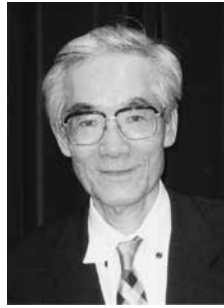


京都鴨沂会 教養講座

「第二の緑の革命」 作物の光合成能の向上をめざして

泉井 桂 京都大学名誉教授



京都大学理学部化学科卒業（一九六四）、同大学院生物化学専攻（理学博士）。同学科にて助手・助教を経て、同大学農学部農林生物学科応用植物学教授、続いて同大学院生命科学科研

究科分子代謝制御学教授。定年後、近畿大学生物理工学部教授および客員教授（二〇一六年まで）。主な研究テーマ：炭酸固定酵素（PEPC）の触媒および活性調節の分子機構、本酵素の遺伝子のクローニングおよび立体構造の解明、C3植物にC4光合成能を付与する試み、遺伝子操作による植物へのホルムアルデヒドの資化能の付与など。

代表論文・書籍：二酸化炭素・化学・生化学・環境、東京化学同人編・著（一九九四）、Annu. Rev. Plant Biol.（二〇〇四）、Nature（二〇一〇）。

はじめに

世界人口の急激な増加によって、今世紀半ばには深刻な食糧不足になると予想されている。消費する食料の60%以上を輸入に頼る我が国にとってもこれは他人事ではない。現在、世界各地の多くの研究者が「飛躍的に」穀類の生産性を高める方法を求めて、種々の試行錯誤を重ねている。

振り返れば、1940年半ばから1970年にかけて、穀類の生産性が飛躍的に高められたことがあった。米国の農学者ポーローグ博士らは（図1）、背丈の低いコムギの突然変異株のもつ遺伝子を、古典的な掛け合わせの手法でコムギとイネに導入し、窒素肥料を多量に与えても、背丈は高くなり、その代わりに収量が飛躍的に増加した品種を作ることに成功した。とくに東南アジアやメキシコなどでは、1980

年頃の穀類の生産量は以前より2.5倍増加し、10億人の人々を飢えから救った。この農業技術の開発は「緑の革命」と賞讃され、ポーローグ博士には、



図1

“緑の革命”の父 ポーローグ博士。
“You can't build a peaceful world on empty stomachs and human misery.”

1970年にノーベル平和賞が授与された。近年これらの新品種の収量はほぼ上限に達したため、さらに新規な原理による多収穫品種の開発が必要である。これまでの品種は多量の化学肥料を必要とするため、過剰の肥料による河川の富栄養化などによる汚染も問題となりつつあり、より持続可能な農業に役立つ新しい品種が求められている。

現在世界人口は、2000年の61億人から2050年には93億人になると予想され、例えばアジアでは食料の必要量は約2.5倍増加するとされている。まさに飛躍的な食糧増産技術の開発が早急に達成されなければならず、いわゆる「第二の緑の革命」が切に要請されているのである。

「第二の緑の革命」の目標は光合成能の増強

昔から農業は、収量を高めるために、病虫害に強く、冠水・早魘や低温・高温などの天災にも負けない品種の作成を行ってきた。しかし、これだけでは飛躍的な増産の目標は達成できそうにない。そこで浮上してきたのは、植物の個々の葉の光合成能を、高めようという育種目標である。近年急速に発展した光合成の基礎研究に基づいて、遺伝子操作技術を駆使することによって意図的に植物を改変して新しい機能を付与することが可能になったことが背景にある。

光合成の化学反応は主として葉の葉緑体の中で進行する。この反応は、太陽エネルギーを化学エネルギーに変換する反応（明反応）とこの化学エネルギーを用いて空気中

のCO₂からグルコースやデンプンを合成する反応（暗反応）から成り立っている。1967年には、暗反応の様式の異なる植物が発見され、従来の植物をC3植物、新しい様式をもつ植物をC4植物とよぶことになった。イネやコムギをはじめ大部分の植物は前者、トウモロコシやサトウキビを含むごく一部の植物は後者に属する

C4植物は温帯から亜熱帯の比較的乾燥した土地に生育し、C3植物は低温帯から熱帯にわたって比較的湿潤な土地によく生育する。両者の光合成特性を比較すると、耕地面積あたりの最大生産性はC4植物が2倍高く、さらに一定の収量を得るために必要とされる水の量がC4植物はC3植物の1/2以下と栽培により好適である。このようなことから、有用なC3植物にC4植物の光合成能を付与（C3植物のC4化）することができれば、食料の生産力を飛躍的に高め、「第二の緑の革命」が達成できると期待されるのである。

