

海に生きる動物たち (全 12 回)

第 8 回 海洋環境と細胞のホメオスタシス

浦野明央 (北海道大学名誉教授)

これまでに、海に生きるほとんどの動物たちの体液浸透圧は周囲の海水とほぼ同じであること、また環境水である海水の浸透圧と塩濃度の変動に対する反応は、その変動と一致して変化する浸透順応型であることを見てきた。一方、汽水あるいは汽水からさらに淡水へと進出した歴史をもつ動物 (ヌタウナギを除いた脊椎動物も含む) では、環境水の浸透圧にかかわらず体液の浸透圧を一定の範囲に保とうとする浸透調節型が多いことも知った。

体液浸透圧の調節機構がどちらの型でも、体を作っている細胞の細胞内浸透圧は、体液浸透圧とほぼ等張である。もし、細胞内が体液より高張なら、細胞内に水が浸入して細胞が膨張し、低張なら水が流出して細胞が萎縮するので、

表 1 細胞内および細胞外のイオン濃度の代表的な値 (mM)

	ヤリイカの巨大軸索	カエルの縫工筋	ヒトの赤血球
細胞内			
Na ⁺	78.0	13.0	19.0
K ⁺	396.0	138.0	136.0
Mg ²⁺	11.0	16.0	6.0
Ca ²⁺	0.4	3.0	0.0
Cl ⁻	104.0	2.0	78.0
細胞外			
Na ⁺	462.0	108.0	155.0
K ⁺	22.0	2.5	5.0
Mg ²⁺	56.0	1.0	1.0
Ca ²⁺	11.0	2.0	2.5
Cl ⁻	586.0	76.0	112.0

いずれの場合も細胞の機能が損なわれる。細胞内浸透圧が体液浸透圧と等張であることは、細胞の生存にとってたいへん重要なのである。

ところが、細胞内のナトリウムイオンの濃度は、無脊椎動物であれ脊椎動物であれ、体液のそれよりずっと低い（表1）。高濃度のナトリウムイオンがタンパク質の立体構造を変化させ、機能に影響を与えるのを防ぐためである。そこで、体液のナトリウムイオン濃度が海水に近い海産動物は、アラニンやプロリンといったアミノ酸、あるいはトリメチルアミノオキシドといった窒素化合物を用いて、細胞内の浸透圧を調節している。この機構は、個々の細胞がもつ細胞レベルのホメオスタシス（cell homeostasis）によると考えられるので、今回はそれが単細胞の原生生物¹⁾にも見られるか探ってみた。

原生生物の浸透圧調節

単細胞性の真核生物である原生生物には、太古の海に誕生してから20億年余りを海の中で生き続けてきたものがある。一方、地球の誕生から5～6億年後には、現在とほぼ同じ弱アルカリ性で塩辛い海が出来上がり、その環境がほとんど変化せず維持されてきた²⁾。したがって、長い進化の歴史を経てきた海産原生生物のホメオスタシス維持機構がどのようなものなのか、たいへん興味深いのだが、海産の単細胞性原生生物による細胞内の浸透圧調節を調べた例はごくわずかである。ここでは病原性の広塩性繊毛虫 *Miamiensis avidus* を用いた研究の結果（Kaneshiro 他, 1969a,b）を見ていくことにしよう。

実験に用いた繊毛虫の細胞内のナトリウムイオン濃度は、100% 海水（以下

表2 繊毛虫 *Miamiensis avidus* の細胞内の主要イオン濃度 (mM)

培養した海水 および培養期間	Na ⁺	K ⁺	Cl ⁻
100% SW (2年)	87.9	73.7	60.8
50% SW (3月)	52.8	60.6	24.9
100% SW (2年) + 50% SW (30分)	37.1	69.8	16.0

SW) 中で培養されていたもので 87.9 mM (表 2) であった。この値は、表 1 に示したヤリイカの巨大軸索中のナトリウムイオン濃度の 78.0 mM、あるいはゴカイの細胞やイガイの細胞で報告されている値 (Willimer 他, 2005) に匹敵する。塩化物イオンの濃度にも同様のことが言える。海産の単細胞生物は、細胞内のナトリウムイオンと塩化物イオンの濃度を海水よりかなり低く保っているのである。さらに、環境水中のこれらのイオン濃度を変えると、細胞内のイオン濃度はそれに順応する (図 1a)。一方で、細胞内浸透圧を環境水よりも

