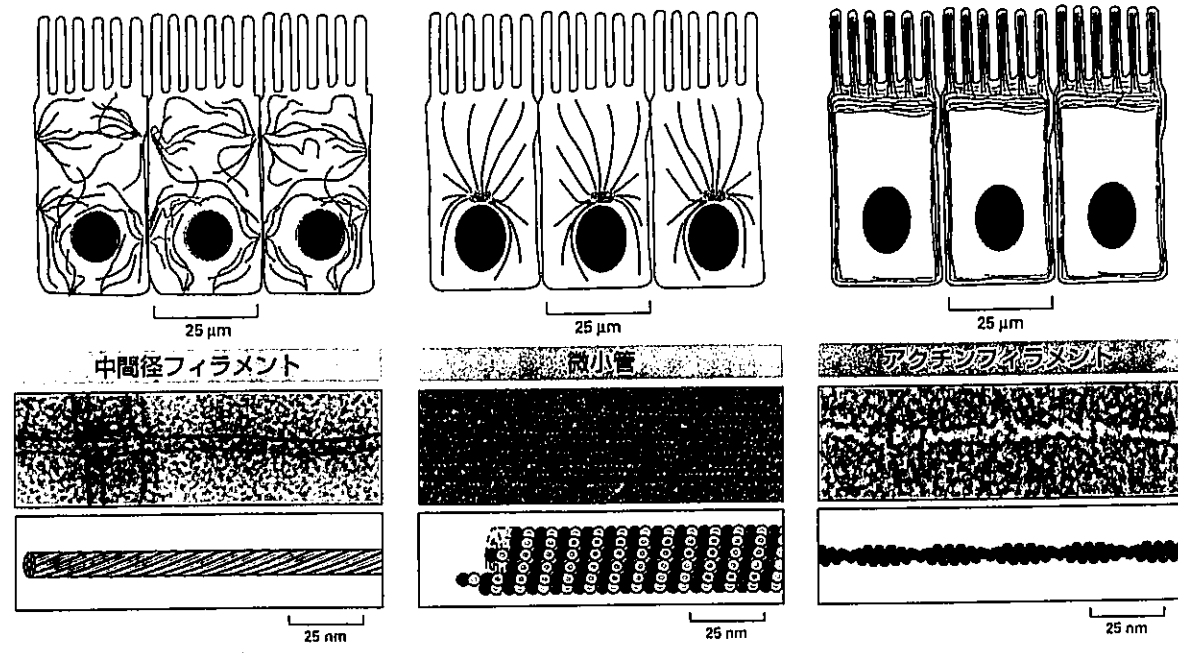


## 4. 細胞骨格タンパク質

図 17-2 細胞骨格をつくる3種類のタンパク  
繊維。細胞は腸内腔の上皮細胞。



中間径フィラメントはロープ状の繊維で直径は約 10 nm。これらを構成する中間径フィラメントタンパクは多様で、大きなファミリーをなしている。中間径フィラメントのあるものは、核膜内腔の直下にある核ラミナという網目構造をつくる。ほかに、細胞質を横断して細胞に構造強度を与えるものがあり、上皮組織では細胞質を貫いて細胞間結合どうしをつなぎ、機械的なストレスを分散させている。(顕微鏡写真提供: Roy Quinlan)

微小管はチューブリンでできた長い中空の筒である。外側の直径は 25 nm で、アクチンフィラメントや中間径フィラメントよりずっと固い。微小管は長くまっすぐ伸びており、通常は一方の端が他のように中心とよばれる微小管形成中心にくっついている。(顕微鏡写真提供: Richard Wade)

アクチンフィラメント(マイクロフィラメントともいう)は、アクチンタンパクのらせん状重合体である。直径約 7 nm の柔軟な構造で、まっすぐな棒や平面的網、立体的なゲルなどさまざまな形をとる。アクチンフィラメントは細胞全体に分布しているが、細胞膜直下の皮層に特に集中している。(顕微鏡写真提供: Roger Craig)

