

サメたちはどのようにして海という環境に適応しているのか

東京大学海洋研究所海洋生命科学部門生理学分野 兵藤 晋

1. はじめに

サメのイメージといえば、映画の「ジョーズ」に代表されるように「海のギャング」・「恐ろしい」が一般的であろう。シュモクザメの群れの出現やナルトビエイ、アカエイ(棘が危ない)の大発生などが話題になる一方で、絶滅が危惧されるサメのなかまは年々増え続けている。近年、多くの水族館でサメの展示が目玉とされ、サメやエイに対する関心は高まっている。しかしながら、サメが生物学的

にどの程度解明され、教育に反映されているかという、まだまだ遅れているといわざるを得ない。

体内の環境を最適の状態に保つこと、すなわち恒常性を維持することは、生物が生存するために必要不可欠な現象である(改訂版高等学校生物 I(数研出版)の第5章 内部環境の恒常性を参照。以下特に記述しない限りこの教科書を参照する)。たとえば、現在の海洋は、その塩濃度が私たちほ乳類の体液の約3倍という高塩分・高浸透圧環境である。水は浸透圧の低い環境から高い環境へ、すなわち体内から外界に移動するために脱水されてしまう(教科書のp34 - 41 参照)。教科書のp208にも記載されている通り、海に生きる動物たちは脱水から免れるために多様なしくみを発達させてきた。そのなかでも、サメのなかま(軟骨魚類)は特徴的である。本稿では、高等学校の教科書ではなかなか扱うことのできない、サメたちが海という高浸透圧環境に適応するための戦略を紹介する。「近いようで遠い存在」のサメたちの理解につながればと願っている。

2. 海への適応戦略の多様性

動物が海という高塩分・高浸透圧環境にどのように適応しているのか。そのしくみを俯瞰すると、大きく3つのグループに分けることができる(表1, 教科書p208の図8参照)。最初のグループは、海産の無脊椎動物ならびに円口類のヌタウナギ類(現存する脊椎動物の中で最も原始的な動物)である。彼らの血しょう(細胞外液)はほぼ海水と等しい。

	浸透圧 (mOsm/kg)	Na ⁺ (mM)	尿素 (mM)
海水	1,015	457	未測定
浸透圧順応型動物 円口類(ヌタウナギ類)	1,029	485	未測定
浸透圧順応型、尿素浸透圧性動物 軟骨魚類			
ドチザメ(海生)	1,030	297	407
ノコギリエイ(淡水環境)	753	225	214
ボタモトリゴン(淡水エイ)	358	141	0.7
浸透圧調節型動物 硬骨魚真骨類			
ウナギ(海水環境)	377	175	2.5

表1 代表的な水生脊椎動物の体液(血しょう)組成

一方で、細胞内のイオンは低く保つため、そのままでは細胞が脱水されてしまう。そこで、細胞内にグリシンやアラニンなどの中性アミノ酸を蓄積し、体内の浸透圧を外界と等しくして脱水から免れている。このグループを浸透圧順応型動物とよぶ。

これに対して、現在海に生息する多くの魚(硬骨魚真骨類)は、私たちほ乳類とほぼ同じ体液組成をもつ。この場合、外界の方が塩濃度・浸透圧ともに高いため、塩は体内に流入し、水は体外に移動して脱水されてしまう(教科書p209の図10参照)。このことを克服するため、真骨魚は海水を飲み、消化管で塩類とともに水を吸収する。体内に過剰に入ってくる塩類は、NaClはおもに鰓の塩類細胞から、二価イオンは腎臓から少量の尿として排出する。このしくみを浸透圧調節型動物とよぶ。

第3のグループがサメたちである。軟骨魚綱は板鰓類(サメとエイ)と全頭類(ギンザメ)に分かれるが、体液調節系に大きな違いはなく、本稿ではサメたち=海生の軟骨魚類と捉えてほしい。サメたちの戦略は上記の2つのグループとは異なる。彼らは体内に多量の尿素を蓄積することで、海水という高浸透圧環境に対応している。「サメやエイは臭い」といわれるが、その原因はその特徴的な体液組成にある(ただし死後分解されて臭くなるのであって、生きていたときは臭くない。彼らの名誉のため)。

3. 軟骨魚類の体液組成

サメたちの体液組成を詳しくみてみよう。血しょう

のイオン濃度を測定するとNaClは250~300ミリモルで、前述した真骨魚類に比べると高いが、環境海水濃度の約半分である(表1)。しかしながら、彼らの体液浸透圧は海水とほぼ等しく、ほとんどの場合は環境水よりもわずかに高い(教科書p208の図8)。この高い浸透圧のもととなるのが、体内に蓄積した尿素である。このことにより体内の水分を奪われる危険が無くなるだけでなく、逆に外界から体内に水が流入する。すなわち、海という高浸透圧環境でも、軟骨魚類は海水を飲まずに水を得ることができる。