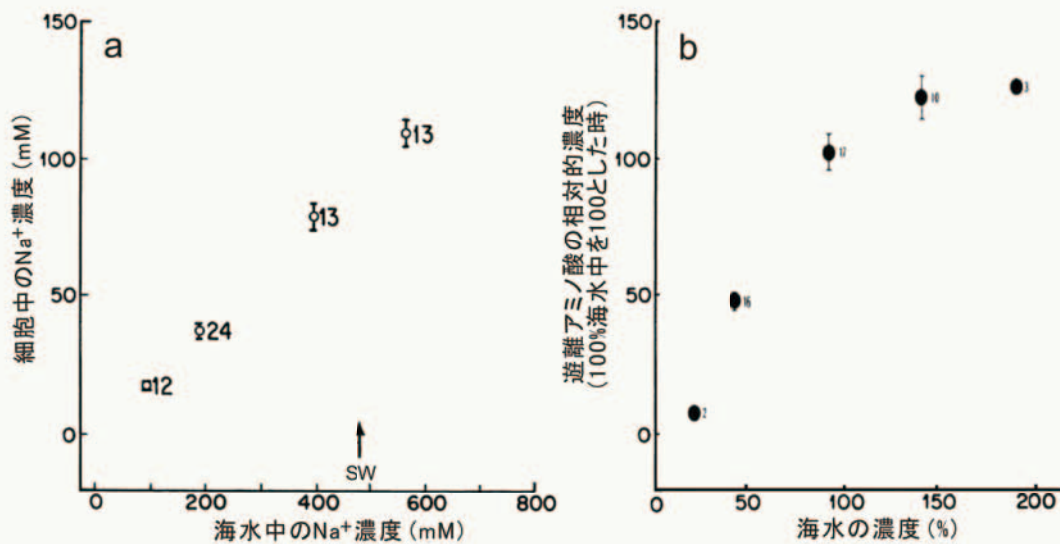


図 1 広塩性の海産繊毛虫 *Miamiensis avidus* では、(a) 細胞内のナトリウムイオン濃度が海水 (SW) のそれよりかなり低く保たれている。しかも、環境水の塩濃度を変えると、それに順応して細胞内のナトリウムイオン濃度も変化する。(b) 一方、細胞内浸透圧の調節に重要な遊離アミノ酸の濃度も環境水の濃度に対応して変化する。(a は Kaneshiro 他, 1969a ; b は Kaneshiro 他, 1969b をもとに作成)

いくらか高張に保ち、過剰な塩分や老廃物の排出に必要な水を細胞内に引き込むが、この浸透圧調節には細胞内の遊離アミノ酸が関わっている。

100%SW 中では、*M. avidus* の細胞内遊離アミノ酸濃度は 317 mM になる。この濃度は海産無脊椎動物の細胞のものに匹敵するが、それだけでなく、海産無脊椎動物と同様、遊離アミノ酸の 73% を濃度順にアラニン、グリシン、およびプロリンが占めている。さらに、環境水が低張な 25%SW なら、細胞内の遊離アミノ酸濃度は 100%SW 中の 1/4 ほどにまで低下し、高張な 200%SW 中なら 20% 以上もアミノ酸濃度が高まる (図 1b)。なお、スクロースで細胞外の浸透圧をかえても同様の反応が見られるので、上に述べた遊離アミノ酸濃

度の変化は、環境水のイオンの組成や濃度ではなく、細胞外の浸透圧に依存したものであると考えられる。

このように見てくると、単細胞性の原生生物である繊毛虫には、多くの海産無脊椎動物やヌタウナギに見られるイオン順応型+浸透順応型のホメオスタシス維持機構が備わっているとさえ考えざるをえない³⁾。この機構が、真核生物が出現した時にはすでに存在し、進化と多様化の中で保存されてきたものなら、より原始的だと思われる原核生物にも、同様の機構があるのだろうか？

ラン藻類（シアノバクテリア）の浸透圧調節

最も初期の生命体の痕跡は、35億年前の西オーストラリアの岩石中から、微化石として発見された。この生物は単細胞で、今日の細菌類に似た単純な構造の原核生物であるが、光合成能はもたない。光合成を行い、酸素を発生する原核生物、ラン藻、は今から27億年ほど前に太古の海に出現した。この原始的なラン藻内でも、タンパク質が機能するための化学的環境は今と同様であると考えられるので、その細胞内の浸透圧調節機構は保存され、現生の海産ラン藻に引き継がれているのではないだろうか。また、この生物群は海洋生態系の中で重要な位置を占めているので、原生生物との比較も必要であろう。

海に生きる生物が抱えている大きな問題は、周りを塩溶液である海水に囲まれていることである。原生生物と同じように、ラン藻を含めた原核生物でも、細胞内の高濃度のナトリウムイオンは有害だし、細胞内浸透圧が環境水より低張なら水が流出して、細胞が萎縮し、時には死に至る。海産生物は、こういった問題に対処するために2つの方法を用いている。その1つは細胞内の過剰なナトリウムイオンをナトリウムポンプ⁴⁾によって細胞外に排出する方法であり、もう1つは水によく溶けるが電荷をもたない有機物質を浸透圧調節物質として用いる方法である。

