

デボン紀における脊椎動物の上陸に際して の生化学的進化

秋 山 雅 彦*

はじめに

最古の陸上脊椎動物化石は、ふつうグリーンランドの上部デボン系（3.5億年前）より産出した両生綱迷歯亜綱の *Ichthyostega* であるとされている。そして、この両生類の先祖は、硬骨魚綱総鱈亜綱扇鱈目 *Osteolepidae* 科の *Eusthenopteron* のグループから進化した、と信じられている（井尻, 1977）。脊椎動物が水中での生活をすてて陸上での生活に適応するためには、次の5つの条件の確保が必要であった。

1. 十分な食料供給
2. 鰓呼吸から空気呼吸
3. 乾燥への適応と浸透圧の調節
4. 無害の窒素化合物の排泄
5. 陸上での歩行にたえる支持組織

上記のうちで、生化学的進化の典型的な例の1つとして、窒素排泄型の進化の問題をとりあげて考えてみたい。

系統と窒素排泄の型

硬骨魚類の多くは、窒素の排泄をアンモニア型としておこなっている。しかし、陸上脊椎動物では、有害なアンモニアを尿素や尿酸という無害な窒素化合物の型にかえている。このような代謝系の進化を獲得することで、脊椎動物は陸上で生活する一つの可能性をえたもの、と考えられる。

水中で生活するオタマジャクシは、前肢が発現する時期に、肝臓中でのアルギナーゼ活性が急激にたかまり、それまで窒素排泄物の90%をしめて

いたアンモニアは尿素にかわる（ボールドウィン, 1949）。ニワトリの発生では、卵中の尿膜内に排泄される窒素化合物は、アンモニアから尿素をへて尿酸になるとされている（Needham, J., 1935; 石本, 1979 による）。ただし、尿素は卵黄タンパク質に由来するアルギニンにアルギナーゼが作用して生じたもので、オルニチン回路による尿素合成ではない（フロルカン, 1969）。

とはいっても、上記の2例は、魚類から両生類へ、また魚類から鳥類への系統発生を個体発生において反復しているとみることができる。つまり、ヘッケルの反復説の生化学版である。

Cohen and Brown (1960) はオルニチン回路の酵素系と脊椎動物の進化との関係について論じ、脊椎動物の系統のなかで、酵素系がどのように分布しているかを示した。かれらは、下等な魚類は尿素排泄型であったと推定し、大部分の硬骨魚類がアンモニア排泄型であるのは酵素系の欠落が条鰭類でおこったため、としている。

ボールドウィン (1964) は、窒素の排泄型が脊椎動物の生態ときわめて密接にむすびついているとして、いろいろな環境に生息するカメ類でこのような証拠が認められることを指摘している（表1）。

つぎに、アミノ酸とプリンの代謝を検討したう

表1. カメ類の窒素排泄物 (%)

(ボールドウィン, 1949)

生 息 地	アンモニア	尿 素	尿 酸
水 生	20～25	20～25	5
両 生	6	50～60	5
陸 生 { 乾地	6	20～30	50
{ 砂漠	5	5～10	50～60

Akiyama, M.: A possible biochemical evolution of vertebrates at the invasion from an aquatic to a terrestrial environment during Devonian period.