C3植物とC4植物の違い

C3植物では光合成は葉肉細胞が行うが、C4植物では分化した2種類の細胞、葉肉細胞と維管束鞘細胞が分担して行う。図2はイネ（C3植物）とトウモロコシ（C4植物）の葉の横断面の写真とこれらの細胞のCO₂の固定反応と同化経路を模式的に示している。イネでは、葉肉細胞だけに葉緑体（黒くみえる）があり、維管束鞘細胞には葉

緑体は存在しない（白く見える）。トウモロコシでは、葉肉細胞に少し、維管束鞘細胞に多量に葉緑体が存在し、冠（クラント）状にならんでいるようにみえる。C₄植物では、葉肉細胞はCO₂を捕まえて濃縮し維管束鞘細胞に供給する役割をもっている。イネなどではCO₂の最初の同化産物は炭素数が3つの化合物、トウモロコシなどは炭素数4つの化合物であることから、それぞれC₃植物（C₃光合成）とC₄植物（C₄光合成）という。

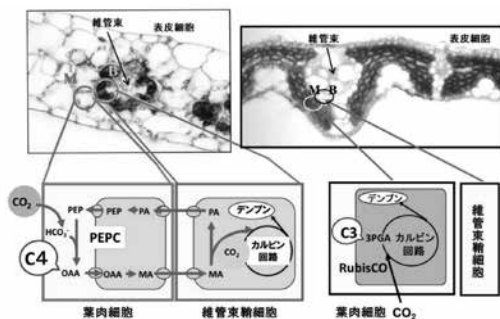


図2

C₄光合成とC₃光合成の葉の横断面と二酸化炭素(CO₂)の同化経路の比較。(左半分) C₄植物(トウモロコシ) G. Edwards撮影、(右半分) C₃植物(イネ) 島根大 小林和広教授撮影。

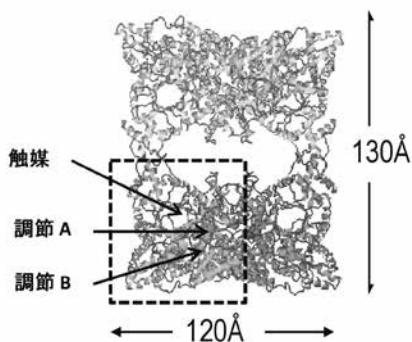


図3

C₄光合成の炭酸固定酵素(PEPC)の立体構造。点線で囲ったサブユニットが4つ会合している。矢印は、触媒機能および活性調節機能に関与する部位を示す。

C₄光合成の立役者—PEPC
 ホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼ(PEPC)は、炭素数3つの高エネルギー化合物(PEP)にCO₂を結合させてC₄化合物を合成する反応を触媒し、C₄光合成において中心的な役割をはたしている。私たちは1984年にPEPC遺伝子のDNAのクローニングと塩基配列の解読に世界で初めて成功した。さらに大阪大学との共同研究によってPEPCの酵素タンパク質の3次元構造をX線結晶解析によってはじめて解明した。トウモロコシのC₄光合成に関与するPEPCは970個のアミノ酸残基が直線状につながった比較的大きなペプチドからなり、それが折りたたまれて一定の立体構造をとっている(図3)。細胞

の中ではこの構造体（サブユニット）が4つ集合して存在する。サブユニットの表面には、酵素の触媒機能を担う部位、活性調節機能を担う部位などがあるはずであり、それらを化学的な方法や遺伝子操作による突然変異の導入法などによってあきらかにした。このような知見を積み重ねることによって、必要とする機能を付与した酵素を作成し、役立てることができるのである。

◇C3植物のC4化…PEPCの導入

C4光合成を触媒する酵素PEPCの遺伝子をクローニングできると、誰もがまず期待するのは、この遺伝子をC3植物に導入すればそれだけで直ちに光合成能が高まるのではないかということである。世界各地で行われた実験の結果はどれも否定的であった。PEPC遺伝子を単独で導入するのではだめで、いくつかの他の酵素も一緒に入れてC4回路のような代謝系を導入しようということに傾いてきた。

CO₂を持続的に捕集して濃縮・供給する反応経路を導入する最も簡単なモデルシステムとして、二つの実験計画（AとB）をたて、それぞれタバコとトマトを用いて実験を行った。計画Aでは改良PEPCともう一つの酵素を葉緑体内で働くようにしたもの、計画Bではさらに2種類の運搬体を葉緑体の膜に導入したものを作成した。しかし、残念ながら、これらの新しい植物による光合成能の大幅な増

