ミミズの浸透調節

武内伸夫*

1. はじめに

環形動物の祖先は海水生であったと考えられている。現生種(約7,100種)のうち多毛類(4,000種)はすべて水生で、殆どの種が海水生であるが、貧毛類(2,700種)は大半が淡水生で一部が陸生である。

陸生貧毛類のうちの大型の種が、一般にミミズと呼ばれてきている。

陸生種とは言うものの、体表のクチクラ層が薄く柔らかで空気や水の透過性が高いままであるので、乾燥した地上に適応することはできず、その生息環境は湿潤な土壤中に限定されており、大型土壤動物のうちで、水分要求度が高い(R.H.100%)湿生動物に類別される¹⁾。

日本には、フトミミズ科の種が多く分布しており、フツウミミズ *Amyntas communissimus* やヒトツモンミミズ *A. hilgendorfi* などが普通種である。

欧米ではツリミミズ科の種が多く、なかでも最も普遍的な種である *Lumbricus terrestris* が有名である。日本でも普通にみられるツリミミズ科の種であるシマミミズ *Eisenia foetida* は世界各大陸共通種である。

一般に、ツリミミズ類はその名の通り釣り餌として用いられるだけあって、水漬けに強く、水分の多い環境によく適応している種が多くみられ、低張尿の産生など生理的能力もほぼ水生動物に匹敵する^{2), 3)}と考えられてきている。事実、*L. terrestris* をはじめ多くの種が通気している水槽の底の水浸しの土壤中で31~50週間生存したとの報告もある⁴⁾。

他方、我々が日常的に目にする浅層活動性のフトミミズ類などは、尿を主に消化管内に排泄し、水を再吸収するので、比較的乾燥した土壤に適応しており⁵⁾、他の形質と併せて進化系統的には最も若いグループと解されているが、その一方で比較的には水漬けには弱い種が多い⁶⁾。

ミミズ類は、このように、水生から陸生への遷移過程の初期状態に留まった状態で適応放散したかのように見える。その意味で体液の浸透調節、イオン調節、水・塩平衡などについて比較生理・生化学的に興味が持たれるが、近年の研究が少なく未解決の問題が多い。

著者らは、ミミズの浸透調節について、脳神経節の内分泌的関与の可能性を検討する観点から、若干のアプローチを試みてきているので、その立場から、現時点での問題について紹介させていただくこととする。

2. 水平衡と体重調節

急激な豪雨などの最中に太いミミズが地表に這い出すことはよく眼にする光景であり、C. Darwinの時代から、主として空気不足による呼吸困難からの回避行動と解されてきている^{4), 7)}。

前述のように、通気している条件であれば、ツリミミズ類は非常に長期間の水中での生存は可能であるし、フトミミズ類の場合も全く通気しないと2時間程度の水漬けで死亡する条件でも、連続通気すれば数十時間生存可能であるので、呼吸条件が大きな要因であることは頷ける。

しかしツリミミズ類に実験的に水とさまざまな含水量の土壤とを選好させると、種によって選ぶ条件は異なるが、自ら水中を選ぶ種はないので⁴⁾、水との接触の忌避も考えられるが、体表の感覚器官の水に対する被刺激性はないとされている⁸⁾。

2.1 「水漬け」の影響

ミミズを土壤から水槽に移して水漬けにすると、多くの場合急速な体重の増加がみられるので⁸⁾⁻¹⁰⁾、ミミズは土壤中で十分に保水化され(fully hydrated)いるわけではなく、部分的に脱水された状態にあり、土壤環境はミミズにとって半乾燥的(semidessicative)

*Nobuo TAKEUCHI, 宮城教育大学生物学研究室(〒980 仙台市青葉区荒巻字青葉)

図1 水漬時のミミズの体重調節と脳神経節¹⁸⁾ 水漬け直後から、ミミズの体重は急速に変化するが、正常個体と脳除去個体の体重変化率(WT(%))を比較すると、多くの場合有意差が見られ、図のA, B, Cに示した3型が識別される。図のAの型の場合、正常個体の体重増加に対し脳除去個体は減少傾向を示すが、水漬け直前に4個体分相当の脳抽出液を体腔に注射すると図Dのように著しく体重が増加するので、水の保持・排出による体重調節過程への脳の内分泌的関与が考えられる。A, Dはフツウミミズ, B, Cはヒトツモンミミズ。normal: 正常群, brain⁻: 脳除去群, control: 対照群, b⁻+be: 脳抽出液注射脳除去群, b⁻+ve: 腹髄抽出液注射脳除去群。

