

両生類の経皮的水分摂取機構と陸上適応

上 島 孝 久
岡山大学教育学部

はじめに

元来海中で発生し進化してきた生物が、淡水を経て陸上へと進出し、そこで生活するためには多くの生理的に困難な問題を克服しなければならなかったと考えられる。生活環境としての海水、淡水、陸上の最も大きな相違点は「水と塩類」の寡多であり、陸上進出を試みる生物にとっては、自らの体内の「水と塩類」を外界のそれに対して如何に正常に調節していくかが、これらの環境への適応の成否を決定する重要な要因であったと考えられる¹⁾。

淡水から陸上への進出を試みた最初の脊椎動物は、3億数千万年前のデボン期末に現れた水陸両用の動物（両生類の祖先）、*Ichthyostega*であったと云われている。現生の無尾両生類（カエル）の仲間も、幼生期の淡水生活から成体期の陸上生活へと、一世代の中に激しい環境変化に即応して水分・塩類調節を行い、湿潤地から高山や砂漠、或いは熱帯から寒帯まで地球上の様々な環境に適応し分布している。しかし、すでに200年も以前にR. Twonsonにより発見されたように、彼らは乾燥した陸上生活に移っても経口的な水分摂取を行わないで、腹部皮膚からのみ水分を吸収しているのである²⁾。つまり他の四足類のように喉が渴いて水を「飲む」という行動がまだ発現していない状態で、陸上の乾燥環境に適応しているのがカエルであるといえる。カエルの皮膚における水分収支の仕組みの研究は、今世紀になって再び生理学者の注目を集め、生体膜を介しての水・電解質輸送の研究として経皮電流を測定する方法など、電気生理学的な方法が盛んに用いられてきた。さらに今世紀後半には砂漠蛙などの膀胱の水分収支における役割が注目され、乾燥適応の面から両生類の系統や進化が考えられるようになってきている。このような意味で、カエルの水・塩類代謝のメカニズムの解明は生物における膜輸送の研究であると同時に、脊椎動物の陸上適応の過程を理解するのに重要な鍵を与えるものと考えられる。

淡水環境に生息する動物は一般に自らの体液に比べて低張な外液に皮膚を介して接していることになり、皮膚が体外から体内へと浸入してくる水分を防

ぐと同時に排出器は余剰の水分の放出と電解質、特にNaイオンの保持に働いていることになる。他方、陸上で生活するためにはカエルの皮膚は水分の蒸発を防ぐと共に水分の摂取を行わなければならない相反する機能を持つことになる³⁾。私たちは、このような両生類の陸上適応の仕組みの解析に、湿潤地を離れて樹上で生活するニホンアマガエル (*Hyla japonica*) が好適な材料であることを見出し、その剥離皮膚をメンブラン・フィルター装置に装着して皮膚を介しての実際の水分の動きを観察することによりいくつかの興味深い知見を得ることが出来た。

結果及び論議

アマガエルは生命維持に必要な水分のほとんど全てを腰帯腹部の限定された部位の皮膚を通して摂取している。この経皮的水分摂取は、樹上で生活している非繁殖期には通常 $30 \mu\text{l}/\text{cm}^2/100\text{min}$ ほどであるが（繁殖期で水中に入出入りする時期にはほとんど水分吸収をしない）、カエルを数日間水分を摂取できない状態（乾燥環境下）におくと、同じく腹部皮膚からの水分摂取能は5~7倍に上昇する (Fig. 1)。このような促進的な水分摂取は、交感神経作動剤（アドレナリン β 受容体刺激）や下垂体神経葉ホルモン（両生類の抗利尿ホルモンであるバソトシン）の分泌によって活性化されており、いずれの場合もウワバインで完全に抑制されるので、ナトリウムポンプ ($\text{Na}^+, \text{K}^+ \text{-ATPase}$) を介して調節されていることがわかる (Fig. 1)^{4), 5)}。

しかし、これらのリガンドはいずれもCyclic-AMPの産生を経て、タンパク質リン酸化酵素A (PKA) を活性化することが知られているので、これらの作動経路を経て最終的には表皮細胞の頂端部膜の水チャンネルを開いているものと考えられる (Fig. 2)。このような促進的な水分摂取はATP産生能の高い細胞に存在することは当然であり、これは組織化学的にも示され、従来腹部表皮に点在するMitochondria rich cellと呼ばれる細胞に存在することが明らかになった。これはカエルの水分摂取

