

海に生きる動物たち（全 12 回）

第 5 回 サメの場合は？

浦野明央（北海道大学名誉教授）

脊椎動物は、大きく、顎あごのない無顎類の魚類と顎をもつ有顎類（顎口類ともいう）に分けられる。軟骨魚や硬骨魚は四肢動物とともに有顎類に含まれる。最初の脊椎動物、すなわち原始的な無顎類、が出現したのは 5 億年ほど前のオルドビス紀だとされている（図 1）。その 1 億年後のデボン紀初めに顎をもつ軟骨魚と硬骨魚が出現したが、分子にもとづく系統解析は、軟骨魚の方が硬骨魚より早い時期に出現したことを示している（Kikugawa 他, 2004）。

脊椎動物の出現、および無顎類からの有顎類の分岐は、沿岸域の浅い海で起きたと考えられている。デボン紀初めに出現した軟骨魚から、淡水に進出し栄えた仲間も現れたが、この系統は、およそ 2 億 5 千万年前、古生代最後のペルム紀の終わりの大絶滅でほぼ死に絶えた。しかし生き残ったものが、中生代の海で多様化し、現世の軟骨魚のほとんどのグループを生じた（Janvier, 1996）。

脊椎動物の進化と海水適応

「第 2 回 海辺に生きるカエル」で、カニクイガエルは尿素を用いて海水に適応すると書いたが、現世の海産軟骨魚も、血中の尿素の濃度を高めることにより海水に適応している。この適応戦略は、生きている化石と言われる肉鱗類のシーラカンスでも採用されている（表 1）。多少の前後はあるが、およそ 4 億年前のデボン紀に出現した軟骨魚と硬骨魚の肉鱗類の子孫が、同じように尿素を利用して海に生きているのである。これは、それぞれの淡水性の祖先が海に進出し平行進化したとも、両者の共通の祖先である原始的

代	紀	百万年前	主要な出来事
新世代	第四紀		新人(ヒト)の出現
		1.8	
	第三紀		哺乳類の放散、猿・類人猿の出現
		65	大絶滅
中世代	白亜紀		恐竜の時代
		144	
	ジュラ紀		鳥類の出現
		213	大絶滅
	三畳紀		恐竜の出現、哺乳類の出現
		248	大絶滅
古生代	ペルム紀		爬虫類の放散
		280	
	石炭紀		両生類の出現
		360	大絶滅
	デボン紀		サメと硬骨魚の出現・肉鱗類の進化
		408	
	シルル紀		無顎類の多様化、有顎類の出現
		438	大絶滅
	オルドビス紀		最初の脊椎動物(無顎類)の出現
		490	
	カンブリア紀		初期の脊索動物
		545	

図 1 脊椎動物各綱の出現時期を示す地質年代表。

な海産の有顎類がすでにこのような機構を獲得していたためとも考えられる¹⁾。

上に述べたように、現世の軟骨魚はペルム紀終わりの大絶滅を生き抜き多様化した、おそらくは海産のグループの子孫である。その中から、中世代末期の白亜紀に、淡水性あるいは広塩性のグループが現れたという。このグループがまた海に戻って、現世の海産軟骨魚の祖先となったかどうかは疑問である。また、デボン紀に出現した淡水性のグループの子孫が、何回かの大絶滅をくぐり抜け、現世の海産軟骨魚の多様なグループを形成したとは考え難い。現世のシーラカンスが、何回かの大絶滅をくぐり抜けてきた、おそらくは海産種の子孫であることを考えると、現世の海産軟骨魚は、デボン紀に出現した古代サメの海水適応能を引き継いでいると考えてもいいように思える。

サメやエイの浸透圧調節：水分の補給

軟骨魚綱には、サメとエイからなる板鰓類とギンザメの仲間からなる全頭類という2つのグループが含まれ、そのほとんどの種が海産である。海水と淡水の間を行き来する広塩性のサメやエイの存在も知られているが、純粹に淡水産の軟骨魚はアマゾン川の上流に生息するポタモトリゴン科のエイだけだとされている (Shuttleworth, 1988)。

これまでも述べてきたことであるが、体液浸透圧の恒常性の維持には、水と電解質の出入り、すなわち水・電解質代謝の調節が関わる。前回、真骨魚は、淡水中では腎臓で塩類を回収して多量の低張尿を排出するが、海水中では海水を飲んで腸から水を吸収し、余分な塩分を鰓から排出している、と述べた。海水中の軟骨魚も、3%を越える高張な塩水によって、体内の水分を奪われる危険にさらされている。ところが、海水中のサメやエイはほとんど水を飲まないことが、実験的に確かめられているのである (Smith, 1931b)。