であると考えられている^{8), 11), 12)}。

しかし、水漬けによる体重変化の傾向は明らかに、直前までミミズの置かれていた順応条件により異なり、もし既にその水漬け条件での平衡レベルまで保水化され(hydrated)ていれば、ミミズの体重は変化しないか、或いは逆に減少する。また、体重を測定する際の機械的刺激による尿の排泄で体重が減少する場合もある¹⁰⁾。

何れの場合も、数時間以内に最高値(元の体重の数%~十数%)に達し、以後徐々に回復する傾向を示す⁸⁾⁻¹⁰⁾。

水漬けによる体重変化や浸透調節の要因が頭部の神経系にある可能性は以前から指摘されていた^{13), 14)}

が、Kamemotoは*Lumbricus terrestris*において、脳神経節除去個体を水漬けにすると正常個体より更に体重が増加し、体腔液と血液のNa⁺濃度が有意に低下するが、脳神経節の移植によりNa⁺の減少が防げるので水漬け時の水浸透の調節に脳神経節、特にその神経分泌細胞の内分泌的関与を示唆した¹⁵⁾。表皮の水の透過性は充分に保水化されている個体よりも、保水化されていない(nonhydrated)個体の方が有意に高いこと、また脳除去個体の表皮の水透過性が高く、水交換価も高いが、脳の再移植と磨碎物の体腔への注射で、ともに正常レベルに復帰することが確認されている^{16), 17)}。

フツウミミズ、ヒトツモンミミズ及びシマミミズ

での著者らの調査では、水漬けによる体重変化は増加または減少それぞれのケースがあり、脳除去はそのどちらのケースに対しても多くの場合有意な影響を及ぼすことを確認した(図1)。水漬け直前の脳抽出液注射が脳除去の体重変化への影響を阻むことから、フトミズ類においても水の浸透と体重調節に対する脳の内分泌的関与は確認されたが、脳除去が水漬時の体重を減少させるケースが多くみられたので、脳は単に表皮の水透過性の調節のみにとどまらず、水の保持・排出過程に対しても内分泌的に関与している可能性が示唆された¹⁸⁾。

2.2 「乾燥」の影響

ミミズの含水量は、測定時の順応条件によっても異なるが、ノラクラミズ、セグロミズで80%~82%²¹⁾程度、*L. terrestris*では通例は体重の81~88%程度で、平均約85%である^{4), 19), 20)}。半乾燥的な土壤条件のなかで、この含水量を維持する能力をもつことは、ミミズの生理的適応戦略として極めて重要であると考えられる。

ミミズを突然乾燥条件に曝すと、体重が数十%以上も急激に減少するので、当然ミミズが脱水されるものと考えられるが、その程度や時間経過は、種と条件で異なり、かなりの耐性を示す^{4), 12)}。

Zimmermannは、*L. terrestris*を15℃の乾いた空気に曝すと、初めの2, 3時間に十数%, その後30時間で更に十数%, いずれもほぼ直線的に体重が減少するが、初期の8時間について、各測定時点毎の体重の部分変化率(WT(Δ, %))を細かく解析した結果、乾燥開始後20-30分と120-240分の期間で急激な部分減少率の低下が起こることを見つけた。脳のペプチド性神経分泌細胞の分泌周期とそれらの減少率低下期間とが一致すること、脳の部分電気焼灼による累積体重減少率の有意の増加と240分の部分減少率低下ピークの消失などから、ミミズの乾燥脱水による体重減少に対して抵抗し補償する働きが脳など中枢神経系のペプチド性ニューロンとアミン性ニューロンにより制御されていることを示唆した²²⁾。乾燥脱水時のミミズの補償作用は、腎管、腸管及び表皮での水と電解質の交換の制御によっているが、各器官の制御過程に対する脳のペプチド性ニューロンによる内分泌的調節、腹髄神経系による神経的調節が、各器官細胞の顕微分光的・定量形態計測資料の相関関係解析により結論された²³⁾。

