

中心体

長里 千香子¹・堀 輝三²

中心体(セントロゾーム)の発見は100年以上前にさかのぼる。中心体とは動物細胞を光学顕微鏡で観察した時に見られた、放射状に発達している星状体の中心に対して用いられた言葉である。その後、電子顕微鏡の観察により、その正体が円筒状のオルガネラである一対の中心小体(セントリオール)とそれを取り巻く電子密度の高い周辺物質からなることが明らかになった。動物細胞の中心体は常に微小管形成中心(MTOC; Picket-Heaps 1969)として、細胞小器官(オルガネラ)の細胞内分布や物質輸送、紡錘体形成、細胞質分裂等に関わっている。動物細胞で使われる中心体という用語は、基本的には中心小体を含む、MTOCとして機能する構造を指す(図1)。中心体は常にMTOCであるが、MTOCは必ずしも中心体ばかりではないと考えられる。なぜなら、例えば陸上植物では間期表層微小管、前期前微小管束、紡錘体微小管、隔膜形成体(フラグモプラスト)といった、中心体が関与しない微小管群があるからである。

1990年頃から中心体に附随するタンパク質の単離が行なわれるようになり、セントリン、ペリセントリン、 γ -チューブリンなど、現在で

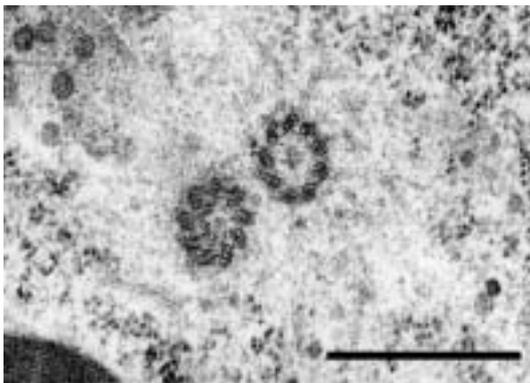


図1 褐藻植物の中心体。中心小体周辺から微小管が発達している。褐藻植物細胞も動物細胞と同様に中心体が常に微小管形成中心として機能する。スケール0.5 μ m。

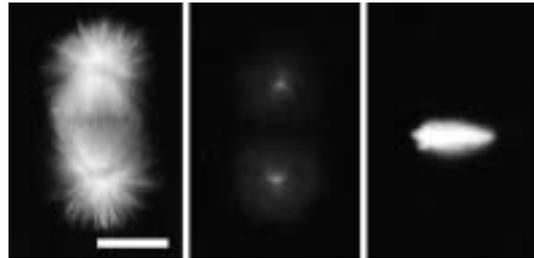


図2 間接蛍光抗体法を用いて観察した褐藻植物の紡錘体。微小管(左)、 γ -チューブリン(中)、核(右)、スケール10 μ m。

はその数はおよそ50に及ぶ(Andersen 1999)。単離された中心体構成タンパク質の多くは、細胞生物学的、分子生物学的手法により局在特性や機能解析が行なわれている。こうした中心体研究の中でも特筆すべき事柄は、 γ -チューブリンの発見である(Oakley and Oakley 1989)。 γ -チューブリンは55kDaのタンパク質で、細胞質中で他のタンパク質とともに25S γ -ゾームというコンプレックスとして存在し、中心体からの微小管伸長の担い手であることが明らかになった(Stearns and Kirschner 1994; Zheng *et al.* 1995)(図2)。そして、中心体構成タンパク質が次々に明らかになるなかで、 γ -チューブリンをはじめとする数種のタンパク質が、中心小体を持たない陸上植物特有の微小管構造にも観察された(Lloyd 1991; Cyr and Palevitz 1995; Joshi and Palevitz 1996)。このような中心小体を含む中心体構成タンパク質と中心小体を含まないMTOCに存在するタンパク質の共通性や、中心小体単独ではMTOCにはなり得ないということから、MTOCにおける中心小体の必要性が改めて問い直されている。

中心体は細胞周期ごとに一回だけ複製し、その後、将来の紡錘体極へ移動する(図3)。中心体の複製とは中心小体の複製であり、基本的には既存の中心小体から半保存的に複製される。中心小体は中心体の中央に位置するとともに鞭毛や繊毛の鞭毛基部(基底小体)となり、鞭毛軸

