

新 し い 細胞 像

佐 藤 七 郎 *

1. はじめに

細胞は生物学のもっとも基本的な概念のひとつで、生物学のほとんどすべての分野の研究者が、それぞれの時代の細胞像を頭にえがいて研究をすすめているといっても過言ではないだろう。逆のいい方をすれば、生物学のあらゆる分野の研究の成果によって、細胞像はつねにより真に近いものへと仕上げられてきた。それが細胞研究の歴史であった。その歴史にも、すべての歴史がそうであるように、いくつかの節があった。現代はその節のひとつがようやく終った時期である。

というのは、およそこの100年間ほど通用してきた細胞像が、1960年代を境にして大きく変わり、新しい細胞像がようやくでき上がった時期であるといえるからである。「新しい細胞像」という題で、細胞像がどう変わったか、そして、それが変わった動機がどういうものであったか、かんたんにご紹介したいと思う。

2. 細胞像の変遷

変わった点を整理すると、およそ次の6つの点に集約できる。(ここで古典的細胞像というのは前世紀の末ごろにいちおう成立して1950年代ごろまで通用した細胞像で、もっぱら光学顕微鏡に依存してつくられたものである。)

(1) 古典的細胞像の特徴は、動物細胞と植物細胞とのちがいを大きな前提としていた。これには生物界を大きく分けるとき動物界と植物界とに二分する、たぶんに通俗的、常識的な見方が反映していたように思われる。今ではこの生物界の二分法が通用しなくなっているが(後述)、細胞像の方も動物細胞と植物細胞のちがいを強調することはなくなっている。

もちろん、古典細胞像で動物細胞と植物細胞とを区別したのは、それなりの根拠があつてのこ

とであった。しかし今ではその根拠の大部分が消滅した。たとえば、動物細胞にはゴルジ体、中心体などがあるが植物細胞にはそれらがなく、その代りプラスチド(葉緑体とその変形)や細胞壁、液胞がある、などといわれ、しばしば試験問題などに使われていた。しかし電子顕微鏡観察によって、植物細胞にはもっとも典型的なゴルジ体が普遍的にみられることがわかった。中心体は動物・植物を問わず、要するにべん毛をもった生物はこれを有し、べん毛をもたない生物は中心体ももたないのだ、ということがわかってきた。だから種子植物でも精子をもっているイチョウなどの細胞には中心体がみられる。プラスチドはたしかに植物細胞の特徴である。しかし植物といっても独立栄養をおこなう植物にかぎられている。菌類にはプラスチドはない。逆に緑色植物なら根や果実のような非緑色組織の細胞も、クロロフィルをもっていないから緑色にみえず、したがって光合成こそやっていないが、葉緑体の変形である白色体やプロプラスチドなどのプラスチドをもち、重要な機能(チッ素同化など)を分担させている。細胞壁は細胞の最外表面、細胞膜の外側の多糖質の層の発達したもので、いわゆる植物の細胞のいちじるしい特徴ではあるが、しかし、多糖質の層ということであれば、それは植物にかぎらずあらゆる原生動物、後生動物の細胞の表層にそれほど発達してはいないが、存在することがわかってきた。ただ、その発達の違いが、その細胞がおかれている環境条件によって大きく異なる。赤血球のように、たいへん安定な環境の中にあり、他細胞との接渉のない細胞では極度に退化しているし、陸上動物の表皮のように、変化に富む外界にふれている細胞ではこれがよく発達している。植物はこの層が特殊に分化し、発達して細胞壁とよばれるものになっているにすぎない。この多糖質の層は細胞外被(グリコカリックス)とよばれ、あらゆる細胞の基本的な構造部分と今ではみなされるよ

* 東京大学理学部植物学教室

うになっているのである(後述)。液胞もこれと似た関係にあり、動物細胞に一般にみられるリソゾームという細胞内消化の装置の特殊化したものである。このように、動・植物をはじめ、あらゆる生物の細胞の共通性がわかってきて、差異よりも共通性が重要視されるのが現代の細胞像の特徴である。