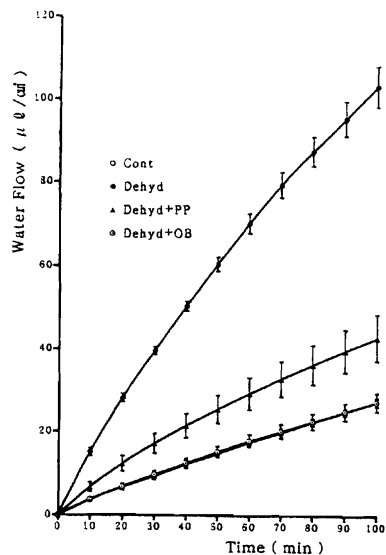


Fig. 1. Water absorption through the ventral skin of Japanese treefrog under ordinary (Cont) and dehydrated (Dehyd) conditions.
PP:propranolol, OB:ouabain

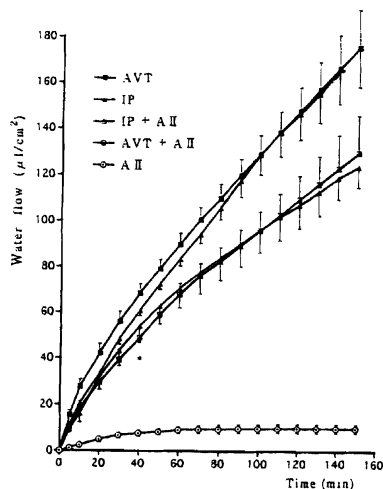


Fig. 2. Effects of neuronal and hormonal agents on water absorption through the ventral skin of Japanese treefrog.

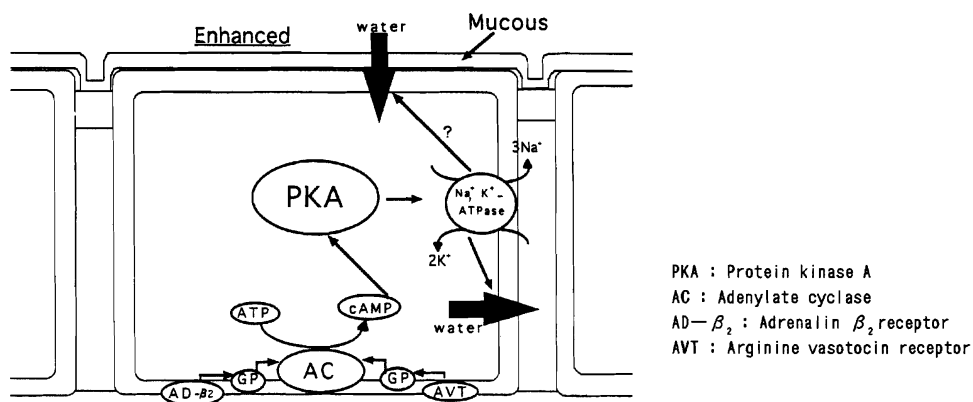


Fig. 3. A schematic diagram showing the effector passway of water absorption system in ventral skin of the treefrog under the dehydrated condition.

が、脊椎動物の胃粘膜や魚類の鰓に存在する塩類細胞と同種の細胞を介して行われている事を意味するものであり、両生類の陸上適応が魚類の海水適応と同じ手段を逆方向に利用する事により可能にしたと言える。

他方、通常環境下で見られる少量の水分摂取 (Fig. 1) も、同じく腰帯腹部の皮膚を介して行われているが、しかしこれに携わる細胞は、上述の Mitochondria rich cell ではなく、真皮レベルに存

在する粘液腺の一種である顆粒腺の上皮細胞であることが組織化学的に示された。この場合の水分摂取細胞は、表皮細胞ではなく腺細胞であり、細胞表面は腺腔や導管中の粘液を介して外界の淡水と接している事になる。このタイプの水分摂取は、アンギオテンシン II 或いはタンパク質リン酸化酵素 C (PKC) の活性要因であるフォルボールエステルにより完全に抑制される (Fig. 3)⁵⁾。他方、アミロライドの一種の 5-(N-Ethyl-N-Isopropyl)-Amiloride を皮膚