*北海道大学理学部地質学鉱物学教室

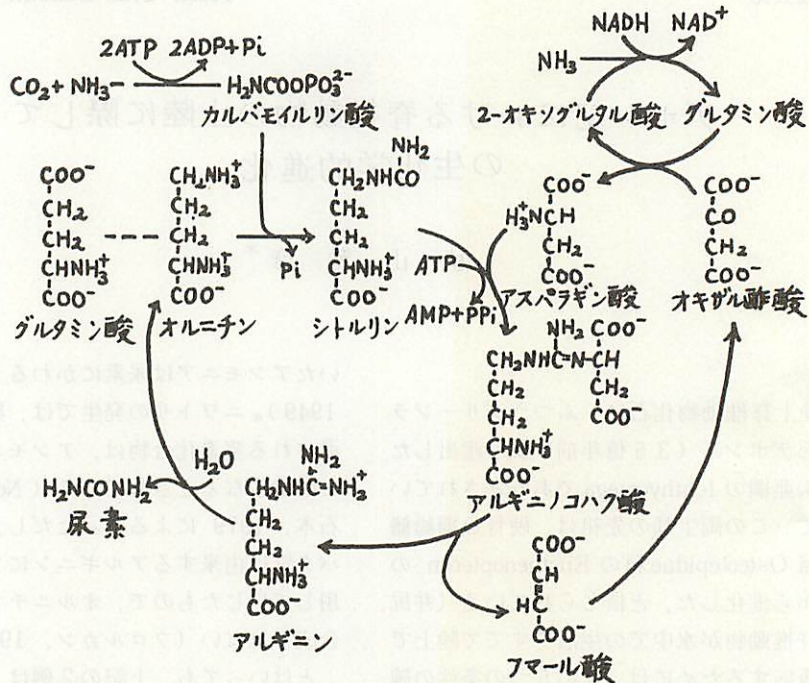


図1. オルニチン回路による尿素の生成 (石本, 1979)

えて窒素排泄型の進化をあらためて考えてみたい。

アミノ酸代謝について (図1)

哺乳類における尿素代謝は、カルバモイルリン酸合成酵素によって合成されたカルバモイルリン酸にはじまる。ついで、オルニチン・カルバモイル転移酵素の触媒によって、オルニチンとの反応でシトルリンをつくり、オルニチン回路にはいる。そして、アルギノコハク酸合成酵素および分解酵素、アルギナーゼなどの酵素によって尿素とオルニチンが生成され、オルニチンは再びこの回路にはいる。オルニチン回路は、生物に普遍的に存在するアルギニン合成経路にアルギナーゼが加わってつくられた回路である、とみることができる。

哺乳類に認められるオルニチン回路の酵素系は、尿素排泄型 (ureotelic) の両生類やハチュウ類ではカメ目のある種 (*Chrysemy spicta*) にも認められる。しかし、アンモニア排泄型 (Ammonotelic) の硬骨魚類、尿酸排泄型 (uricotelic) の鳥類、ハチュウ類の有鱗目や陸生のカメ (*Emys europa* など) では、アルギナーゼが欠落している。

軟骨魚類は、水生動物でありながら、オルニチン回路をもつ尿素排泄型である。尿素排泄型動物での尿素合成は、肝臓でおこなわれるのが普通で

あるが、軟骨魚類では体のすべての組織にアルギナーゼが存在し、肝臓を除去しても尿素の生成は中断しないという。したがって、軟骨魚類は尿素排泄型のうちでも特殊であり、尿素が浸透圧の調節に利用されていることと関係があろう。また、肺魚やシーラカンスの肝臓には、オルニチン回路の全酵素系がそなわっているという (Florkin and Stotz, 1975)。

プリン代謝について (図2)

プリンの生合成は、5-ホスホリボシル-1-ピロリン酸 (PRPP) から、イノシン酸 (IMP) を経由してアデノシン酸 (AMP) やグアノシン酸 (GMP) が生成され、DNA や RNA の合成につかわれる。この合成経路はバクテリアの酵母からヒトにいたるまで同一である。

一方、分解反応はIMPからヒポキサンチン、キサンチンを経由して、尿酸を生成する。この尿酸は鳥類の窒素排泄物で、動物が生成する尿素は、すべてこの反応にかぎられている。動物の組織にはアデナーゼはほとんど存在しないので、アデニンの形成を経由するアデノシンの分解は考えなくてよい (フロルカン, 1969)。