シマミズでの著者らの予備的調査結果を図2に紹介する。乾燥開始後、90-240分の間の何れかの期

間で、部分的体重減少率低下が起こること、脳除去によるその減少率低下ピークの消失と累積体重減少率の有意な増加とを確認した。更に体重減少過程での体腔液の浸透濃度の急激な増加に対して、主要な電解質の濃度が増加しない形での濃度調節が行われていることを示唆する結果を得ている。

シマミズの集団を、湿った土壌から乾いた土砂に移したり、乾いた濾紙の間に入れたりすると、分散していた各個体が集まって互いに絡まり密な毛糸鞠状の集塊を作り、粘液を出し合って集団で乾燥を防ぐかのような行動を示すなど、乾燥・脱水に対抗する適応戦略としての調節作用は大いに有と考えられ、今後の解析が待たれる。

3. 体腔液の浸透調節とイオン調節

ミミズの体液の濃度の調査は、殆どが体腔液についてのものであり、血液のデータは乏しい。

*L. terrestris*では血液の浸透濃度とCl⁻濃度は体腔液よりやや低い(~10%)がNa⁺は高く(7~31%)Ca²⁺とK⁺は約2倍である^{12), 24)}。

インドフツウミズ *Pheretima posthuma* では血液の浸透濃度は体腔液より約50%高いが、Na⁺とCl⁻はそれぞれ50%と40%低い^{5), 12)}。

3.1 浸透濃度調節レベルの寛容性

ミミズの体腔液の浸透濃度は、調査時の環境条件により大きく変動するので、調節レベルの寛容性は高いと考えられる。

*L. terrestris*では、土壌または湿った濾紙中にいるミミズの場合、体腔液の浸透濃度の値は154mOsm から371mOsm までの範囲に分布するが、水漬けの状態では上限が260mOsm 程度に下がる^{11), 12)}。シマミズでの著者らの調査でも、ほぼ同様で150mOsm から320mOsm と分布範囲は広い。

フツウミズやヒトツモンミズでは、体腔液浸透濃度の分布範囲は150mOsm から230mOsm 程度までやや狭く、12グループでの平均値の分布が155~189mOsm の範囲である²⁵⁾。

3.2 塩類溶液中での体腔液の浸透調節とイオン調節

食塩水、カエルリンガー液、海水などのさまざまな濃度の塩類溶液を調整し媒液として、体腔液の浸透濃度調節能が調査されてきている。

*L. terrestris*では、媒液の低濃度領域での高浸透調節(hyperosmotic regulation)*と高濃度領域での高浸透順応(hyperosmotic conformation)が

図2 乾燥時のミミズの体重・体液調節と脳神経節 A. シマミミズを相対湿度約65%~70%の空气中に個体別に曝した時の体重の経時の変化。体重は、累積変化率(WT(Σ, %))を見ると直線的に約40%減少することが分かるが、脳除去個体の減少率が有意に高い。しかし、毎10分間あたりの体重変化率(WT(Δ, %))は定率では減少せず、大きく変動する。本例の正常群では、曝気後15分、60分、150分の各時点で周期的に減少率低下ピークが現れるが脳除去群では150分のピークが現れない。(但し、最後の減少ピークがくる時点は150分とは限らず、群によって90~240分の間で変動する)。B. Aと略々同条件の時のシマミミズの体腔液浸透濃度及び一価イオン濃度変化。

体腔液の浸透濃度(Total)(CF(mOsm))は、曝気後60分までは変化せず、その後100分間は直線的に増加し、以後増加は止む。しかし、体腔液の主要な浸透圧寄与物質である各一価イオン(Na⁺, Cl⁻, K⁺)濃度はこの間極めて少ししか増加しない。即ち、40~60%に及ぶ脱水による体重減少に対して、体腔液の浸透濃度は2.5倍まで増加するが、単純な濃縮によるのではなく、一価イオン濃度の上昇は抑えて、他の物質を増加させることで調節していると思われる。また、その過程に何らかの意味で脳神経節が関与しているらしいことも、興味深い。(著者ら、未発表)

