

## 藻類学最前線



## 長里千香子：中心体が関与するアピコプラストの分裂と分配

中心体（セントロソーム；centrosome）とは、一組の円筒状の中心小体（セントリオール；centriole）とそれを取り巻く周辺物質からなる。核分裂期には紡錘体極に存在し、複製したDNAを確実に娘細胞へ等分配できるように微小管を発達させる。細胞分裂時の中心体の機能として、DNAの分配装置である紡錘体形成にばかり注目が行くが、実は、いくつかの藻類では色素体分裂や分配にも一役買っているという報告がある。

色素体はシアノバクテリアの細胞内共生によって生じたものであることは、現在では広く受け入れられている。単細胞紅藻 *Cyanidium*<sup>(1)</sup> で色素体分裂の際に、分裂面にリング様構造が電子顕微鏡下で観察されて以降、色素体分裂に関する研究は、現在に至るまで精力的に行われている。緑色植物、紅色植物が持つ一次共生由来色素体の分裂に関する研究から、色素体の分裂は、その祖先であるシアノバクテリア型の分裂装置と細胞内共生後に獲得された真核細胞由来の分裂装置によって行われていることが明らかになった<sup>(2)</sup>。色素体分裂は、原核生物の細胞分裂時に働く Fts (filamentous temperature-sensitive) Zタンパク質によるリング様構造と、色素体包膜内外（ストロマ側と細胞質側）に形成される複数の色素体分裂リング、細胞質側に形成されるダイナミンリングの構築によって行われることが示されている。ちなみに、ダイナミンはエンドサイトーシスにおいて、細胞膜から小胞を切り離す働きをするタンパク質であり、色素体分裂においては細胞質側から色素体膜をちぎり分けるのに働いている。一方、シアノバクテリアの細胞壁であるペプチドグリカン層を色素体二重膜の間に残している灰色植物の色素体、シアネル (cyanelle) では、ストロマ側にのみ色素体分裂リングと FtsZリングが形成されることが確認されている<sup>(3)</sup>。このことは、シアネルの分裂は、シアノバクテリアの分裂と紅藻などの他の一次共生色素体の

分裂との中間段階にあることを示唆している (図1)。

一次共生色素体の分裂に関する知見に対して、二次共生によって獲得された色素体の分裂に関する報告は、現在のところ限られている<sup>(4, 5)</sup>。二次共生色素体の分裂に関しては、①ストロマ側の色素体分裂リングが確認されていない、②FtsZリングが色素体分裂面に集積するという報告はない、また、③色素体の細胞質側から働くダイナミンタンパク質の関与も明らかにされていない、などとまだまだ不明なことが多い。今回は、4枚包膜を有し、二次共生で獲得された色素体が退化したものであると考えられているアピコンプレクサ類の細胞に含まれるアピコプラスト (apicoplast) のユニークな分裂機構と分配について紹介する<sup>(6, 7)</sup>。

色素体は未だに祖先であるシアノバクテリア由来の分裂様式を継承しつつ、細胞内共生後に獲得した新たな分裂様式を併せ持っていることは前述のとおりである。すべての植物と藻類のゲノム中には細菌の *FtsZ* 遺伝子のホモログが存在しているという。これに対して、シアノバクテリア由来の分裂機構を脱ぎ捨てて、真核生物由来の色素体分裂様式を獲得していると考えられているのがアピコンプレクサ類に含まれるアピコプラストの分裂である。

アピコンプレクサ類は、寄生性の原生生物として知られている大きなグループであり、ヒトに感染し、マラリア、AIDS患者に発症するトキソプラズマ性脳炎、重度の腸炎などの感染症の原因となることで有名である。アピコンプレクサ類のオルガネラの一つであるアピコプラストは、現在では光合成能を失ってはいるが脂肪酸の代謝などを担う不可欠なオルガネラとして残されている。Striepenら<sup>(6)</sup>は、*Toxoplasma gondii* では、紡錘体極を形成する中心体との付随がアピコプラストの分裂と娘細胞への確実な分配を保障していることを示した。彼らは、アピコプラスト内で働くタンパク質と GFP (green fluorescence protein) の融合タンパク質を発現させることで蛍光顕微鏡下でのアピコプラスト観察を可能にし、細胞周期を通してのアピコプラストと中心体の挙動から、それらの関係を調べている。その結果、①アピコプラストは常に中心体の近傍に存在する、②細胞核の分裂の前に複製した中心体は、それぞれアピコプラストの両端に移動し、そこから細胞核に向けて紡錘体微小管が発達する、③複製した中心体のアピコプラスト両端への付随がアピコプラストの形態変化を引き起こす、④アピコプラストの分裂には細胞質側からの微小管の働きが関与している、などが明らかになった (図2)。微小管がアピコプラストの分裂に関与していることは、微小管の重合を阻害したときに、アピコプラストの分裂が行われなかったことから導き出されている。これらの結果から、アピコプラストの分裂には、藻類、植物でよく保存