強は達成できなかった。

予期せぬ収穫として、計画Aによる形質転換植物は野生型に比べて、乾燥、塩害、高温などのストレスに対して抵抗性が高くなっていることがみつかつた。このような植物は、昨今のように気候の変動が多様でかつ激しくなつてきた時代には役立つ可能性がありそうである。

C4化プロジェクトの今後の展望

究極の目標は、C3植物のイネをC4化して“C4 Rice”を作成して、食料の増産に資することであり、フィリピンにある国際イネ研究所が中心となつてこのプロジェクトに取り組んでいる。世界各地の研究者が各自の得意とする領域で困難な問題の技術的な解決を行い、それらを統合して初めてC4システムの構築が達成できるであろう。代謝経路の導入に加えて、2種類の細胞の発生・分化の機構、両細胞間の物質の輸送を担う管の形成、維管束鞘細胞によるクランツ構造の形成と葉脈間の距離の短縮などなど基礎的な研究もまだ及んでいない分野も多く、大変チャレンジングである。幸い、遺伝子の改変や導入の技術の進歩は著しく、遺伝子の発現の制御の分子機構を解明する手段も飛躍的に進歩してきたので、それらを駆使すれば、C4化の目標が意外に短期間に達成されるのではないかと思われる。

「埴輪と古墳時代の人々

—古代国家成立前夜の社会像—

古谷 毅 京都国立博物館研究員



國學院大學大学院博士課程後期単位取得。高校勤務を経て1991年から東京国立博物館・京都国立博物館 研究員。専門は日本考古学史、古墳時代金属器・埴輪・文字資料などの

3D・CT等手法も用いた調査・研究。『学習漫画 日本の遺跡なんてでも事典』白石太一郎編、集英社、『考古学ジャーナル』第581号（特集・古墳時代金属製甲冑研究の新段階）、ニューサイエンズ社 『別冊太陽 古墳時代美術図鑑』（日本のこころ²⁴⁶、平凡社『黄泉国訪問神話と古墳時代出雲の葬制—考古学・地質学・歴史学のコラボレーション—』島根大学法文学部山陰研究センターなどの共書・編著および多数の研究論文が発表されている。

1、はじめに —古墳時代の社会—

古墳時代は、前方後円墳を中心とした古墳が東北から九州地方まで共通の基準で造られ、社会の仕組みが墓造りに表れた時代です。前期は、3世紀中頃に前方後円（方）墳が出現し、西日本を中心に地域統合の進展と共に政治的システムが成立しました。中期（5世紀）は、埴輪を伴う前

方後円墳が鹿児島県から岩手県まで拡大し、生活・文化様式の齊一化が進みました。後期（6世紀）は横穴式石室が普及し、地方毎に前方後円墳の盛衰や古墳文化の多様性の進展と共に中央・地方の差が拡大し、6世紀末頃には前方後円墳と埴輪の築造・生産が停止します。終末期（7世紀）は、主要地域の大形方墳・円墳や八角形墳と併行して群集墳の築造が続く一方、畿内各地を中心に寺院建立が進展し、冠位制定などの中央集権化と大王周辺へ技術・権力が集中してゆきました。696年以降は政治的拠点（藤原京・平城京）の建設や律令の発布が行われ、日本古代律令国家が成立しました。

2、古墳時代の人々と暮らし

人々の生活の基本は、衣・食・住で構成されます。住居は草葺き屋根の竪穴住居と掘立柱建物で、居室には大型建物などもありました。衣服は5世紀初頃の大形騎馬文化の渡来に伴い、人物埴輪に見られる上着とズボン（袴）・スカート（裳）のツーピースが伝来しました（第1図）。また、食事も5世紀に竈^{カマド}と甑^{コシキ}の伝来で調理が急速に変化し、従来の鍋（甕）でオカユ（御粥）状の料理から蒸し料理によるオコワ（御強）を中心とした調理が普及しました。平安時代に成立した日本の食事の起源ともいえ、6世紀頃から発達した手持食器や7世紀の箸の伝来と共に、現在に至る食事スタイルが確立した時代です。

3、埴輪群の構成

埴輪は最初に弥生土器が発達した円筒埴輪などが成立し、やがて建物や儀式に使う道具形の形象埴輪が出現します。5世紀末頃には、新たに多様な人物・動物埴輪が登場し、葬送の儀式に関わるさまざまな場面を具体的に表現するようになったと考えられます（第2図）。

