるよう調節して、海水の 1/3 から 1/4 に維持している。一方、古生代の中頃に出現し、何回かの大絶滅をくぐり抜けてきた軟骨魚類やシーラカンスは、尿素などの窒素化合物を用いて体液浸透圧の恒常性を保っている。

それでは、最初に出現した脊椎動物の子孫で、祖先の形質や機能を残しているとされているヌタウナギ¹⁾ やヤツメウナギ、すなわち無顎類は、どのようにして海で生きているのだろうか？

ヌタウナギとヤツメウナギの体液：組成と浸透圧

ヌタウナギ 最初の脊椎動物は、5 億年ほど前の海で、脊椎のない脊索動物から分岐した無顎類、おそらくは原始的なヌタウナギの仲間だと考えられている。それを引き継いでか、現生のヌタウナギの体液の塩分組成は海水によく似ている。血漿のナトリウムイオン濃度は 550 mM ほどになり、体液浸透圧は海水よりいくらか高張なので（表 1）、海水中の水が体内に侵入してくる。そのため

表 1 ヌタウナギ体液（血漿）および細胞液中の主な溶質の濃度（mM）*）

溶質	筋細胞	肝細胞	血漿	海水
Na ⁺	132	110	549	470
K ⁺	144	161	11	12
Cl ⁻	107	122	563	550
TMAO	211	234		
尿素	1.5		2.8	
アミノ酸	71	20		
総計	992	969	1155	1090

*）Currie と Edwards (2010) による。なお溶質の総計には表中にないものも含まれる。

表 2 ヌタウナギとヤツメウナギの浸透圧調節に関わる主要なデータ*)

	環境水	Na ⁺ (mM)	浸透圧 (mOsm/l)	飲水量 (ml/kg/h)	尿量 (ml/kg/h)
ヌタウナギ <i>Myxine glutinosa</i>	SW	549	1152	2.7	0.22
ヨーロッパカワヤツメ <i>Lampetra fluviatilis</i>	FW	120	270		13.7
	SW (50%)			6.25	
ウミヤツメ <i>Petromyzon marinus</i>	SW	156	333		
ウナギ <i>Anguilla anguilla</i>	FW	155	323	ud	3.5
	SW	177	371	3.3	0.6

*) Bentley (2001) および 金子 (2002) による。

SW, 海水; FW, 淡水。ud, 検出限界外。空欄はデータなし。

水を飲んで水分を補給する必要はないはずであるが、まったく水を飲まないわけではない (表 2)。なお、軟骨魚類は、主に尿素を用いて、体液の浸透圧を海水よりやや高張にしているが、ヌタウナギでは、体液の尿素やメチルアミン類の濃度は、真骨魚と同じようにたいへん低い。

体液の塩濃度と浸透圧が海水とほぼ同じだと、体内の細胞が正常に働けるのかどうかという疑問が湧いてくる。高濃度の塩 (とくにナトリウムイオン) はタンパク質の構造を変化させ、その機能に影響を与えるからである。この問題を解決するには、細胞内の塩濃度を上げずに、浸透圧を体液と同じにする必要がある。ここで、もう一度、表 1 を見て欲しい。ヌタウナギの筋細胞と肝細胞は、細胞内に体液 (血漿) より低濃度の塩しか含まない一方で、高濃度のトリメチルアミノオキシド (TMAO) やアミノ酸などの窒素化合物を含むことにより、細胞内の浸透圧を体液と同程度 (等張) に保っているのである。しかも細胞内の主要なアミノ酸は、タンパク質の構造を安定化させる働きをもつプロリンやアラニンであるという (Currie と Edwards, 2010)。

ヤツメウナギ 現生のヤツメウナギは、淡水河川で繁殖するが、種によっては

海に降り、繁殖のために遡上する両側性回遊魚である。いずれにしても、その体液の塩濃度と浸透圧は、「第4回 魚は水を飲む」で登場した真骨魚のものとよく似て、淡水中でも海水中でも、海水の1/3から1/4であり、尿素はあるとしてもごく低濃度である。