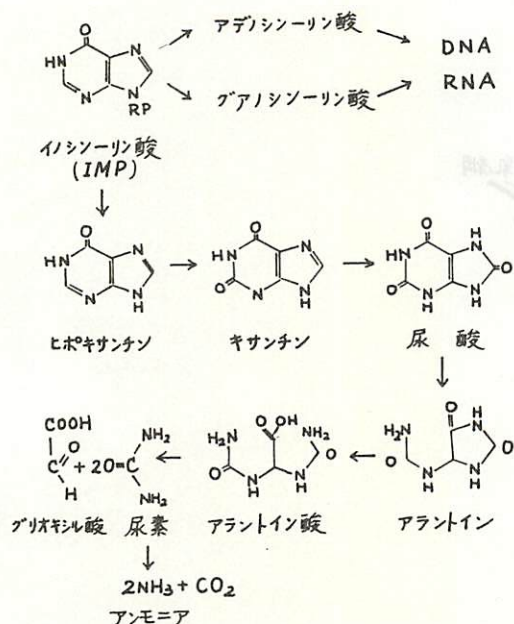


図2 プリン代謝

尿酸排泄型の鳥類やハチュウ類の有鱗目・陸生のカメ目では、窒素はグリシン、アスパラギン酸およびグルタミンからプリン合成経路に入り、尿酸として排泄されている。哺乳類の尿に含まれている少量のアラントインはウリカーゼによって尿酸が分解したものである。しかし、ヒトを含む霊長類では、ウリカーゼ活性はないか、あっても低いいためプリン代謝の最終産物は尿酸である。

さらに、表2に示されているように、魚類と両生類では尿素が最終生成物であることを考えると、

表2. プリン代謝の最終排泄物 (ホワイトほか, 1975 を一部改変)

排泄物	動物
尿酸	ヒトおよび霊長目, グルマチアイヌ, 鳥綱, ヘビ, トカゲなど
アラントイン	霊長目以外の哺乳綱, カメ, 腹足綱
アラントイン酸	ある種の硬骨魚類
尿素	大部分の魚類, 両生綱, 淡水の弁鰓綱
アンモニア	ある種の海生無脊椎動物, 甲殻綱など

尿素にいたるプリン代謝経路は酵素系の欠落によってアラントイン・アラントイン酸の排泄型となり、さらに鳥類や霊長類の尿酸排泄型になった、といえよう。

窒素排泄型の進化 (図3)

上述のアミノ酸とプリンの代謝系をもとに、窒素代謝系の進化は次のように考えられよう。

水中での生活に適応した魚類の先祖は、アミノ酸代謝が窒素排泄の主要経路であり、その最終生成物としてアンモニアを排泄した。そして、この代謝はそのまま硬骨魚類にうつがれた。水中の生活では、有害なアンモニアを排泄するのに十分な水がええられるところから、他の無害な窒素化合物に変化させる必要はなかったであろう。

陸上へ進出したデボン紀の両生類にとっては、この有害なアンモニアを他の無害な化合物に変化させなければならなかった。アルギニンの合成経路にアルギナーゼがつけ加わることによって、オルニチン回路が形成され、アミノ酸のアミノ基は尿素として排泄できるようになった。両生類のプリン代謝は、魚類と同様に、尿素を最終生成物としているが、この経路は窒素排泄の主要経路ではない。

オルニチン回路の成立は、両生類の陸上への適応の必要条件であり、陸上脊椎動物の系統発生にとってきわめて重要な意義をもつものといえよう。

哺乳類はこのオルニチン回路をうけついでいる。そして、プリン代謝では、いくつかの酵素の欠落によって、尿酸またはアラントインとして少量の窒素を排泄しているにすぎない。

水生動物である軟骨魚類が尿素排泄型であるのは、浸透圧の調節に尿素が利用されていることに関わっている。また、尿素排泄型は卵胎生にとって有利であると考えられる。浸透圧の調節のために獲得されたオルニチン回路が卵胎生という生態を成立させる条件になったのであって、決してその逆ではなからう。したがって、卵胎生は軟骨魚類の進化の過程で獲得されたもので、その時期については今後の課題となろう。

鳥類・ハチュウ類の有鱗目など閉鎖卵をもつ陸上脊椎動物では、オルニチン回路の酵素系が欠落し、アミノ酸代謝経路による窒素の排泄はなくなった。しかし、魚類とはちがって、すべてのアミノ態窒素はグリシン・アスパラギン酸・グルタミ