### 4-1. 中間径繊維

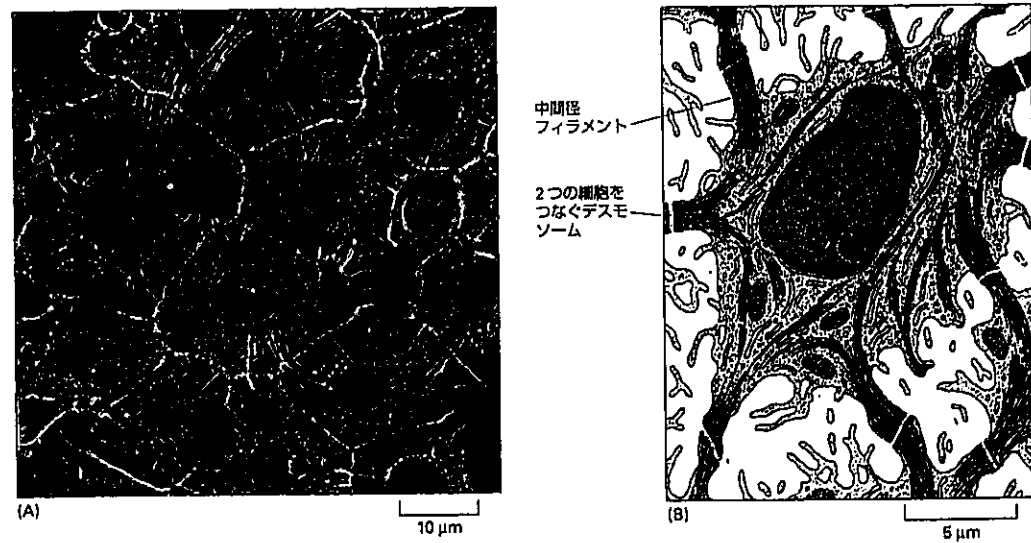


図 17-3 中間径フィラメントは細胞質内に強く耐久性のある網目構造をつくっている。(A) 培養上皮細胞層の免疫蛍光顕微鏡写真。染色によって、中間径ゲラチンフィラメント(緑色)のレース状の網目構造が核を取り巻き細胞質全体に広がっているのが見える。それぞれの細胞の中間径フィラメントはデスモソーム(第21章)を介して隣合う細胞と間接的につながっており、組織全体の細胞どうしの機械的結合を保っている。この機械的結合が上皮の強度を支え、組織内腔の内壁を上皮細胞層で途切れなく覆われるようにしている。細胞の境界がわかるように別のタンパク質を染色(青色)してある。(B) 表皮切片の電子顕微鏡写真に基づくスケッチ。中間径フィラメントの束が細胞質を横切り、デスモソームにつながっている。(A, 写真提供: Kathleen Green, Evangeline Amargo; B, R.V. Krstić, Ultrastructure of the Mammalian Cell: An Atlas より。Berlin: Springer, 1979)