ヌタウナギとヤツメウナギの体液の恒常性

ヌタウナギとヤツメウナギは、原始的な無顎類の脊椎動物であるとされているが、上に述べたように、体液の組成と浸透圧は大きく異なっている。大きな違いは環境水の浸透圧の変化に対する順応にも見られる。ヌタウナギは狭塩性で、しかも体液の恒常性を維持しようとする機構をもたないが、ヤツメウナギは、広塩性の真骨魚によく似た体液の恒常性を維持する機構をもつ。

ヌタウナギ 環境水を低張な海水にすると、ヌタウナギの体重が増える。一方、高張な海水にすると、体重は減少する。また、環境水である海水の塩濃度を変えると、血漿塩濃度と浸透圧が環境水の塩濃度に比例して変化する（図1-A）。

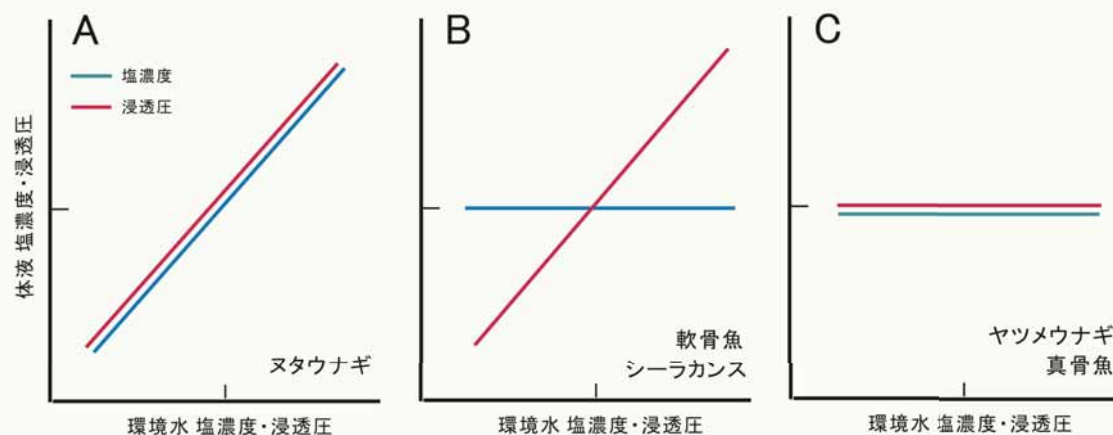


図1 脊椎動物体液の塩濃度および浸透圧を調節する機構の比較。A イオン順応型+浸透順応型、B イオン調節型+浸透順応型、C イオン調節型+浸透調節型

このように、ヌタウナギの体液は、恒常性を保つよう調節されているわけではなく、環境水の塩濃度と浸透圧にしたがって、すなわち順応して変化する。こういった反応は、海産無脊椎動物によく見られるパターンで、一般には浸透順応とよばれている。ヌタウナギでは、浸透圧が塩濃度の変動にともなって変動するので、イオン順応型+浸透順応型と言った方がよいだろう。こういったパ

ターンをとるのは、ヌタウナギの鰓に、能動的にナトリウムイオンを排出する発達した塩類細胞がないせいかもしれない²⁾ (Currie と Edwards, 2010)。

ヤツメウナギ ヤツメウナギは、真骨魚によく似たやり方、すなわち、環境水が低張であれ高張であれ、体液中の塩濃度を一定の範囲に保つよう調節することで、浸透圧も一定の範囲になるよう調節し、恒常性を維持している。実際、表 2 に示すように、淡水中では真骨魚のウナギ以上に多量の尿を排出し、海の中では多くの海水を飲んでいる。このパターンは**イオン調節型+浸透調節型**(図 1-C) と言うことが出来る。体液中のイオン濃度を調節できるのは、鰓に発達した塩類細胞が豊富に分布していることによる(真骨魚の鰓とは分布が異なるが、塩類の代謝に関しては、同様の機能をもつとされている。)