(2) 古典的細胞研究の時代は、光学顕微鏡の時代といいかえることもできるが、その技術的な制約もひとつの原因となって、この時代の細胞像では核がたいへん詳しく、細胞質部分については確かな知識が乏しかった。当時知られた事実で今日まで重要なものとして残っているものは、ほとんど核にかんするもので、細胞質部分にかんするものは至って少ない。これには上記のような技術的制約(拡大率のちがいでなく、核を構成している代表的物質であるデオキシリボ核酸が固定に対して安定であり、特異的な染色法があったという事実)のほかに、当時の生物学者の関心が遺伝の研究につよくひきつけられていたという事情が原因としてある。現代では、核もさることながら、それよりはるかに多くの研究が細胞質部分についてなされ、古典細胞像の時代には想像もしなかった新しい知見が集積している(後述(5), (6))。逆に核の方の研究は進展がそれほど速まっていたわけではない。

(3) 「原形質」という概念が古典細胞学の時代にはたいへん重要なものとされ、原形質こそが生命を担っている物質であり、これを研究することによって生命のナゾは根本的に解決されるのだ、といった風潮があった。それが1960年代を境にして急に変わり、この語はほとんど用いられなくなってしまった。少なくともこの語は必要ではない。むしろ細胞像をあいまいにする。そういう理由でこの語は死語のようになった。この1960年代というのはちょうど電子顕微鏡的な細胞像が完成しつつあった時に当たり、以前に原形質という語でいいあらわしていたものが、電顕レベルの新しいことばと、タンパク質、核酸などといった高分子の化学名で表現されるようになったのである。

(4) つぎは系統分類学とかかわることであるが、古典時代から細胞学の大きな論争点のひとつに細菌とラン藻のなかまの細胞をどうみるかの問題があった。そもそも、これらの細胞には核はハッキリしない。核と共通の染色性を示す部分が細胞の

中心ふきんにみえることはあるが、細胞が分裂するときに染色体といった特徴のある像を示さない。それにこのなかまは有性生殖がないので、遺伝の現象がハッキリしない。そういうわけで、核偏重の傾向のあった古典的細胞学の時代には敬遠されぎみだった。そして無核細胞、原核細胞などと呼ばれていた。しかし形態分類学からは細菌にも放線菌などのようにカビ類に近い印象を与えるものがあり、ラン藻は細菌よりは紅藻や褐藻に近いと考えられていた。他方ではリケッチャのように、光顕ではみえないために細菌かウイルスか疑いをもたれたりしたものもあった。

現代細胞像はこれらの問題に結着をつけた。ラン藻は細胞が比較的大きいことと、その光合成の型が細菌型でなく紅藻などとともに高等植物型であるという2点を除けば、細胞のつくりが細菌とそっくりである。ひとによってはラン藻細菌などという新名の提唱を歓迎するほどである。そして他方、ラン藻と細菌以外の生物(アメーバから人間まで!)は、その細胞のつくり完全に共通性があることがわかってきた。つまり細胞にはラン藻・細菌型とアメーバ・人間型のふたつの型があり、このふたつの型しかない、ということがわかってきたのである。前の型を裸核細胞とか原核細胞とよび、後の型を被核細胞とか真核細胞とよぶ。裸核細胞というのは、核に当るもの(デオキシリボ核酸)が塩基性タンパク質や核膜に保護されることなく露出しているという意味、被核はそれがあるという意味で、いうまでもなく裸子植物・被子植物というばあいの語法の転用である。裸核細胞はいうまでもなく被核細胞より原始的な型である。そこで前者がいかんにして後者になったかという、細胞の進化の問題が提起されるようになってきた。それまでは細胞には進化はあったのかどうか、あったとして、どういう方向に進化したのか、などが明確でないで細胞進化論というのは内容をもたない論議であったのである。

ウイルスと細菌との区別が確然としたのも細胞進化論の確立のために有益であった。ウイルスは細胞的構造をもたない。別の定義でいえば、タンパク質合成にとってもっとも重要な物質である二種類の核酸(デオキシリボ核酸とリボ核酸)のうち、どちらか一方だけしかもたないのがウイルスであり、両方をもっているのが細菌(およびそれ以上のすべての生物の細胞)である。ウイルス