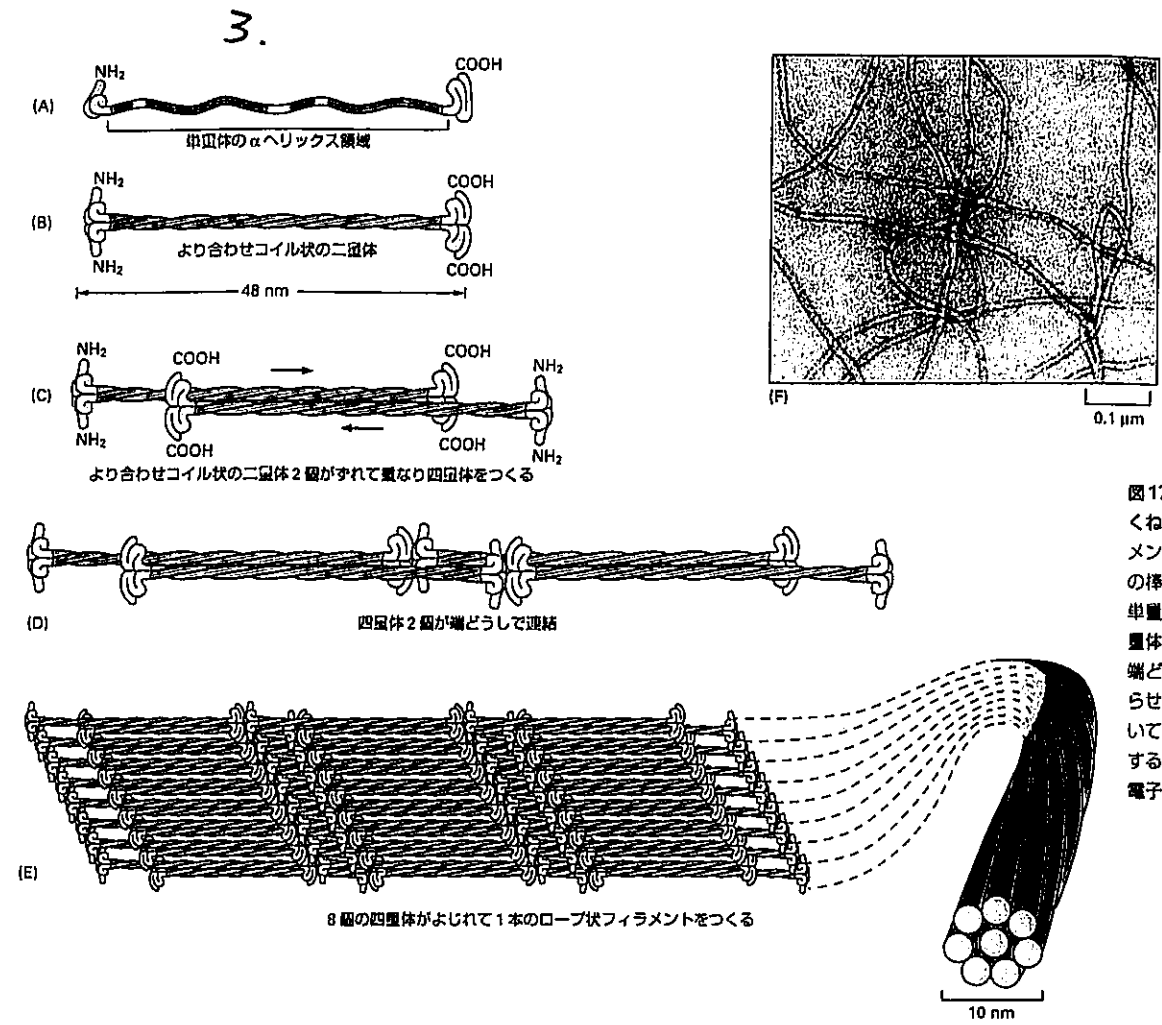


図 17-4 中間径フィラメントはロープ状で、長くねじれたタンパク質からなる。中間径フィラメントタンパクの単量体は、(A)に示すように中央の棒状領域と両端の球状領域からなる。2個の単量体はくっついて二量体(B)となり、2個の二量体はくっついて並び四量体(C)をつくる。四量体は端どうしがつながって(D)のように束となり、らせん状に並んで(ここでは説明のため平面に開いてある)ロープ状の中間径フィラメントが完成する(E)。(F)は完成した10 nm フィラメントの電子顕微鏡写真。(F, 写真提供: Roy Quinlan)