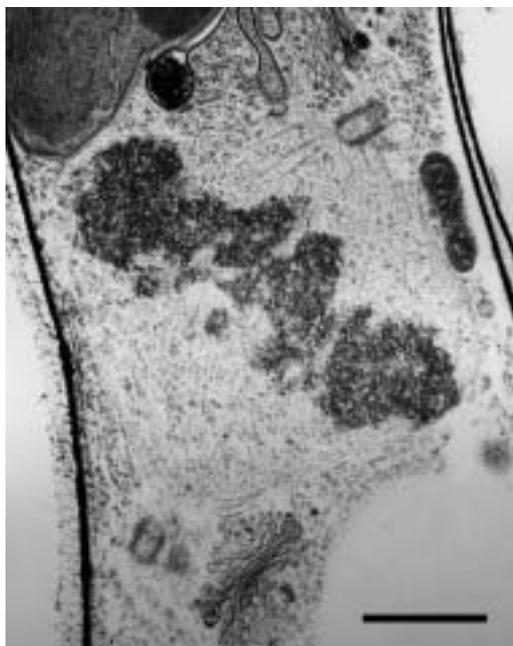


図3 褐藻植物カヤモノリの核分裂中期の紡錘体。紡錘体両極には中心小体が観察される。スケール 1μm。

系の伸長形成の制御を行なう。その構造は微小管の三連管(トリプレット、時とし二連管:ダブルレットの場合も少数だがあり)が組み合わさった9 + 0という、真核細胞の鞭毛、繊毛に普遍的な構造である。しかし、その起源や複製機構など、不明な点を多く持つ細胞小器官である。中心体の複製は2極の紡錘体形成を担うために行なわれているものと考えられている。しかし、*Chlamydomonas*や*Ochromonas*をはじめとする単細胞性藻類の多くにおいて、中心小体が基底小体として細胞分裂を迎える場合、細胞分裂前に複製し将来の紡錘体極近傍に移動するが、極構造の中央には位置しないことが多い。また、陸上植物に代表される紡錘体形成の例からも、中心小体を含む中心体が紡錘体形成に必須であるのかどうか疑問視される。

近年、分裂期以外は中心体周辺に存在しない、ダイニンやダイナクチンといったモータータンパク質、あるいは間期には核マトリクスに存在するNuMA (nuclear mitotic apparatus protein) が、核分裂期には中心体と協同して紡錘体を形成す

ることが知られ、一方で実験的に誘導した中心体の存在しない条件下でも2極の紡錘体を形成しうるということがin vivoやin vitroで確かめられた(Compton 1998; Gaglio *et al.* 1995, 1996, 1997; Heald *et al.* 1996, 1997)。つまり、従来中心小体を含む中心体により紡錘体形成を行なっていると考えられている生物群においても、中心体は必ずしも紡錘体形成に必要ではないことが明らかになりつつあるのである。

なぜ、中心小体を基本とする中心体が紡錘体極に存在するのだろうか。広く生物を見渡すと、時として葉緑体、あるいはミトコンドリアの表面、近傍に存在する構造がMTOCとして振るまい紡錘体極形成を行なうものや(図4)紡錘体の極部分に細胞小器官が集積してくるといった例が報告されている。光合成真核生物にとって、葉緑体分配の失敗によっては致死的状态を生み出しかねないことから、核分裂と葉緑体の分裂が



図4 ハプト藻*Phaeocystis aff. globosa*のミトコンドリアMTOCの電子顕微鏡像。両極に位置する小さいミトコンドリア表面の高電子密度物質から、赤道面に並ぶ染色体に向けて紡錘系微小管が伸びているのが観察される。スケール 1μm。

同調的に行なわれるように、紡錘体極近傍に葉緑体を配置させることがしばしば観察される。このような例は、葉緑体が細胞に一個しか存在しない場合によく見られ、葉緑体を紡錘体極近傍におくことで娘細胞への葉緑体の分配を確実なものにしていると考えられる (Brown and Lemmon 1984, 1990, 1997)。このような中心体以外の細胞小器官と紡錘体極との関係を、中心小体に当てはめて考える必要があるだろう。

紡錘体形成における分子メカニズムが明らかにされるなかで、中心体の紡錘体形成における働きが渾沌としてきている。しかし、動物細胞における中心体は、核分裂期以外にもMTOCとして機能し、細胞の維持活動に多岐にわたり重要な働きを果たしている。中心小体とMTOCが如何にして結びついたかは進化的な観点から興味あるもう一つの問題であるが、現時点ではMTOCの中央に中心小体が位置する時、それを中心体と呼ぶのが適当でないかと考えられる。

文献

- Andersen, S. S.: *Int. Rev. Cytol.*, 187, 51-109 (1999)
Brown, R. C. and Lemmon, B. E.: *Protoplasma*, 123, 95-103 (1984)
Brown, R. C. and Lemmon, B. E.: *Amer. J. Bot.*, 77, 559-571 (1990)
Brown, R. C. and Lemmon, B. E.: *J. Plant Res.*, 110, 93-106 (1997)
Compton, D. A.: *J. Cell Sci.*, 111, 1477-1481 (1998)
Cyr, R. J. and Palevitz, B. A.: *Curr. Opin. Cell Biol.*, 7, 65-71 (1995)
Gaglio et al.: *J. Cell Biol.*, 131, 693-708 (1995)
Gaglio et al.: *J. Cell Biol.*, 135, 399-414 (1996)
Gaglio et al.: *J. Cell Biol.*, 138, 1055-1066 (1997)
Heald et al.: *Nature*, 382, 420-425 (1996)
Heald et al.: *J. Cell Biol.*, 138, 615-628 (1997)
Joshi, H. C. and Palevitz, B. A.: *Trends in Cell Biol.*, 6, 41-44 (1996)
Lloyd, C. W.: *The Cytoskeletal Basis of Plant Growth and Form*. Academic Press, London, 330pp. (1991)
Oakley, C. E. and Oakley, B. R.: *Nature*, 338, 662-664 (1989)
Picket-Heaps, J. D.: *Cytobios*, 3, 257-280 (1969)
Stearns, T. and Kirschner, M.: *Cell*, 76, 623-637 (1994)
Zheng et al.: *Nature*, 378, 578-583 (1995)

(¹北海道大学北方生物圏フィールド科学センター, ²筑波大学名誉教授)