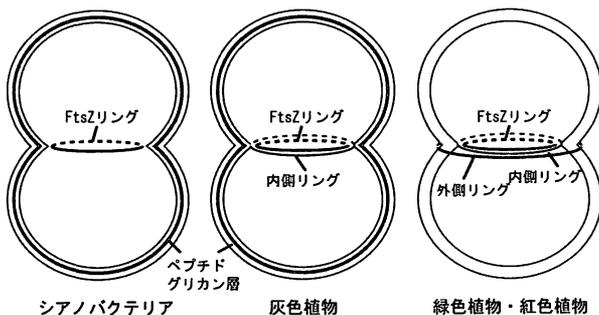


図1 シアノバクテリア、灰色植物のシアネル、緑色・紅色植物の色素体分裂の比較。緑色植物と紅色植物では色素体分裂リングはストロマ側と細胞質側に形成されるのに対して、灰色植物のシアネルではストロマ側の色素体リングだけが確認されている。文献(3)を参考。

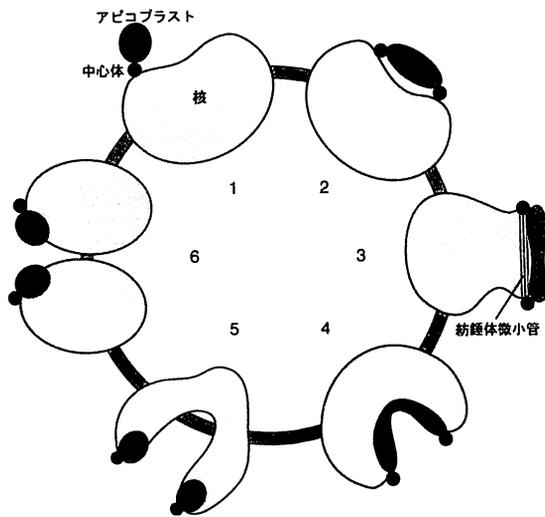


図2 *Toxoplasma gondii* のアピコプラスト分裂モデル。細胞周期を通して核、中心体、アピコプラストは常に近傍に存在する。1: 間期, 2: 複製した中心体がアピコプラストの両端に存在。3: ダンベル様に変形したアピコプラストが核の縁に存在。その両端に位置する中心体から紡錘体が形成。4: 核とともにアピコプラストもU字型に変形。5: アピコプラストの中央部が微小管の働きによって切断。6: 核分裂が終了。細胞質分裂へ。文献 (6) を改変。

されている色素体分裂機構とは異なる様式が関わっているのではないかということが注目された。また、核分裂の極である中心体とアピコプラストとの付随は、娘細胞への分配を確実なものにするシステムの一つであることが示されたのである。

Striepen ら<sup>(6)</sup> の論文の中で扱われた *T. gondii* のアピコプラストは比較的小さくて楕円形をしているが、アピコンプレクサ類内のアピコプラストの形態は種によって実に多様である。したがって、アピコンプレクサ類において、「アピコプラストの分裂・分配に中心体の付随が関与しているのは普遍的なのか？」それとも、「その形態の多様性を反映して分裂・分配様式も多様なのか？」という疑問が生じる。Vaishnava ら<sup>(7)</sup> は、特異な核分裂と細胞分裂を有する *Sarcocystis neurona* のアピコプラストと中心体の関係を調べることによって、この問題に取り組んだ。*S. neurona* は、哺乳類細胞に進入直後は、核分裂を行わずに、5 サイクル分の DNA の倍加だけが起る。そのため、細胞は1個の巨大な核と、DNA の合成に併せて複製された中心体とその周辺に32個存在するという非常に特異な細胞構造をとる。その際、アピコプラストは分裂をせずに巨大核の周辺に存在し、アピコプラストと細胞核の間には、ある一定の間隔で中心体が点在しているのが観察された。その後、シゾン (schizont) と呼ばれる娘個体を産出する直前に、倍加だけ行っていた巨大核は64核になるように核分裂・細胞質分裂を行う。アピコプラストの分裂は64核となる核分裂時に行われ、その分裂面は中心体が点在する位置と関係し、ほぼ等間隔で行われていることがわかった (図3)。また、微小管重合の阻害剤処理はアピコプラストの分裂自体は阻害しないが、形態変化と分配の異常を引き起こすことを示し、紡錘体極となる中心体が