体液浸透圧を環境に合わせてことから、サメたちも浸透圧順応型動物に分類されるが、正しくは浸透圧順応・イオン調節型である。同様に、前述のヌタウナギなどは浸透圧順応・イオン順応型で、真骨魚類は浸透圧調節・イオン調節型ということになる。

細胞内の浸透圧も血しょうと同様に高く、やはり尿素を高濃度にもつ。ところで、生化学的な実験において、尿素はタンパク質の変性剤として用いられる。軟骨魚類がもつ高濃度の尿素も、そのままでは細胞内の酵素活性を阻害し、生命活動に悪影響を及ぼすはずである。軟骨魚類は尿素の他にもトリメチルアミノオキシド(TMAO)などのメチルアミン類をもち、これらが共存することで尿素の悪影響を打ち消す。たとえば、尿素とTMAOを約2対1の割合に保つことで細胞内の酵素活性を正常に維持でき、細胞内の組成はその結果をよく反映している。また、尿素存在下で最も良く機能するように、タンパク質の構造も最適化しているのであろう。

水生動物は一般に、生命活動の結果として生ずる窒素代謝物をアンモニアの状態に鰓などから環境水中に排出する。これをアンモニア排出型動物とよぶ。一方で、変態後の両生類や私たちほ乳類は水から離れて生活するため、アンモニアを毒性の低い尿素に変換して排出し、尿素排出型動物とよばれる。軟骨魚類も尿素排出型動物に含まれるが、尿素を排出のためだけでなく、海という高浸透圧環境に適応するためのオスモライト(浸透圧有効物質)として利用する点で異なる。本来排出すべきものを生きるために有効に利用しており、このようなしくみを尿素浸透圧性動物とよんでいる。

4. 軟骨魚類の体液調節のしくみ

海に生きる軟骨魚類が体内に高濃度の尿素をもち、血しょうの塩類(NaCl)を環境の海水の約半分に調節することを述べてきた。海水中の尿素はほぼ0で、逆にNaCl濃度は体内の2倍である。したがって、何もしなければ尿素を失い、体内のNaCl濃度が上昇してしまう。塩類と尿素に関して、各器官でどのような調節が行われるかをまとめる(図1)。

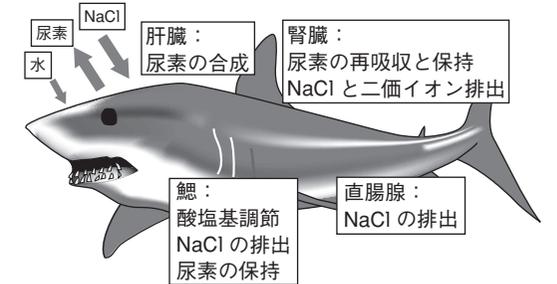


図1 軟骨魚類の体液調節

NaClの排出:直腸腺

海生の軟骨魚類は常にNaClを排出している。そのために直腸腺というNaCl排出に特化した器官をもつ。類似の器官は、海鳥や海生爬虫類(塩類腺)などにも存在する。直腸腺は盲管状の組織で、その中心には中心管とよばれる管が通り、直腸(消化管の最終部分)に開口する。直腸腺を構成する上皮細胞ではNaClが分泌され、直腸を経由して体外に排出される。

なぜ細胞がNaClを排出できるのか、少し細くなるがその分子機構を説明しよう(図2)。教科書のp34 - 41を参考にしていきたい。図2のように4つのタンパク質によって説明される。