海産のラン藻も、ナトリウムポンプを用いて細胞内の過剰なナトリウムイオンを排出し、浸透圧調節物質を用いて細胞内浸透圧を調節している。海産のラン藻のホメオスタシス維持機構は、基本的には海産の原生生物とも無脊椎動物とも変わらないのである。大きく異なっている点は、主要な浸透圧調節物質がグリシンベタインだということだけである（Mao 他, 2010）。

超保存的な細胞レベルと個体レベルのホメオスタシス

上にも述べたように、地球の誕生から5～6億年後には、現在とほぼ同じ弱アルカリ性で塩辛い海が出来上がり、その環境がほとんど変化せず維持されてきたという。ところが、これまで見てきたように、海に生きる動物たちの体を作っている細胞は、ナトリウムポンプを用いて細胞内のナトリウムイオン濃度を低くする一方で、浸透圧調節物質を用いて細胞内浸透圧を環境水あるいは体液のそれとほぼ等張に保っている。しかし、海で誕生したという最初の単細胞が、このようなホメオスタシス維持機構をすでに持っていたとは考えにくい。海とは言うが、海洋のどのような場所で、最初の生命が誕生したのだろうか？

気になることは他にもある。海産無脊椎動物のほとんど、あるいはヌタウナギの体液は海水によく似ていることである。そのためであろうか、個々の細胞のホメオスタシス維持機構は、基本的に原生生物のそれと同じである。ということは、単細胞生物から多細胞動物が進化した後も、海産動物は、独自の体内環境をもつように進化してきた訳ではなく、体液を海水とほぼ同じ状態に保つ機構を保存してきた、と考えればいいのだろう。とすると、太古の海で原核生物が獲得した細胞レベルのホメオスタシス維持機構が、今に至るまで保存されてきたのは、その機構が生物にとって極めて重要かつ確立したもので、変化させるわけにはいかなかった、ということになるのだろう。

なお、これまでふれてこなかったが、細胞レベルのホメオスタシスとして細胞内浸透圧と同じように重要なものとして、細胞内のpHを弱アルカリに保つ機構がある。これも、生命が誕生した場が、弱アルカリ性の海洋であったことを反映しているもので、生命の歴史と同じくらい長い期間にわたって保存されてきた機構である。動物個体のホメオスタシス維持機構は、外部環境の変化にかかわらず、体を構成する細胞が正常に働ける内部環境を維持するための、たいへん保守的なものなのである。

註

- 1) 現在の分類体系では、真核生物が動物、植物、菌類および原生生物の4界に分けられている。原生生物界は動物、植物、菌類のいずれにも含まれないものの総称として使われている。そのため系統分類学的には多くの問題がある。なお、「原生動物」は、原生生物の中

で動物的と思われる種を指す時に用いる言葉で、それほど分類学的な根拠はない。

- 2) 原始の海は還元環境、すなわち海水中に気体としての酸素がない状態、であった。最も初期の細胞の微化石が 35 億年前の岩石から発見されているが、それは嫌気性で核をもたない原核細胞であった。およそ 27 億年前に光合成をする原核細胞が出現し、海に酸素が多くなったため、好気的な真核細胞が勢力を伸ばし始めた。
- 3) ここで「イオン順応型+浸透順応型のホメオスタシス維持機構」と書いたが、現象をよく見ると、細胞内のイオン濃度も浸透圧も、受動的に変化しているわけではない。過剰なナトリウムイオンを細胞外に排出して細胞内の塩濃度を調節し、遊離アミノ酸を用いて細胞内浸透圧を細胞外と等張にしているの、調節型と言えなくもない。しかし、用語として、体液のイオン濃度と浸透圧を一定に保つホメオスタシスの維持機構を調節型と言っているの、それにしたがった。
- 4) 細胞膜にある $\text{Na}^+, \text{K}^+ - \text{ATP}$ アーゼという酵素の別名で、ATP のエネルギーを用いて、細胞内のナトリウムイオンを細胞外に汲み出し、カリウムイオンを細胞内に取り込んでいく。すべての生物でその存在が確認されている。

参考文献

窪川かおる編／女性海洋研究者チーム著 海のプロフェッショナルー海洋学への招待状 東海大学出版会 (2010)

Kaneshiro, E.S., Dunham, P.B., Holz, G.G. Jr.: Osmoregulation in a marine ciliate, *Miamiensis avidus*. I. Regulation of inorganic ions and water. Biol. Bull. 136: 63-75 (1969a)

Kaneshiro, E.S., Holz, G.G. Jr., Dunham, P.B.: Osmoregulation in a marine ciliate, *Miamiensis avidus*. II. Regulation of intracellular free amino acids. Biol. Bull. 137: 161-169 (1969b)

Mao, X., Olman, V., Stuart, R., Paulsen, I., Palenik, B., Xu, Y.: Computational prediction of the osmoregulation network in *Synechococcus sp.* WH8102. BMC Genomics 11: 291 (2010)

Willmer, P., Stone, G., Johnston, I. (eds) : Environmental Physiology of Animals. 2nd Ed. Blackwell Publishing (2005)

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。