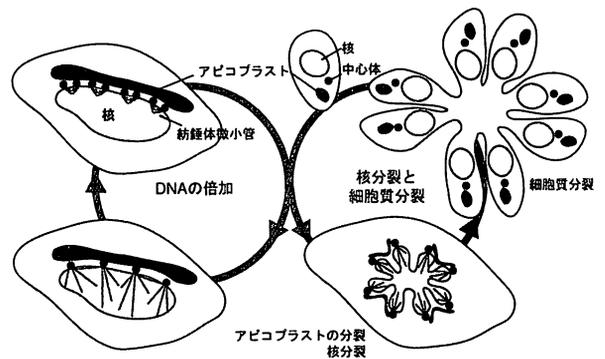


図3 *Sarcocystis neurona* の細胞周期。まず、核分裂を行わずに、5 サイクル分の DNA の合成とそれに伴う中心体の複製だけが起る。細胞には1個の巨大核と、アピコプラスト、32個の中心体が含まれる。その後、64個の娘個体を形成するように核分裂、細胞質分裂が行われる。アピコプラストの分裂は、核分裂時に行われ、娘個体に1個ずつ含まれるように中心体により分配される。文献 (7) を改変。

やはり、アピコプラストの分配に大きく関わっていることを明らかにしたのである。

紡錘体極である中心体が色素体と付随し、色素体の分配に関与するという例は、アピコンプレクサ類特異の現象ではない。同じ二次共生により色素体を獲得し、中心体による紡錘体形成を行う褐藻植物でも、中心体が色素体分配に関与しているという例がある<sup>(8, 9)</sup>。また、中心体によらない紡錘体形成を行うコケ植物の減数分裂においても、色素体をうまく分配するために、色素体自体に紡錘体極の役割を一時的に持たせるという例もある<sup>(10)</sup>。このような色素体と紡錘体極の付随は、単一色素体の細胞に見られる場合が多く、細胞分裂時に確実に娘細胞への色素体分配を保障するために生じたシステムであると考えられる。現在のところ、中心体や紡錘体極と色素体との位置関係がどのような分子機構で保たれているのかは明らかにされていない。それは、核と中心体との位置関係の維持に関する問題についても同様である。

## 参考文献

- (1) Mita, T., Kanbe, K., Tanaka, K. & Kuroiwa, T. 1986. *Protoplasma* 130: 211-213.
- (2) Miyagishima, S. J. 2005. *Plant Res.* 118: 295-306.
- (3) Iino, M. & Hashimoto, H. 2003. *J. Phycol.* 39: 561-569.
- (4) Hashimoto, H. 1997. *Protoplasma* 197: 210-216.
- (5) Hashimoto, H. 2005. *J. Plant Res.* 118: 163-172.
- (6) Striepen, B., Crawford, M. J., Shaw, M. K., Tilney, L. G., Seeber, F. & Roos, D. S. 2000. *J. Cell Biol.* 151: 1423-1434.
- (7) Vaishnava, S., Morrison, D. P., Gaji, R. Y., Murray, J. M., Entzeroth, R., Howe, D. K. & Striepen, B. 2005. *J. Cell Sci.* 118: 3397-3407.
- (8) Motomura, T., Ichimura, T. & Melkonian, M. 1997. *J. Phycol.* 33: 266-271.
- (9) Nagasato, C. & Motomura, T. 2002. *J. Cell Sci.* 115: 2541-2548.
- (10) Shimamura, M., Brown, R. C., Lemmon, B. E., Akashi, T., Mizuno, K., Nishihara, N., Tomizawa, K., Yoshimoto, K., Deguchi, H., Hosoya, H., Horio, T. & Mineyuki, Y. 2004. *Plant Cell* 16: 45-59.