興味深いことに、古生代に出現して以来、ずっと海に生きてきたと考えられているヌタウナギも、海の中で相当量の海水を飲む一方、少量の尿しか排出していない(表 2)。最初の無顎類が古生代の海に出現した時、このパターンをすでに持っていたか、分岐してすぐにそれを獲得したのかもしれない。

浸透圧調節機構の進化

冒頭に「最初に出現した脊椎動物の子孫で、祖先の形質や機能を残しているとされているヌタウナギやヤツメウナギ、すなわち無顎類は、どのようにして海で生きているのだろうか?」と書いたが、ヌタウナギは海産無脊椎動物の多くに見られる原始的な**イオン順応型+浸透順応型**なのに対して、ヤツメウナギは真骨魚と同じ**イオン調節型+浸透調節型**であった。

しかし、原始的な前者のパターンから直接に真骨魚のパターンが出現したとは考え難い。両者をつなぐパターンがあってもいい。それが軟骨魚やシーラカンスに見られる尿素を用いて海に生きるパターン、すなわち、体液中の塩濃度をある範囲に収まるよう調節する一方で、尿素や TMAO などを用いて浸透圧の変動に順応する**イオン調節型+浸透順応型**である(図 1-B)。このように、現生の海産脊椎動物に確かに中間型が見られるのだが、どうしてヤツメウナギが真骨魚と同じような体液の恒常性を維持する機構をもっているかは説明できない。古生物学的には、淡水産のヤツメウナギの化石記録は、1 億年ほど前の白亜紀の地層からしか見つかっていないのである (Chang 他, 2006)。

海に生きる動物が、どのように海水に適応ないしは順応しているか理解するためには、脊椎動物だけでなく、無脊椎動物がとっている戦略を知ることが必要かも知れない。それによって、多くの動物に共通する体液浸透圧の調節機構の本質が見えてくる可能性がある。その視点から、今回は無脊椎動物の浸透圧調節機構を見ることにしよう。

註

- 1) 生物の標準和名を含む学術的な専門用語に、いわゆる差別用語（めくら、つんぼ、いざり、きちがい、等々）を使うのは望ましくないとされている。それを受けて日本魚類学会は「日本産魚類の差別的標準和名の改名最終勧告」を、2007年1月に評議員会で承認した。それにともない“メクラウナギ”は“ヌタウナギ”と称するよう勧告されている。（日本魚類学会 HP：www.fish-isj.jp/info/j070201_a.html）
- 2) ヌタウナギの鰓の上皮細胞の細胞膜に、イオンの通り道となるタンパク質が存在しないわけではないが、それらのタンパク質は、体液の塩濃度の恒常性を維持するより、pHの調節に関わっているという。

参考文献

クヌート・シュミット＝ニールセン著 沼田英治・中嶋康裕監訳 動物生理学－環境への適応 東京大学出版会（原著 1997）

金子豊二：第11章 浸透圧調節・回遊 魚類生理学の基礎（会田勝美編）、恒星社厚生閣（2002）

Bentley, P.J.: Endocrines and Osmoregulation - A Comparative Account in Vertebrates. Springer (2002)

Chang, M., Zhang, J., Miao, D.: A lamprey from the Cretaceous Jehol biota of China. Nature 441: 972-974 (2006)

Currie, S., Edwards, S.L.: The curious case of the chemical composition of hagfish tissues - 50 years on. Comp Biochem Physiol, A 157: 111-115 (2010)

Wright, P.A.: Ionic, osmotic, and nitrogenous water regulation. Fish Physiology 26: 283-318 (2007)

本稿へのコメント・質問は aurano@sci.hokudai.ac.jp でお待ちしています。