1949年にRamsayにより確立され²⁶⁾、いわゆる淡水無脊椎動物型の調節、即ち腎管での低張尿(hypotonic urine)*の産生・排泄²⁷⁾と体表からの塩類などの取り込み^{28)~30)}による淡水中での体液の高浸透濃度の維持が証明されてきている。高浸透調節と高浸透順応との境界濃度は78mM食塩水に相当するので、その境界浸透濃度は約148mOsmである²⁹⁾。

Na⁺は、媒液の148mOsm以下では高イオン調節(hyperionic regulation)、以上では等イオン順応(isoionic conformation)、一方Cl⁻は媒液の78mOsm以下では高イオン調節、以上では低イオン調節(hypoionic regulation)である²⁶⁾、²⁹⁾。イオンの総和としては約186mOsm以下では高イオン調節、以上では低イオン順応である³¹⁾。

媒液が高濃度になるに従って体腔液の浸透濃度とイオン濃度とのギャップが増大することから、高浸透順応過程での浸透圧寄与物質としての何らかの有機物質の増加が必要とされてきた²⁶⁾が、遊離のアミノ酸の可能性が指摘されている¹²⁾。

図3のA, B, 及びCにシマミミズ³²⁾、フツウミミズ³³⁾及びイソミミズ *Pontodrilus matsushimensis*³⁰⁾の体腔液の濃度調節の例を示した。各種での浸透濃度の高浸透調節—高浸透順応, Na⁺の高イオン調節—等イオン順応, Cl⁻の高イオン調節—低イオン調節など基本的な関係は *Lumbricus* の場合と変わらないことが確認された。しかし、イソミミズは砂浜の高潮線付近に生息しており、ゴカイなどに比肩し得る程非常に広範囲の濃度の環境に耐えられることと、海水中のイオン濃度との関係でNa⁺とCl⁻との濃度の高低関係が他のミミズの場合とは逆転していることで大きく異なっているが明らかにされた。この種は、水生から直接遷移してきたものでなく、一旦陸生になったグループから再度海浜生に転移してきたとされていることと考えあわせると興味深い。

またシマミミズやフツウミミズでも、媒液の高濃度領域で、体腔液の一価イオン濃度の上昇を抑えて、浸透濃度を環境より高く維持する形で順応していることも確認された。各濃度の食塩水中に適応させた

シマミミズの体腔液の一価イオン濃度と遊離アミノ酸濃度を調査した結果を表1に示した。高浸透順応状態での浸透濃度とイオン濃度のギャップを埋める物質の候補として遊離アミノ酸が有力であることが確認できる。更に、200mOsmの食塩水にシマミミズを浸漬して適応させる過程を追跡して、浸透濃度の増加に平行して遊離アミノ酸濃度の増加が起こることを確認した³²⁾。アミノ酸濃度の増加とNa⁺濃度の低下が同時に起こる傾向もみられた。アミノ酸の種類についての予備的調査では少なくとも数種類以上のバンドが確認されるが、種類及び量のグループ間や種間での異同については今後の課題と考える。

3.3 体腔液の浸透調節と脳神経節

水漬けまたは乾燥による体重変化過程に対して、脳神経節が内分泌的に関与することについて、特に表皮の透過性の制御に関わっている可能性については既に述べた。しかし、体腔液の濃度が表皮の水透過量に応じて受動的にのみ変動している分けではない。*L. terrestris* についてのKamemotoの実験でも、脳除去群は水漬けにした時は当然Na⁺濃度の有意な低下を示したばかりでなく、100mMの高張食塩水に漬けた場合にも正常群よりNa⁺濃度が有意に低い値を示した¹⁵⁾ので、脳神経節はイオン濃度の制御にも関与していることが示唆されていた。

著者らの調査では、脳除去は体腔液の浸透濃度を高くするが同時にNa⁺とCl⁻の濃度を低下させる傾向がある。図4にフツウミミズの脳除去後の体腔液濃度の経日変化を示した²⁵⁾。手術後3日以降に浸透濃度が有意に高くなった時に、Na⁺とCl⁻の濃度は有意に低くなっている。実は、Ca²⁺とHPO₄²⁻の濃度は浸透濃度と平行して増加するが、量的には非常に少なく浸透濃度との関係よりはイオン平衡の維持に関わっていると考えられる。浸透濃度増加を引き起こす浸透圧寄与物質としては、尿素の可能性³⁴⁾、³⁵⁾も検討したが、結果はそうではなく、やはり遊離のアミノ酸が目下のところ最有力である(表2)。