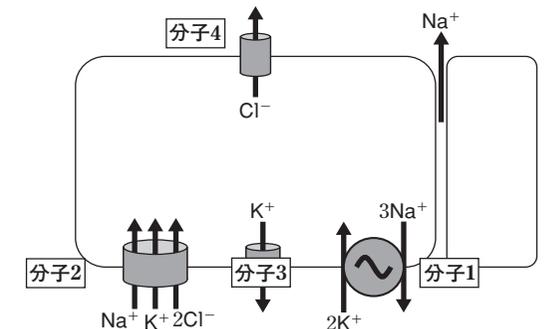


図2 NaClの排出機構

- ① 分子1:細胞から Na^+ を汲み出し, K^+ を汲み入れるポンプ(教科書 p40 の図 27)。ATP のエネルギーを利用してこのポンプを動かすと、細胞内の Na^+ 濃度が低下する。
- ② 分子2: Na , K , Cl イオンを同時に通す。 Na^+ が濃度勾配に従って細胞内に流入する。そのとき、同時に1つの K^+ と2つの Cl^- が細胞内に入る。
- ③ 分子1と2により細胞内に取り込まれた K^+ は分子3を通して細胞外に出る(リサイクル)。 Na^+ は分子1により細胞外に汲み出される。その結果、細胞内には Cl^- が濃縮される。
- ④ 分子4: Cl^- を選択的に通すチャネルで、分子1~3とは異なる側の細胞膜に存在する(体外に面する膜)。 Cl^- の濃度勾配ならびに細胞内のマイナスチャージを駆動力として Cl^- は細胞外に排出される。
- ⑤ Na^+ は細胞と細胞の間から排出されると考えられているが、具体的な分子機構はまだ解明されていない。この分子モデルは、鰓の塩類細胞をはじめ、 NaCl 排出組織で共通して認められる。

直腸腺以外に、腎臓からも NaCl は排出される。硬骨魚真骨類では鰓が最も重要な NaCl 排出器官で、サメたちの鰓にも「塩類細胞」が存在する。しかしながら、サメたちの塩類細胞がどの程度塩類排出に寄与するのは不明である。直腸腺を外科的に除去しても血しょうの NaCl 濃度は若干上昇する程度なので、直腸腺以外からの NaCl 排出能力も高いのだろう。

尿素の合成:肝臓

体内の高い尿素濃度を維持するため、肝臓では尿素回路によりアンモニアから尿素を積極的につくって補給する。尿素回路の律速酵素であるカルバミルリン酸合成酵素は環境の温度や塩分などのストレスに応答し、尿素濃度の上昇は酵素活性を抑制する。

尿素の保持:鰓と腎臓

せっかく尿素を合成しても、体外に失っては意味がない。鰓にはガス交換のため大量の血液が流れ、環境水との間はわずかな細胞層で隔離されている。したがって尿素を失いやすいが、軟骨魚類の鰓の細胞膜はコレステロール含量が高く、真骨魚類の鰓と比べて尿素の拡散透過性が低くなっている。

軟骨魚類の腎臓は、代謝による老廃物のほか、海水中に多く存在する二価イオン(Mg^{2+} や SO_4^{2-} など)の排出に重要である。しかしながら血しょう成

分を腎小体でろ過するときに尿素もろ過されてしまい(教科書 p211 の図 12 参照)、そのままでは尿として排出され、体内に保持できない。これまでの研究から、軟骨魚類の腎臓では糸球体でろ過された尿素の90%以上を再吸収して体内に戻ることがわかっている(教科書 p211 のヒトのデータと比較してみたい)。この重要な機能を反映して、軟骨魚類の腎ネフロンは複雑な構造をしている(図3)(教科書 p210 の図 11 参照)。われわれほ乳類の腎臓も、水を再吸収して尿を濃縮する特別なしくみをもつが、サメたちの腎ネフロンはそれ以上に複雑である。尿素を再吸収するしくみは未だ不明だが、ネフロン構造の違いは、水の再吸収(ほ乳類)と尿素の再吸収(軟骨魚類)という目的の違いを反映すると考えている。

尿素の移動について簡単に触れておく。水や尿素といった小型の極性分子は脂質二重膜を比較的自由に透過できると考えられていたが、実際の生体膜での透過性はそれほど高くない。水については、アクアポリン(水チャネル)という分子の存在が細胞膜の水透過性を規定している(教科書 p41 の図 II)。尿素についても「尿素輸送体」が存在する。このような物質輸送を担う分子が、ネフロンのどの部位に存在するのかを調べることで、どこでどの分子が再吸収されるのかが解明できる。近年、ゲノム解析が様々な動物種で進められており、その分子情報が研究を進めるときに重要な役割を果たしている。軟骨魚類で遺伝子の大規模解析が最も進んでいるのが「ゾウギンザメ(写真)」で、我々はオーストラリアのグループと共同で研究を進めている。



図4 ゾウギンザメ

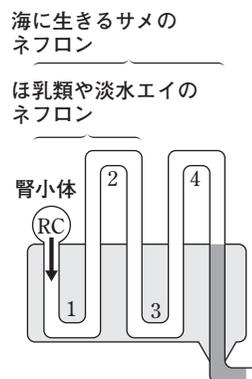


図3 サメのネフロン

5. その他の興味深い現象

ここまでは海に生きるサメたちの体液調節について説明してきたが、サメたちにも「海以外」に生息するものがある。その特徴、さらには尿素を利用する体液調節の進化的な背景を考えてみたい。