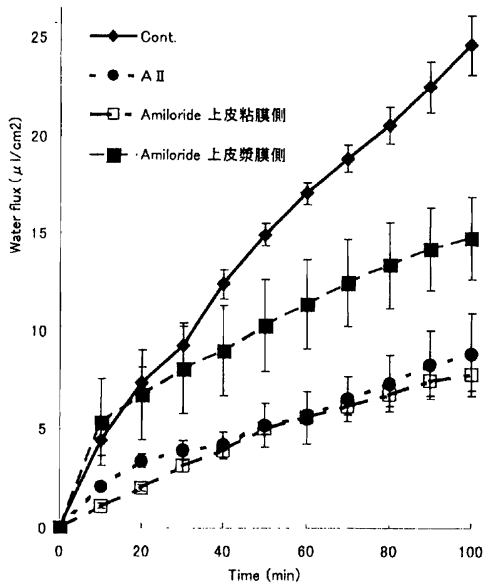


Fig. 4. Effect of an amiloride on the water absorption of Japanese tree-frog under the ordinary hydrated condition

の粘膜側に作用させるとアンジオテンシンⅡと同様に水分摂取が抑制された (Fig. 4)。これらの結果から、平常時のアマガエルの水分摂取は、顆粒腺細胞を通して体内外の浸透圧差により一定の水分が取り込まれているが、この系はアンジオテンシンⅡが PKC を活性化し、これが粘膜上皮の Na^+ , H^+ - Antipport (Na^+ , H^+ 交換輸送体) ⁷⁾ を阻害し、 Na^+ の入り込みを阻止する事により水分の流入を抑制していると考えられる (Fig. 5)。

以上の結果は、両生類は通常は水分を腹部皮膚から粘液を媒介にして Na^+ の輸送と共に摂取しているが、乾燥環境下では表皮のミトコンドリアを多量に含有する塩類細胞の一種がナトリウム・ポンプを駆動することにより急速に水分を取り込んでいる。この様にして、本来水を飲まない (飲み得ない) カエルは、水中生活に必要な塩類細胞や粘液細胞の機能を利用して皮膚から水分吸収を行い、乾燥した陸上での生活に適応しているのである。

文献

1. Bentley, P. J. & Yorino, T.: Do frogs drink? J. Exp. Biol., 79:41-46 (1979)
2. Jorgensen, C. B.: 200 years of amphibian water economy: from Robert Townson to the

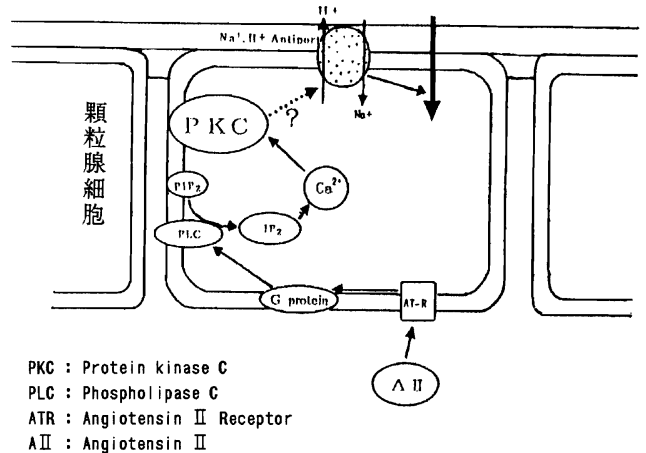


Fig. 5. Schematic representation of an intracellular effector pathway of water absorption system of Japanese tree-frog under hydrated condition.

- present. Biol. Rev., 72:153-237 (1997)
3. Hoff, K. & Hillyard, S. D.: Angiotensin II stimulates cutaneous drinking in the toad, *Bufo punctatus*. Physiol. Zool., 66:89-98 (1993)
4. Kamishima, Y. & Mori, T.: Dual water absorption systems in ventral skin of Japanese treefrog (*Hyla japonica*). Proc. 4th Internat. Congr. of Comp. Physiol. Biochem. (1995)
5. Nakashima, H. & Kamishima, Y.: Regulation of water permeability of the skin of the treefrog, *Hyla arborea japonica*. Zoo. Sci. 7:371-376 (1990)
6. Tokuda, C. & Kamishima, Y.: Angiotensin II suppresses water absorption through the ventral skin of Japanese treefrogs *in vitro*. Zoo. Sci. 12:203-206 (1995)
7. Klein, U., Tinne, M., Zeiske, W. & Ehrenfeld, J.: The H^+ Pump in frog skin (*Rana esculanta*): Identification and localization of a V-ATPase. J. Membrane Biol. 157:117-126 (1997)