脳神経節のホモジェネートやエキストラクトを脳除去個体に注射することによって、浸透濃度の低下

*環境液を基準として体液などの浸透濃度の調節レベルの高低を比較するときには、浸透性(osmoticity)の用語を用いることとし、組織・細胞の内液や体液の浸透濃度を基準とし、媒液と細胞の張力(圧力)の関係を比較する時などによく用いられてきた張性(tonicity)の用語との混同を避けたい。

高浸透調節/順応を行っている動物の体液と等浸透濃度の溶液が必ずしも等張液とは限らないからである。淡水中で細胞内高浸透性を維持している単細胞生物の細胞内液と等浸透濃度の食塩水を等張液と呼べるか? という極端な例題を想起して欲しい。イオン濃度調節のレベルの比較についても同様とする。

表 1 シマミミズの体腔液の浸透調節と遊離アミノ酸濃度

媒液 (mOsm/Kg· H ₂ O)	体腔液(mOsm/KgH ₂ O)			
	(A) 浸透濃度	(B) Na ⁺ +Cl ⁻ +K ⁺	(A-B)	遊離アミノ酸 (ゲリッソ換算)
食塩水				
3	154	86.4	67.6	58.1
8	152	131.8	20.2	27.9
13	158	142.5	15.5	-
48	167	145.1	21.9	14.9
66	171	156.4	14.6	13.0
139	208	165.1	42.9	33.9
173	220	168.5	51.5	61.5
219	251	169.5	81.1	132.1

ミミズは、人口池水で濡らした濾紙で3日間保持し腸管を空にした後、更に3日間500mlの人口池水に順応させ、その後各群10匹ずつに小分けにして15cmのペトリ皿に入れた300mlの媒液に7日間順応させた。媒液は、交換直前に10分間通気した後、毎日交換した。各個体から採取した体腔液試料は、群毎にプールして測定した。浸透濃度と一価イオン濃度の総和との差と遊離アミノ酸濃度とがある程度近似している。媒液の高濃度領域のみならず、最も希薄な媒液でも全溶質とイオンとの濃度差が大きくなると、アミノ酸濃度が高くなる。(著者、未発表)

とNa⁺イオン濃度の増加などを引き起こすので、脳の内分泌的関与は否定できない^{17), 25)}。

図3Bにも示したように、脳除去個体でも媒液中での体腔液の浸透濃度調節、イオン濃度調節ともに正常個体と同様に行われるが、浸透濃度はより高いレベルで維持され、イオン濃度は低目に維持される傾向がある。

従って脳神経節は、ミミズの体腔液の浸透濃度やイオン濃度を制御している腎管、腸管及び表皮などの働きを内分泌的に調節しているものと考えられるが、フツウミミズなどでは電解質を保持しつつ、しかし浸透濃度の上昇を防ぐ方向、即ち本来の水生型の生理的調節を陸生適応の方向に修飾するように働いている可能性が考えられる。

ミミズの脳神経節が、体腔液の浸透調節に内分泌

的に関与していることが確からしいことはこれまで述べた通りであり、ホルモンの分泌源としては当然ペプチド性分泌ニューロンが想定されてきているわけである。古典的な過蟻酸または過酢酸酸化後アルデヒドフクシン染色³⁶⁾では、フツウミミズの脳の場合約半数の5,000個程度の小型の細胞体を選択的に濃染されるが³⁷⁾、水漬け直後にその数が一時的に激減するので浸透調節との関連が、乾燥の場合と同じ意味で考えられた²⁵⁾。しかし、電顕レベルではミミズ脳神経節の殆どのニューロン細胞体が何らかの分泌顆粒を含むことが明らかにされており、また光顕的にも免疫組織化学的手技により脊椎動物の各種脳腸ペプチド様陽性反応物質等を含む細胞体種の同定も行われてきている状況で^{38), 39)} etc, 脳神経節と浸透調節の関係については、新しい局面が開ける可