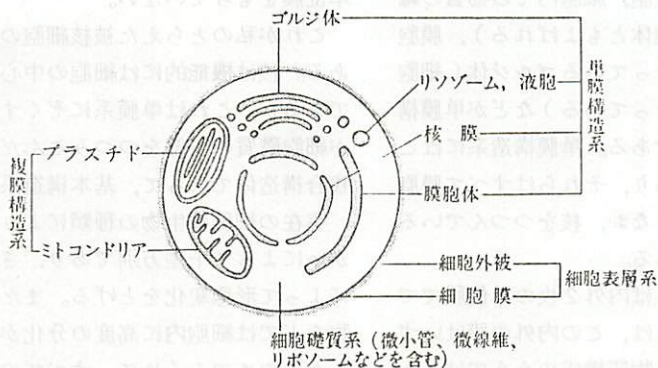


図1. 被核細胞の基本構造（佐藤：『細胞』，東大出版会，1975より）

は原始的な生物ではなく、生物の細胞から抜け出した核酸の断片である。

(5) 現代の細胞像では、単位膜（あるいは生体膜）とよばれる厚さ10nm程度の、たいへん薄い膜がきわめて重要な意義をもっている。これが細胞膜をはじめ、裸核細胞・被核細胞の別なく、細胞内の主だったすべての構造体をつくっている。機能的にも、透過性・エネルギー代謝・物質代謝などでもっとも重要なのはたつきを単位膜がいとなんでいる。そのために、単位膜の研究は今日の細胞研究の焦点のひとつとなっている。ここでその詳しい説明をのべる余裕はないので、単位膜にはつぎの四つの通例があることだけを紹介しておこう（図1参照）。

第一。単位膜にはウラオモテがある。このことは電顕像から気づかれたことであったが、今では単位膜の分子的構成がわかってきたので、ウラオモテの物質的基礎が明らかになっている。そしてウラオモテがあるからこそ、選択的透過やエネルギー代謝（たとえばATPの生成）が可能になっていることがわかってきた。(1)でのべた細胞外被は細胞膜のオモテ側（図1中、点影をほどこした側）に付着している多糖質の層である。ウラ側は細胞質に接している。

第二。単位膜は閉じる。病的な細胞は別として健全な細胞では、すべての膜はかならず閉じて閉鎖空間をつくっており、端がない。そのばあい、膜のオモテ側がかならずしも外向きになるとはかぎらない。逆転してオモテ側が内向きになって閉じている例も珍しくない。図中の単膜系構造体がそれである。

第三。単位膜はウラオモテ・モザイクにならな

い。ひとつながりの膜の一部でウラオモテが逆転しているようなことはないという意味である。

第四。単位膜は単位膜から。単位膜をもたない細胞はぜったいに存在しない。どんなかんたんな構造の細胞でも細胞膜はもっている。そうした構造の乏しい細胞に構造が発達してゆくとき、あるいは細胞が分裂して新しい細胞ができるとき、新しくできる単位膜はかならず既存の単位膜がのびたうでで切れてできる。

この四通則はたがいに深い関係にあり、どのひとつにも例外はありえない。

3. 現代の細胞像

さいごに、現代の細胞像を具体的にお目にかけて終りにしたい。いうまでもなく、どのような細胞像が現代の細胞像としてすぐれた像であるかについては学者によって見解がことなり、大いに議論のあるところである。ここでお目にかけるのは私の被核細胞の細胞像である。

私は、細胞にはいろいろな構造があるが、それらは図1のような四つの構造系に分けられると考える。

(1) 細胞表層系。これは細胞の外表面をすきまなく包んでいる細胞膜とその外側に付着している細胞外被である。これは細胞の外界に対する、いわば最前線なので、環境に応じて多様に特殊している。細胞壁はその一例である。組織をつくっている細胞では、この表層系が、となりあった細胞とおしの交渉に当たって決定的な役割をはたす。