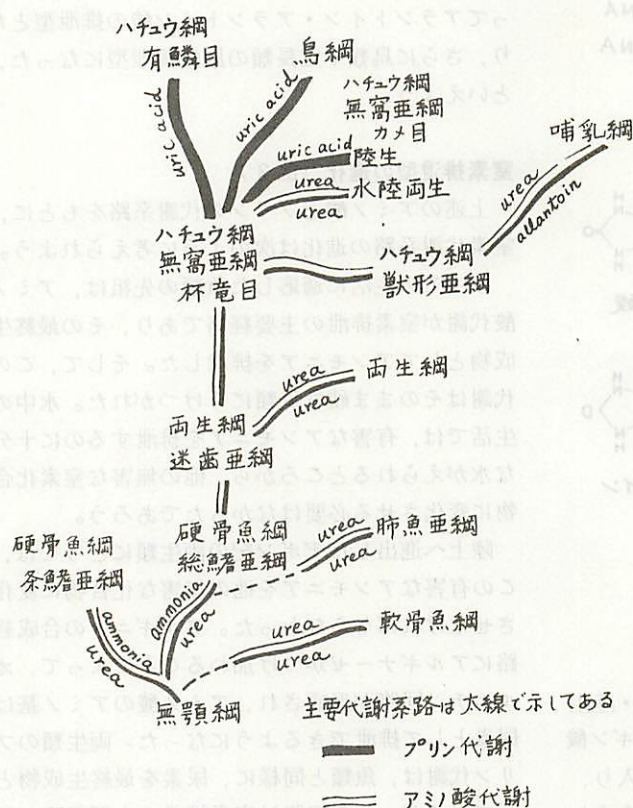


図3 脊椎動物の系統樹と窒素代謝
アミノ酸、プリンの両代謝における生成物はammonia (アンモニア), urea (尿素), allantoin (アラントイン) uric acid (尿酸) のように記入してある。

ンを経由してプリン代謝経路に入り、不溶性の尿酸として排泄されるようになった。これは乾燥した陸上環境への適応として、閉鎖卵を産むという生態と結びついて生じたものであろう。

閉鎖卵を産む中生代の恐竜も、当然のことながら、尿酸排泄型であったであろう。しかし、卵胎生とされている中生代の魚竜の仲間は尿素排泄型であった、と考えられる。

ハチュウ類の仲間でも、各種の環境に広く生息するカメ類では、水中に産卵するカメの尿素排泄型と陸上で閉鎖卵を生むカメの尿酸排泄型とがある。生態系の変化と密接に結びついた適応であろう。

窒素代謝の進化は相似

陸生のウズムシ (*Bipalium kewense*), 扁形動物, 飢餓状態のツリミズ (*Lumbricus ferrestris*) (通常はアンモニアを排泄) はタンパク性窒素を尿素として排泄する。アルギニンの合成系にアルギナーゼが加わって成立したオルニチン回路によるもの、とされている。そして、このことから尿素合成系は無脊椎動物にその起源を求めなければならないという (フロルカン, 1969)。

しかし、アルギニン合成系の存在する動物では、アルギナーゼが加わることでオルニチン回路は成立するわけで、この回路は動物の上陸という環境の激変への適応現象とみることができる。しかし、脊椎動物と無脊椎動物のアルギナーゼが同級体であるかどうかの検討が不十分であるので、ここでは一まず、系統の多くの枝で生じた相似現象と考えている。

あとがき

ヒトの腎臓はヘッケルの反復説における器官レベルの例としてあげられている (井尻, 1968)。その例がヒントとなって、生化学レベルで反復説が認められるという窒素の代謝系の進化について検討したのが、この小論である。

オルニチン回路の基礎になるアルギニン合成経路とグルタミン酸合成経路は、無脊椎動物に普遍的に存在していることから、オルドビス紀に出現した水生の脊椎動物の先祖は、すでにそれらを獲得していたとみてよい。