能性があると感じている。例えば、脳のオキシトシン様免疫反応陽性細胞体が水漬けや塩類溶液浸漬に応答して一時的に染色性が無くなる⁴⁰⁾ ことなども興味深い。

3.3 腎管機能との関係

ミミズ体腔液の浸透調節を直接担っている主要な器官の一つとしての腎管の構造と機能については、*L. terrestris* についての Ramsay^{21), 26)} の著名な研究がある。前体節に開いている腎管口から繊毛運動により細管ループに流し込まれた体腔液は、膀胱の直前の遠位膨管(distal wide tubule)部で浸透濃度が下がり、低張尿が作られることが、微穿刺(micropuncture)法による腎管各部の微試料の採取及び微量浸透圧計の開発により実証された。それに加えて、遠位膨管部での Cl^- 濃度の再吸収による低下も確認されている²⁷⁾。ツリミミズ類では、この型の腎管が各体節に左右二対ずつあるわけで、体腔液の浸透調節とイオン調節にとってその働きは当然重要である。一方、本邦に分布するフツウミミズなどを含むフトミミズ類の咽頭腎管や腸腎管については、Bahl⁵⁾ による報告以後に具体的な生理機能についての研究はなされてきていないと思われる。

3.4 その他

フツウミミズやヒトツモンミミズは水漬けに弱く連続通気しても48-72時間が生残の限界であるが、脱イオン水を頻繁に交換しながら使ったり、大量の脱イオン水に浸漬したりした場合などには体腔液の浸透濃度が薄い塩類溶液に浸漬した場合よりも非常に高くなることがあり、或種の過渡応答または過剰反応であると解しているが、脳除去群もまた浸透濃度を平行的に上昇させた形で反応すること、またイオン濃度の増加はこの場合もみられず、やはり遊離のアミノ酸濃度の増加がみられることから、ここでも何らかの調節反応が起こっていることは確かである。

インド南部産フトミミズ類の一種 *Lampito mauritii* は常温(29℃)から低温(19℃)に移し順応させると体腔液の遊離アミノ酸濃度が約43%低下し、高温(36℃)に順応させると26%増加すること、低温順応では、同時に Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} の増加と Cl^- 、 Mg^{2+} の減少が起こることが報告された^{40), 41)} が、浸透調節との関連性も指摘された¹²⁾。アミノ酸とイオンの濃度変化傾向がフツウミミズの例に似ていて興味深い。細胞外遊離アミノ酸濃度が浸透濃度に寄与

図3 ミミズの体腔液の濃度調節^{25), 32)}

A. シマミミズ(媒液：食塩水、期間：7日)。

浸透濃度(total)は媒液の100mOsm 付近を境にして、低濃度側では高浸透調節、高濃度側では高浸透順応。 Na^+ は220mOsm 以下では高イオン調節、それ以上では恐らく等イオン順応。 Cl^- は120mOsm 以下では高イオン調節で、以上では低イオン調節。一価イオン総和として150mOsm 以下では高イオン調節、以上では低イオン調節。(但し、境界濃度は実験群の状態によって70mOsm ~160mOsm の間で変動する)。従って、浸透濃度の高浸透順応には一価イオン以外の物質の濃度増加が不可欠である。今のところ、遊離のアミノ酸が候補物質として有力である。

B. フツウミミズ(媒液：食塩水、期間：24時間)。

浸透濃度は媒液の80mOsm 以下では高浸透調節、以上では高浸透順応。脳神経節除去群では、境界濃度が125mOsm にシフトし、低濃度側で浸透濃度が有意に高いが、高濃度側でも高いが有意差はない。 Na^+ は160mOsm 以下では高イオン調節、以上では等イオン順応。脳除去群の Na^+ は、浸透濃度の動きとは逆に低濃度域と高濃度域で正常より低くなる傾向を示す。

C. イソミミズ(媒液：海水、期間24時間)。

海浜生であるので、浸透濃度、イオン濃度ともに普通の陸生ミミズに較べてはるかに高濃度領域に耐えられる。また、 Cl^- 濃度が Na^+ 濃度より高い点で、普通の陸生ミミズとは逆転している。