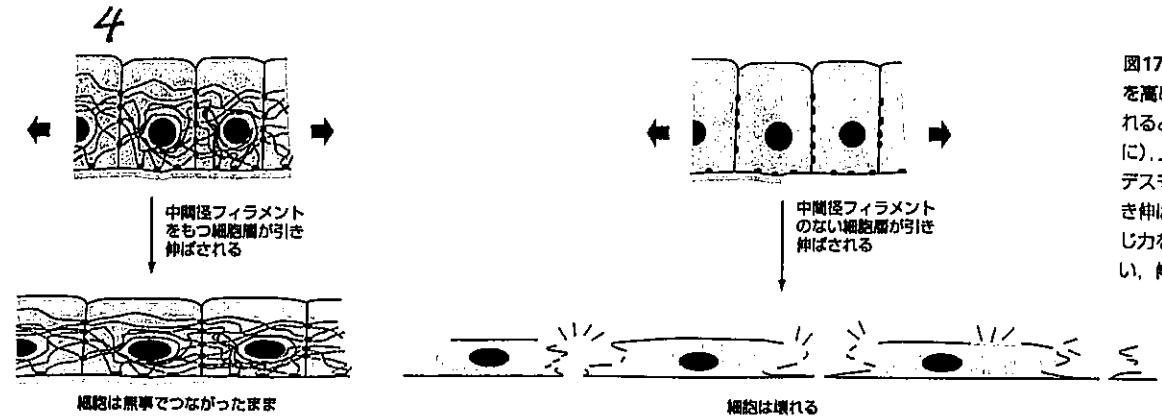


図 17-5 中間径フィラメントは動物細胞の強度を高める。上皮細胞層が外力により引き伸ばされると(たとえば周囲の組織の成長や運動のために)、上皮層全体に広がる中間径フィラメントとデスモソーム結合の網目構造に張力が生じ、引き伸ばしを制限する。細胞間結合がなくて同じ力を受けた場合、細胞は大きく変形してしまい、伸びすぎて細胞膜が破れかねない。

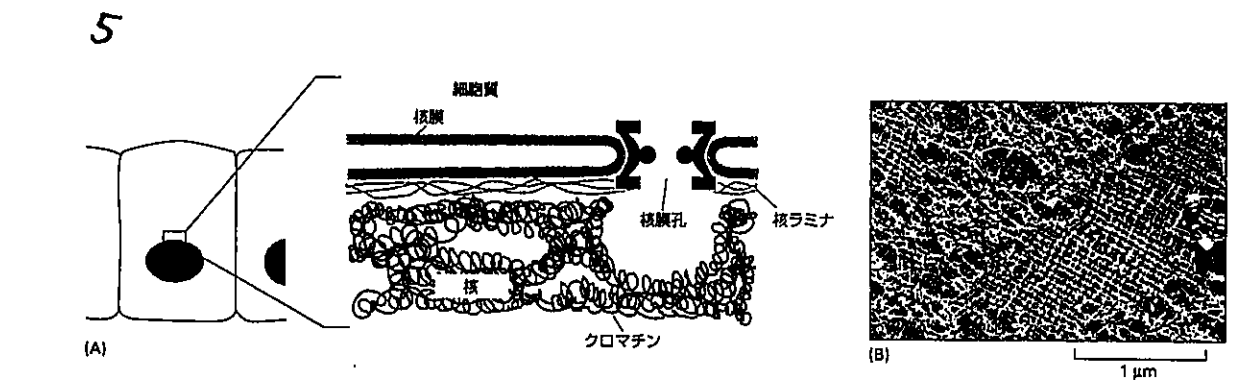


図 17-8 中間径フィラメントは核膜を裏で支えて強度を高める。(A) 核膜の断面模式図。核ラミナの中間径フィラメントは核膜の内側表面を覆い、DNAを含むクロマチンの接着部位になっていると思われる。(B) カエル卵母細胞の核ラミナの一部を示す電子顕微鏡写真。核ラミナはラミンからなる中間径フィラメントの格子構造からできている(核ラミナは、どの種類の細胞でもこのように規則正しく配置されているわけではない)。(B, 写真提供: Ueli Aebi)

2.