(2) 単膜構造系。一枚の単位膜が、細胞膜のばあいと逆の方向に向って（つまりオモテ側が内向きに）閉じている構造体群である。細胞内消化の

場であるリソゾームや液胞、細胞内での物質の輸送路である膜胞体（小胞体ともよばれる）、膜胞体と似た扁平な胞が重なっているゴルジ体（細胞外被をつくる役目をになっている）などが単膜構造系にぞくする構造体である。単膜構造系にはこのほか無数の構造体があり、それらはすべて膜胞体からつくられてくる。なお、核をつつんでいる核膜も膜胞体の一種である。

(3) 複膜構造系。これは内外2枚の単位膜でできている。だいたいのことは、この内外の膜はいずれも単位膜ではあるが、物質構成のうえではっきり異なり、両膜はつながることがない。複膜構造系はATPの生成、炭素および窒素の同化の主要な場である。

(4) 細胞礎質系。単膜構造系と複膜構造系のあいだを埋めている物質系で、図でわかるように単位膜のウラ側に接している。ここにも電子顕微鏡で粒状、せんい状の構造がみられるが、それらは

単位膜をもっていない。

これが私のとらえた被核細胞の基本的な構造である。核は機能的には細胞の中心的な重要な存在であるが、これは単膜系にぞくする特殊な膜胞体が細胞礎質の一部をつつみこんだもので、これは複合構造体であって、基本構造系ではない。

実在の細胞は生物の種類により、また組織のちがいで千差万別であり、さらに生理的条件によって形態変化をとげる。また、とくに原生動物などでは細胞内に高度の分化があるが、そういったものまでふくめて、すべての生物の被核細胞は例外なしにこの細胞像に還元される。逆に、この基本細胞型のバリエーションとして、すくなくとも現在まで知られた細胞はすべて説明される。ここにこの細胞像の科学的な意義があると考えられる。

なお裸核細胞は、ゴルジ体のような複合単膜系構造体と複膜構造系をもたない。

(1978年9月18日受理)

(論文紹介)

Lutz, R. A. and Jablonski, D. (1978):

Cretaceous bivalve larvae. *Science*, 199, 439-440.

二枚貝の幼生殻体化石の発見についてつぎのように報告している。

筆者らはアメリカ合衆国、メリーランド州、Brightseat に露出する、白亜紀後期(Maestrichtian)のMonmouth層から保存良好な多数の化石を伴い、200 μ ほどの大きさの二枚貝の幼生化石を発見した。幼生殻体の発見(報告)の例はめずらしく(あまり注目されていないせいか)、LaBarbera(1974)が“中新世”の5種の二枚貝幼生について、変態後の稚貝にみられる幼生時の殻体を観察している。しかし、今回の場合は、細

い網目の篩を使用して、数百 μ の幼生殻を集めることができた。これらを走査型電子顕微鏡で観察している。この幼生殻は保存もよく、形態的特徴から、PholadidaeとMytilidaeに同定されている。重要な形質は殻高/殻長比、蝶番構造、殻表彫刻などである。

幼生殻体化石は種の同定という問題を多く残しているが、二枚貝の系統発生、この論文では白亜紀後期における二枚貝類の適応放散、に関する問題や古生物地理に関する問題の解明にとって重要な資料になることを強調している。(小林巖雄)

(論文紹介)

Hansen, T. A. (1978): Larval dispersal and species longevity in lower Tertiary gastropods. *Science*, 199, 885-887.

軟体動物の進化速度においては、幼生期の拡散が重要な因子であり、それによって、種の寿命には幼生の生態が影響する。すなわち、幼生が広域に拡散する浮遊性の種類と、狭域に拡散する非浮遊性のものでは、種の寿命がまったく異なっており、前者では長く、後者では短い。したがって、浮遊性・広域性が種の寿命を長くし、非浮遊性・

狭域性が種の寿命を短くするものである。

しかし、これは巻貝の暁新世～始新世のヒタチオビガイ科についてのもので、巻貝の他の科や、他の動物では不明で、もっと多くの因子が進化速度に影響を与えるのであろう。しかし、本質的には、種の寿命は、幼生の拡散と環境耐性の組み合わせによって、制御されている。(吉田俊秀)