5-1. 淡水エイの体液調節

アマゾン川流域に生息する淡水エイ(ボタモトリゴン科)は淡水環境に完全に適応し、淡水魚と同じ体液組成をもつ(表1)。尿素合成能力はあるが体内に蓄積できず、海水では生息できない。淡水エイの腎ネフロンは前述したような複雑な構造をしておらず、尿素を蓄積できない理由の1つかもしれない。

5-2. 回遊する軟骨魚類

軟骨魚類にも、サケやウナギのように海水と淡水の両環境に適応でき、海と川を行き来する種がいる(広塩性種とよぶ)。ノコギリエイやオオメジロザメがその代表的な種であり、アカエイもほぼ淡水という環境に適応できる。ノコギリエイやオオメジロザメは生後まもなく河川に進入し、成熟する頃に海に下ると考えられている。彼らも海水中ではほかのサメたちと同じしくみで海という高浸透圧環境に適応する。一方で、淡水中での体液組成は淡水エイとは異なる(表1)。淡水中でも尿素を高い濃度で維持しており、体液浸透圧も淡水エイのほぼ倍である。当然ながら塩類や尿素の流出と水の流入は大きい。なぜこのような体液組成を淡水中で維持できるのだろうか? 広塩性種は尿素を体内に保持する能力が優れているが、それがどのような要因によるかは不明である。

広塩性板鰐類はなぜ尿素を淡水中でも維持するのだろうか? 軟骨魚類では、細胞・器官が正常にはたらくために適量の尿素が必要だというデータがある。軟骨魚類の体を構成するタンパク質が、尿素存在下で最適な活性を示すように変化しているのだろう。また、河川に進入した広塩性板鰐類が頻りに汽水や海水域との間を行き来する可能性もある。近年、生物の行動を解析するツールとして、データロガーやGPSが用いられており、今後オオメジロザメの行動を詳細に追跡したいと考えている。

5-3. 尿素による体液調節は軟骨魚類だけの特徴?

尿素を浸透圧調節に用いる現象はサメたちだけの特徴だろうか? 肺魚とともに陸上脊椎動物(四肢動物)に近縁なシーラカンスが同様の体液調節を行

う。無尾両生類のカニクイガエルは汽水域に生息し、尿素を蓄積して環境浸透圧に体液を合わせている。

実は、われわれほ乳類も尿素を利用して浸透圧を高めている。ただし血しょうではなく、腎臓での現象である。腎臓ではろ過された原尿から水を再吸収して濃縮するが、腎臓内部の髄質の浸透圧がヒトでは血しょうの約3倍で、その高い浸透圧を利用して水を原尿から体内に戻す(教科書 p210 の図 11, p211 の図 12)。その高い浸透圧を生み出す要因の1つが尿素である。以上の現象はいずれも「尿素を利用して水を体内に保持する」とまとめることができる。すなわち、尿素を用いる体液調節は脊ついで動物に広く存在するしくみである。

尿素を利用する体液調節は、現在のサメたちが進化する過程でどのように発達してきたのだろうか? 現存する海生脊椎動物の祖先は、円口類のスタウナギ類を除いて、進化の過程でいったん汽水あるいは淡水域に進入したものが再び海に下ったと考えられている。海に下るためには高浸透圧環境への適応戦略が必須で、サメたちは尿素を利用した。実は、尿素をつくる能力は軟骨魚類だけでなく、すべての硬骨魚類もっており、アンモニアを捨てられない場合には尿素に変換して毒性を下げる。たとえば、まだ鰓が発達していない仔魚期には尿素に変換し、アンモニアとして排出できるようになると尿素合成のスイッチをほぼオフにすると考えられている。おそらく海に再進出する前のサメたちも同じだったのではないだろうか? 海に適応するために尿素合成のスイッチをオンにし続け、さらには尿素を保持するしくみを確立して、海という高浸透圧環境に適応したのだろう。

以上のように、サメたちには他の魚類にはない現象が多数存在している。今回は体液調節だけに焦点を当てたが、繁殖様式なども特徴的である。体内受精を行い、卵生のものから胎生のものまで様々である。なお、本稿で紹介した「尿素を用いる体液調節」は、2009年の生物オリンピックにおいても出題されたと聞く。生物の授業でサメたちの興味深い現象の一端でも紹介され、それに興味をもった学生が研究を目指してくれれば、研究・教育に携わる一人として嬉しい。