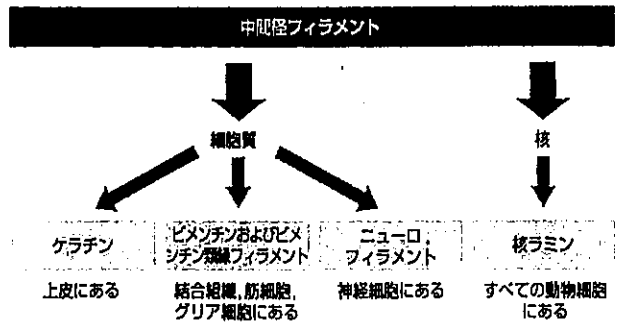


図 17-6 中間径フィラメントはいくつかの種類に分類できる。

## 4-2. アクチン繊維

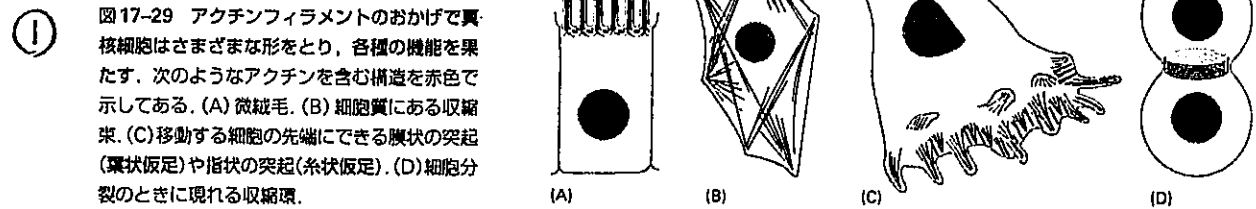


図17-29 アクチンフィラメントのおかげで真核細胞はさまざまな形をとり、各種の機能を果たす。次のようなアクチンを含む構造を赤色で示してある。(A) 微絨毛。(B) 細胞質にある収縮束。(C) 移動する細胞の先端にできる膜状の突起(葉状仮足)や指状の突起(糸状仮足)。(D) 細胞分裂のときに現れる収縮環。

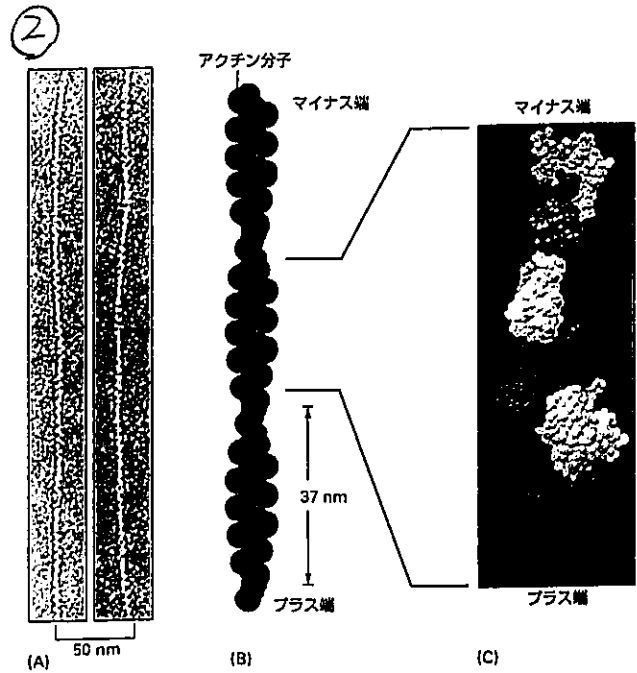


図17-30 アクチンフィラメントは細くて柔軟なタンパク質の糸である。(A) ネガティブ染色したアクチンフィラメントの電子顕微鏡写真。(B) アクチンフィラメント中のアクチン分子の並び方。フィラメントは、37 nm 周期のねじれをもつ二本鎖らせんとみなしてもよい。2本の鎖は強く結びつき、鎖は分離できない。(C) アクチンフィラメントをつくる同一種類の構成単位を1個ずつ色分けして、アクチン分子が隣り合う4つの分子と密に接していることを示す。(A, 写真提供: Roger Craig; C, K.C. Holmes et al., Nature 347:44-49, 1990より。© Macmillan Magazines Ltd.)

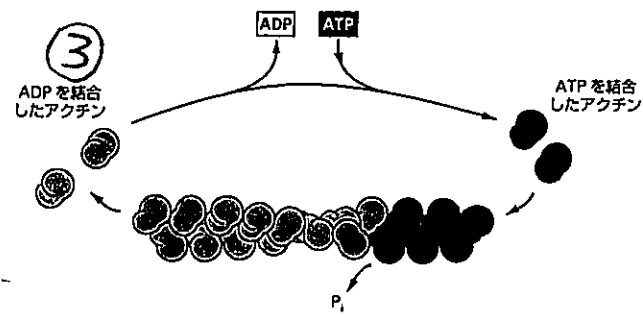


図17-31 ATPの加水分解でアクチン重合体の安定性が低下する。細胞質にあるアクチン単量体はATPを伴っており、伸長するフィラメントに取り込まれるとATPはすぐにADPに加水分解される。アクチンフィラメントに捕まっているADP分子は、アクチン分子がフィラメントから解離して単量体に戻らないとATP分子と交換できない。