浸透濃度は600mOsm 以下では高浸透調節、以上ではやや高浸透で順応。 Na^+ は800mOsm 以下では高イオン調節、以上では等イオン順応。 Cl^- は600mOsm 付近以下では低イオン調節、以上では低イオン順応。一価イオン総和として、600mOsm 以下では低イオン調節、以上では低イオン順応。

isOsm：等浸透濃度線， isoIon：等イオン濃度線， iso Na^+ ：等 Na^+ 濃度線， iso Cl^- ：等 Cl^- 濃度線。

図4 ミミズの体腔液濃度の脳除去による変化²⁵⁾ フツウミミズの脳神経節を除去後土壤中に保持すると体腔液の浸透濃度が手術後3日以降有意に高くなるが、同時にNa⁺及びCl⁻濃度は有意に低くなる。K⁺は変動は少ないが、一価イオン総和としては有意に低くなる。従って、脳除去による浸透濃度の増加は、主要な浸透濃度寄与物質である一価イオンの増加によらないのみならず、それらの寄与率は逆に下がり、何らかの他の物質の濃度増加によっている。この場合も遊離のアミノ酸が候補物質として有力である。

できる程度に高い例は、環形動物では多毛類のシロガネゴカイなど数種があり^{42), 43)}、高塩度環境適応との関係が示唆されている。しかし、これまでの遊離アミノ酸による浸透調節に関する研究は、甲殻類の細胞内調節の場合についてが多く行われてきており⁴⁴⁾、体液調節との関係についてはあまり注意が払

われてこなかった。

高濃度媒液中での高浸透順応時や乾燥脱水時に、ミミズ体腔液の浸透濃度と遊離アミノ酸濃度が上昇したとき細胞内浸透濃度や細胞内遊離アミノ酸濃度がどうなっているのか興味深いですが、まだ全く研究されてきていないと思われる。

表2 フツウミミズの脳神経節除去による体腔液の浸透濃度、
尿素濃度及び遊離アミノ酸濃度の変化

手術後日数	0日	3日			5日	
実験群	正常群	正常群	対照群	脳除去群	正常群	脳除去群
浸透濃度 (mOsm/KgH ₂ O)	(7) 155 ±3	(13) 175 ±6	(6) 151 ±3	(11) 225 ^a ±14	(8) 174 ±12	(5) 253 ^b ±31
尿素 (mM/l)	(6) 6.6 ±1.1	(12) 5.2 ±1.0	(5) 3.8 ±0.4	(7) 4.9 ±0.9	-	-
遊離アミノ酸 (mM/l)	(7) 8.1 ±0.7	(9) 6.6 ±1.5	(5) 5.4 ±1.0	(6) 21.5 ^c ±2.6	(8) 3.3 ±0.6	(5) 19.7 ^d ±3.7

データは各欄の上から(個体数), 平均値, ±標準誤差, の順に記す.

a: $p < 0.01$, b: $p < 0.05$, c: $p < 0.001$, d: $p < 0.002$. (武内(1980)²⁵⁾から改写)

4. おわりに

我々が, 日常的に目にしているフトミミズ類の咽頭腎管や腸腎管の生理的機能については, まだ殆ど研究されていないし, 水鉍質代謝や浸透調節との関係についても不明である。また, 細胞内浸透濃度調節についても同様である。そんな状況下でミミズの浸透調節について語ることは靴下搔痒の感を免れ得ないが, 進化と環境適応戦略に関する視点から, 古くて新しい比較生理学の課題としてミミズの浸透調節機構に少しでも関心を寄せられれば幸いである。

文 献

- 1) 青木淳一: 土壤動物学, p30, 北隆館 (1973)
- 2) Ramsay, J.A.: J. Exp. Biol., 26, 65-75 (1949)
- 3) Laverack, M.S.: The Physiology of Earthworms, p69-82, Pergamon Press (1963)
- 4) Roots, B.I.: J. Exp. Biol., 33, 29-44 (1956)
- 5) Bahl, K.N.: Biol. Rev., 22, 109-147 (1947)
- 6) Nagano, T.: Sci. Rep. Tohoku Univ. IV (Biol.), 9, 97-109 (1934)
- 7) Darwin, C.R.: The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits, 326pp, Murray (1881), cited in Lee, K.E.: Earthworms, their ecology and relationships with soils and land use, p155 (1985)
- 8) Adolph, E.F., Adolph, P.E.: J. Exp. Zool., 43, 105-149 (1925)
- 9) Adolph, E.F.: J. Exp. Zool., 47, 31-62 (1927)
- 10) Wolf, A.V.: Physiol. Zool., 13, 294-308 (1940)
- 11) Oglesby, L.C.: In Chemical Zoology, Vol. IV (Ed. by Florkin, M. & Scheer, B.T.), p211-310, Academic Press (1969)
- 12) Oglesby, L.C.: In Physiology of Annelids (Ed. by Mill, P.J.), p555-658, Academic Press (1978)