ここで、表1の浸透圧の列を見て欲しい。海産の軟骨魚の体液浸透圧が、環境水である海水の浸透圧より、若干であるが、高くなっているのである。この体液と環境水との浸透圧差は、海産軟骨魚の他の多くの種でも古くから知られている事実 (Smith, 1931b) で、この差によって、体外から体内に水分だけが移動する。薄い膜を隔てて接している2種類の溶液に浸透圧の差、すなわち溶けている化学物質の濃度差があると、その差を平均化しようとして、濃度の低い方から高い方に水が移動するためである。

淡水エイのポタモトリゴンを除き、海水中で生きている狭塩性の種でも、汽水や淡水にも適応できる広塩性の種でも、軟骨魚の体液には、真骨魚や哺乳類には見られない高濃度の尿素が含まれている（表1）。それによって体液の浸透圧を環境水のそれより高く保っているのであるが、尿素の濃度が高くなると、体内の正常な細胞活動が阻害される。そのため、尿素に加えて、トリメチルアミンオキシドなどのメチルアミン類も用いて、細胞活動を低下させずに体液浸透圧を高めている。なお、濃度勾配にしたがって体内から体外に流出しようとする体液中の高濃度の尿素は、主に腎臓の集合管に分布する尿素輸送体によって再吸収されている。また、鰓の上皮細胞の細胞膜にはコレステロールが多く含まれていて、拡散による尿素の透過を低く抑えている（兵藤・坂本, 2005）。

表1 軟骨魚の体液の浸透圧、塩濃度および尿素濃度（Shuttleworth, 1988 および 兵藤・坂本, 2005より抜粋）。軟骨魚の体液の特性を他の脊椎動物と比較するため、シーラカンス等のデータも示してある。

魚種	Na+ (mM)	尿素 (mM)	浸透圧 (mOsm/kg)
ゾウギンザメ (SW)	309	472	1057
(80% SW)	284	346	886
ドチザメ (SW)	297	407	1030
オオメジロザメ (BW)	245	169	650
ノコギリエイ (FW)	214	182	685
ポタモトリゴン (FW)	150	1.25	308
シーラカンス (SW)	105	290	957
ガマアンコウ (SW)	180	7	337
カニクイガエル (野生)	189	98	570
ラット	150	7	324
海水	457	-	1015

SW 海水； BW 汽水； FW 淡水

サメやエイの浸透圧調節：塩類の排出

海に生きる脊椎動物の体液の塩濃度は、環境水である海水よりかなり低いので、常に塩分が体内に流入しようとする（表1）。そのため、体液浸透圧の恒常性を維持するのに、水分の補給とあわせて重要なのは塩類の排出であるが、軟骨魚の腎臓は体液より浸透圧が低い低張尿しか作れない。鰓に塩類細胞が存在しないわけではないが、その塩分排出能力はそれほど高くない。こういった

深刻な問題を補っているのは、直腸に存在する塩類腺である。直腸腺とよばれるこの軟骨魚の塩類腺は、海鳥やウミガメの塩類腺と同じように、塩類細胞を数多く含み、体液の2倍ほど高張な塩化ナトリウムの溶液を分泌している。

軟骨魚の塩類細胞は、脊椎動物に広く見られる塩類細胞と同様、ATPのエネルギーを用いて塩を排出している。したがって、塩類細胞は、海で誕生し進化してきた脊椎動物にとり、たいへん重要な細胞であったと思われる。次回は、脊椎動物の祖先の形質や機能を残していると思われる無顎類が、どのようにして海で生きているかを、塩類細胞に注目しながら見ることにしたい。

- 1) デボン紀に淡水で栄えたサメのグループが海に進出したという仮説が80年前に提唱されている。以下に、それをそのまま引用しておこう。 There are good reasons for thinking that this marine habitat is secondary and that the elasmobranchs of the Silurian-Devonian periods were largely and primitively inhabitants of the continental fresh waters (Smith 1931a).

参考文献

レーヴン他著 R/J Biology 翻訳委員会監訳：レーヴン／ジョンソン生物学 [下]
培風館 (2007)

兵藤晋・坂本竜哉： 第3章 窒素代謝と環境適応。(竹井祥郎編：海洋生物の機能—生命は海にどう適応しているか。) 東海大学出版会 (2005)

Janvier, P.: Early Vertebrates. Oxford University Press (1996)

Kikugawa, K. 他: Basal jawed vertebrate phylogeny inferred from multiple nuclear DNA-coded genes. BMC Biology 2004, 2:3 (2004)

Shuttleworth, T.J. (ed): Physiology of Elasmobranch Fishes. Springer-Verlag (1988)

Smith, H.W.: The absorption and excretion of water and salts by the elasmobranch fishes. I. Fresh water elasmobranchs. American Journal of Physiology 98: 279-295 (1931a)

Smith, H.W.: The absorption and excretion of water and salts by the elasmobranch fishes. II. Marine elasmobranchs. American Journal of Physiology 98: 296-310 (1931b)

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。