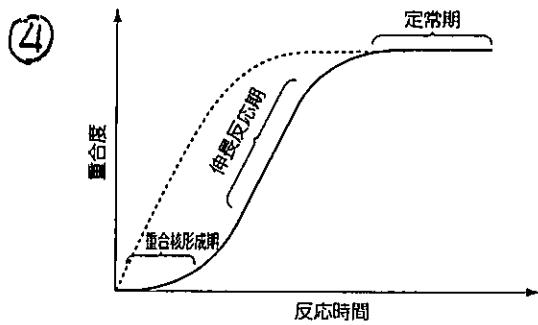


図4-4: アクチン重合の様子  
点線は重合核促進因子の存在下で反応させた場合。

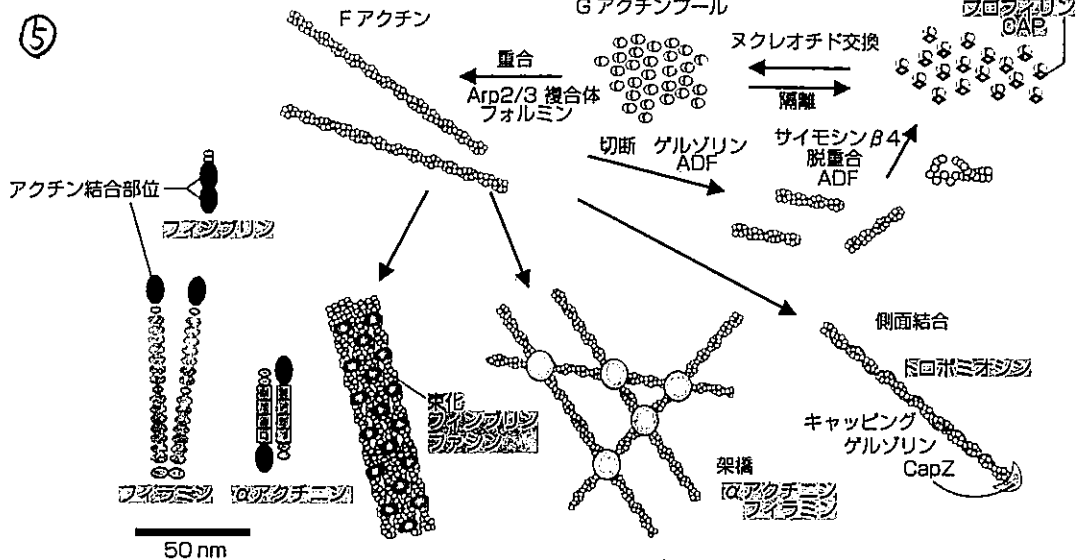


図4-5: アクチン調節タンパク質

## 4-3. 微小管

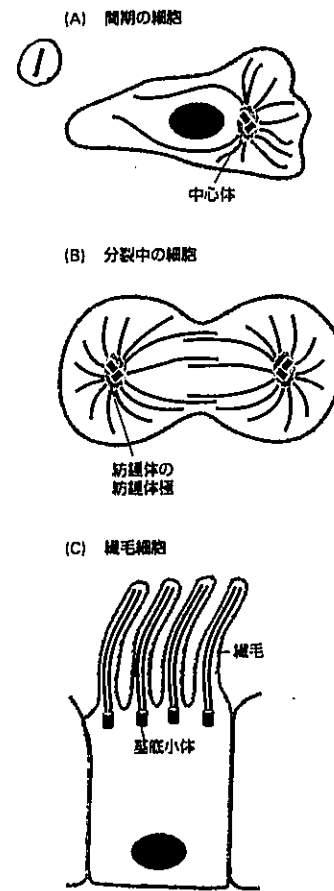


図17-9 微小管は通常、形成中心となる構造から伸張する。中間径フィラメントと違って、微小管(濃緑色)は通常、形成中心から伸張する。形成中心には、(A) 中心体、(B) 紡錘体極、(C) 繊毛にある基底小体などがある。