- 13) Maluf,N.S.R.: J. Cell. Comp. Physiol., 16, 175-187 (1940)
- 14) Chaucheprat,M., Puytorac,P.de.: Compt. Rend. Soc. Biol., 155, 2323-2327 (1961)
- 15) Kamemoto,F.I.: Gen. Comp. Endocrinol., 4, 420-426 (1964)
- 16) Carley,W.W.: Gen. Comp. Endocrinol., 27, 509-516 (1975)
- 17) Carley,W.W.: Gen. Comp. Endocrinol., 35, 46-51 (1978)
- 18) Takeuchi,N.: Comp. Biochem. Physiol., 67A, 341-345 (1980)
- 19) Durchon,M., Lafon,M.: Ann. Sc. Nat. Zool., 13, 427-452 (1951)
- 20) Dietz,T.H., Alvarado,R.H.: Biol. Bull., 138, 247-261 (1970)
- 21) Hatai,S.: Sci. Rep. Tohoku Univ. IV (Biol.), 1, 3-22 (1924)
- 22) Zimmermann,P.: Z. Zellforsch., 112, 551-571 (1971)
- 23) Zimmermann,P.: Z. Zellforsch., 145, 103-118 (1973)
- 24) Kamemoto,F.I., Spalding,A.E., Keister,S. M.: Biol. Bull., 122, 228-231 (1962)
- 25) Takeuchi,N.: Comp. Biochem. Physiol., 67A, 347-352 (1980)
- 26) Ramsay,J.A.: J. Exp. Biol., 26, 46-56 (1949)
- 27) Boroffka,I.: Z. Vergleich. Physiol., 51, 25-48 (1965)
- 28) VanBrink,J.M., Rietsema,J.: Physiol. Comp. Oecol., 1, 348-351 (1949)
- 29) Dietz,T.H.: Comp. Biochem. Physiol., 49A, 251-258 (1974)
- 30) Zerbst-Boroffka,I.: In Osmoregulation in Estuarine and Marine Animals (Ed. by Pequeux,A.P., Gilles,R., Bolis.L.), p4-15, Springer (1984)
- 31) Stephenson,W.: Nature, 155, 635 (1945)
- 32) Takeuchi,N.: Comp. Biochem. Physiol., 67A, 353-355 (1980)
- 33) Takeuchi,N.: Comp. Biochem. Physiol., 67A, 357-359 (1980)
- 34) Needham,A.E.: J. Exp. Zool., 138, 369-430 (1958)
- 35) Tillinghast,E.K.: Comp. Biochem. Physiol., 24, 621-623 (1968)
- 36) Zimmermann,P.: Z. wiss. Mikr. mikr. Tech., 68, 154-162 (1967)
- 37) Takeuchi,N.: Sci. Rep. Tohoku Univ., IV (Biol.) 31, 105-116 (1965)
- 38) Kinoshita,K., Kawashima,S.: J. Morph., 187, 343-351 (1986)
- 39) Kinoshita,K.: Thesis, submit. to Hiroshima Univ., p1-33 (1986)
- 40) Rao,K.P.: Proc. Ind. Acad. Sci., B57 (5), 290-296 (1963)
- 41) Raghupathiramireddy,S., Rao,K.P.: Proc. Ind. Acad. Sci., B58 (1),1-10 (1963)
- 42) Clark,M.E.: Biol. Bull., 127, 63-84 (1964)
- 43) Clark,M.E.: Biol. Bull., 134, 35-47 (1968)
- 44) Schoffeniels,E.: In Biochemical Adaptation to Environmental Change, (Ed. by Smellie, R.M.S., Pennock,J.F.), Biochem. Soc. Sym p., 41, 179-204 (1976)