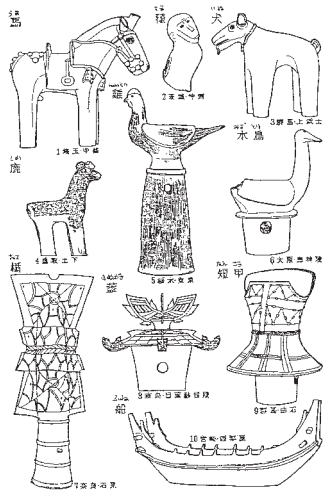
埴輪は、大別して土器系統と形象（非土器）系統の埴輪があります。まず、古墳出現と共に成立した土器系統の壺形埴輪・円筒埴輪と、壺・円筒を組み合わせた朝顔形埴輪



第1図
古墳時代の人々 復原図（白石編1999）

です。次に、4〜5世紀に出現した形象埴輪は、他より早く建物や付属施設などを象った家形埴輪（A）、続いて多様な器財（形）埴輪（B）が出現しました。器財埴輪は、威儀具の蓋・翳形などをはじめ、甲冑・靱・盾・大刀や椅子・帽子などの武器・武具などの器物を写しています。A・Bは古墳の墳頂部などに樹てられ、中期になると前方後円墳のくびれ部に設けられた造出部などに樹てられました。

人物埴輪（C）は5世紀後半に現れ、盛装男女をはじめ、武人・文人や狩人・鷹匠・楽人・力士形などのさまざまな職掌を表しています。後期には、大半の動物埴輪（D）も成立し、犬・猪・鵜形や鹿・水鳥、その他の猿・ムササビや魚形などがあります。C・Dは古墳周濠の外堤や帆立貝式前方後円墳の前方部・墳丘裾など、古墳の外側からよく



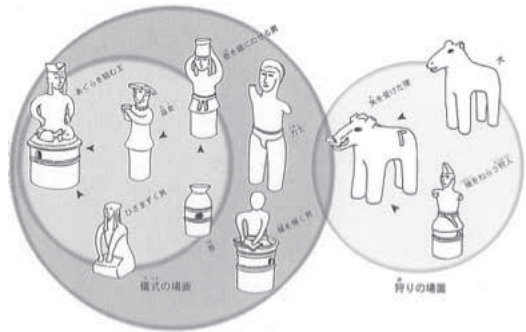
第2図
さまざまな形象埴輪（小林1951）

見える場所に樹てられたことが特徴です。

4、人物埴輪の役割

人物埴輪の第一は椅子等に坐り冠などを被る盛装の人物像で、弾琴男子や正坐女子などと同様に様々な所作を表現している場合が多く、早くから注目されてきました。これらは両手を衝く跪坐男子などと共に、形象埴輪群の中心部分に位置する可能性が高い人物像です。次に、全身像を中心に、盛装男女・武人・力士などがあります。これに對し、手（矢）負いの猪と犬の組合せも多数認められ、明確に狩獵場面の表現とみられます。他にも首に紐表現のある鶴形では嘴に小魚像を銜えた例もあり、鶴飼などの表現と考えられます。また、馬・牛形や水鳥形などの動物や、威儀具・武器武具形の器財類の列もあります。このほか、墳丘裾などを巡る円筒埴輪・朝顔形埴輪などの埴輪円筒列と、これに伴う盾持人形埴輪があります。

埴輪群の配列状況からは、それぞれは人物・動物や器財埴輪の組み合わせで、一定の場面を表現している可能性が高いとみられます。坐位男子や立位女子を中心としたグループは饗応・儀礼の場面を彷彿とさせ、犬・猪と狩人のグループや鷹・鷹匠と鶴の存在は狩獵の場面を表現した可能性が高いものです（第3図）。このほか、全身像で表現される力士や乳幼児と女子を表した母子像なども、このような儀式の場面との関係で考える必要があると思われる。



第3図

人物埴輪群の組合せ

(群馬県保渡田Ⅶ遺跡・6世紀：若狭2000)

要な場面をあたかもオムニバス式に表現している可能性が高いと考えられます。

人物埴輪にはまだまだ判らないことが多いのですが、ここには古墳時代の人々の活動が反映していることは想像に難くなく、儀礼などを通して一定の秩序さえも反映していると考えられます。人物埴輪は他のさまざまな種類の埴輪と一体となって日本古代国家成立期の人々の姿を立体的に表現し、当時の社会像を具体的に映し出している可能性が高い大変貴重な歴史資料といえることができます。

このように人物埴輪は、動物埴輪と一体となつてグループを形成している例が多いことが判ります。出現時期の異なる器財埴輪群との組合せもこれらの場面と共通する性格が想定されることから、埴輪群全体で当時の社会における重