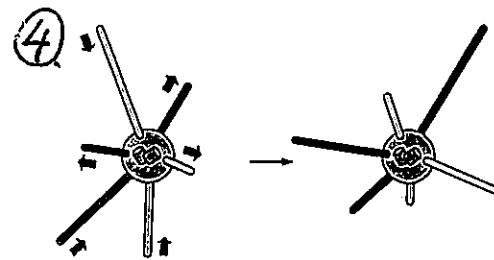


図4-8:  $\gamma$ チューブリン複合体と微小管重合中心

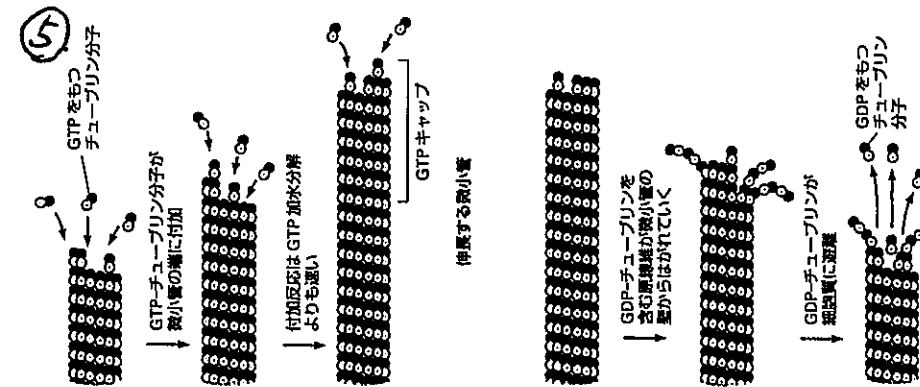


図17-13 GTPの加水分解が微小管の伸長を制御する。GTPをもつチューブリン二量体(赤色)は、GDPをもつ二量体(濃緑色)よりもちたがいに回く結合する。そこで、GTPをもつチューブリン二量体を付加している微小管は伸長を続けやすい。ときによって、特に微小管の伸長が遅い場合には、GTPをもつ新しい構成単位が結合し始める前に、この「GTPキャップ」の構成単位がGTPをGDPに加水分解する。するとGTPキャップがなくなり、GDPをもつ構成単位は重合体の中でそれほどこ固くつながらないために田圃から脱走しやすくなり、微小管はどんどん短くなる。