有機物の完全酸化過程はトリカルボン酸回路 (TCA 回路) でおこなわれる。それは好気性生

物に普遍的に存在する回路である。細菌発酵にみられるクエン酸の生成という還元過程が、 O_2 を最終電子受容体として利用する体制ができることによって、逆に酸化過程として TCA 回路の一部を構成した。そして、硫酸還元菌などにみられるグルタミン生成反応と結びついて TCA 回路が成立した、と考えられている(石本, 1979)。TCA 回路の成立は大気中の O_2 が増加した先カンブリア代中期に原核生物によって獲得された、とみることができよう。

このように、生化学的な代謝系の基本部分については、その系統発生上の起源はきわめて古く、その経路は環境からのストレスによって部分的な修正が加えられ、新しい環境へ適応できるようになった、とみることができよう。

デボン紀における脊椎動物の上陸にあたって必要な5つの条件のうち、生化学的な変化に関わる3つの条件—空気呼吸、乾燥への適応と浸透圧の調節、無害な窒素化合物の排泄—は上陸にさいして同時に発現する必要がある。したがって、それら3条件を同時に成立させる基礎的な変化は何であるか、明確にすることが重要となろう。

この小論をまとめるにあたって、粗稿を読んでもいただき、数多くのご批判とご教示をくださった

井尻正二氏と石本真氏に厚く御礼申しあげる。

引用文献

- ボールドウィン, E. (1949): 比較生化学入門 (物質代謝研究会訳), みすず書房.
- (1964): 生化学入門 (丸山工作・腰原英利訳), みすず書房.
- Cohen, P. P. & G. M. Brown, Jr. (1960): Ammonia metabolism and urea synthesis. In *Comparative Biochemistry*, M. Florkin & H. S. Mason eds. Vol. 2, Academic Press.
- フロルカン, M. (1969): 分子からみた生物進化 (江上不二夫監訳), 築地書館.
- Florkin, M. & E. Stotz (1975): *Comprehensive Biochemistry Pt. B*, Elsevier, Amsterdam.
- 井尻正二 (1968): 人体の矛盾, 築地書館.
- (1977): ヒトの直系, 大月書店.
- 石本 真 (1979): 生化学的進化—代謝系の進化を中心として, 江上不二夫編, 進化の化学, 35—85頁, 岩波書店.
- ホワイ, A., P. ハンドラー, E. L. スミス (1975): 生化学—第5版 (鈴木 旺ほか監訳), 広川書店.
- (1980年4月30日受理)

(書評)

Behrensmeyer, A.K. and Hill, A.P. ed. (1980): *Fossils in the Making, Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*. Univ Chicago Press. 338P.

古生物学の対象である化石は、実際に我々の資試料となるまでに様々の過程で、もとの生物(群)のもっていた特徴の少なからぬものが失なわれている。古生物学の研究の課題の一つは、この失なわれた部分を補い、過去の生物を生々と復元することにある。この際、化石の成因、とくに生物の遺体が堆積物となる過程の研究は重要だと思われるが、具体的な研究は、まだまだ少ないのではないだろうか。

本書は、1976年におこなわれた「特にアフリカサハラ地域の後期新生代に関する、タホノミーと脊椎動物をめぐる古環境」と題するシンポジウムのポストプリントである。タホノミーの研究史に

はじまり、生態学と過去のモデル化、現環境下のタホノミー、タホノミーと室内実験、古環境という章だてで、15篇の論文がおさめられている。

大型動物の遺体がどのように骨になり、風化し、砂にうもれるかという観察や、遺体のどの部分がどのようなところに集積されるか(食肉類によって、あるいは原住民によって)などの調査は、サハラ地域という特定の環境を超えて、我々の参考になるし、とくに野尻湖発掘調査での動物化石の研究手法の今後に役立つ資料を提供していると思われる。なお、蛇足ながら、タホノミー—ということばは「古生物学汎論」に簡単に紹介されている。

(沢村 寛)