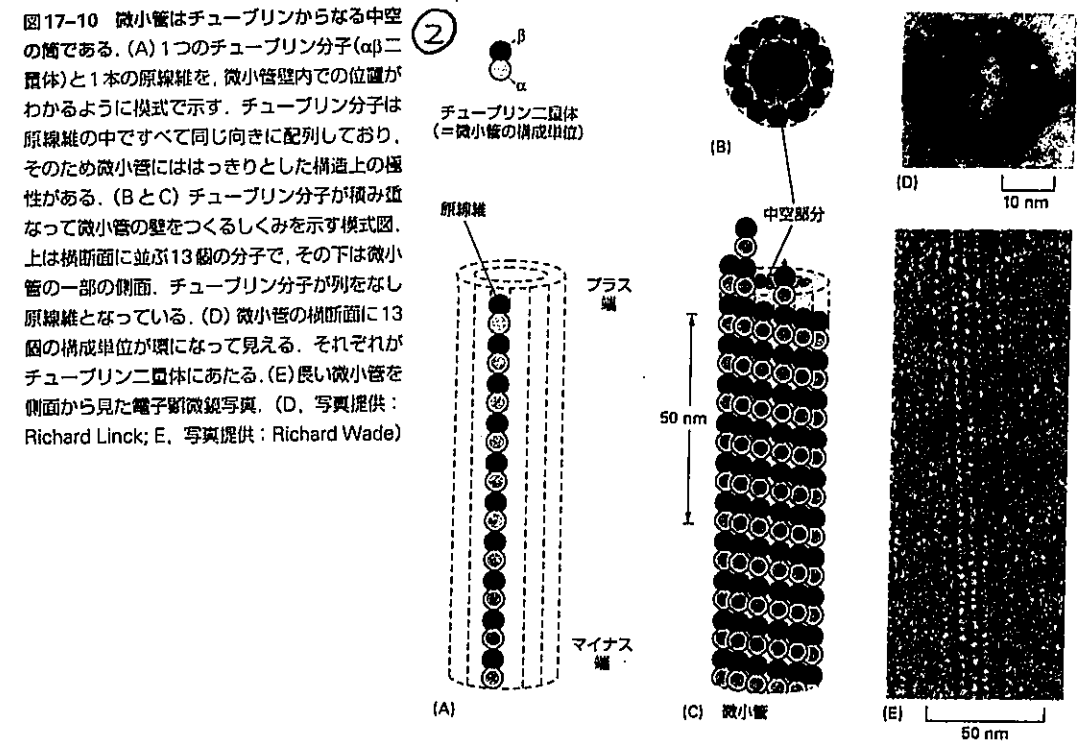


図17-10 微小管はチューブリンからなる中空の筒である。(A) 1つのチューブリン分子( $\alpha\beta$ 二量体)と1本の原線維を、微小管壁内での位置がわかるように模式で示す。チューブリン分子は原線維の中ですべて同じ向きに配列しており、そのため微小管にははっきりとした構造上の極性がある。(BとC) チューブリン分子が積み重なって微小管の壁をつくるしくみを示す模式図。上は横断面に並ぶ13個の分子で、その下は微小管の一部の側面。チューブリン分子が列をなし原線維となっている。(D) 微小管の横断面に13個の構成単位が環になって見える。それぞれがチューブリン二量体にあたる。(E) 長い微小管を側面から見た電子顕微鏡写真。(D, 写真提供: Richard Linck; E, 写真提供: Richard Wade)

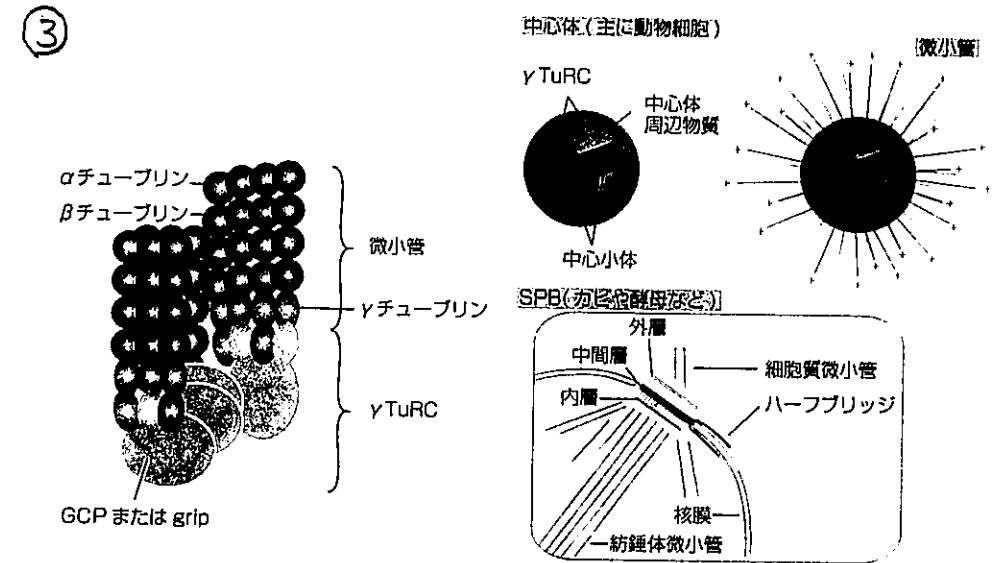


図17-12 それぞれの微小管は近くの微小管とは独立に伸び縮みする。中心体から伸びる各微小管はたえず変化しており、新しいものが伸びる(赤色矢印)一方で古いものが縮む(青色矢印)。