東京大学農学部公開セミナー
第 40 回

農学に根ざす野外研究

ー附属施設の活動からー

講演要旨集

～～～～～～～～～～　プログラム　～～～～～～～～～～

【　開会の挨拶　】

１３：３５～１４：２５

新規に開発した二つの家畜伝染病の統御法

附属牧場　教　授　眞鍋　昇

【　休憩（10 分）　】

１４：３５～１５：２５

水資源枯渇に対応する稲作技術の開発

附属生態調和農学機構　助　教　加藤洋一郎

【　休憩（10 分）　】

１５：３５～１６：２５

森の生き物の大発生-森林生態系の自己調節機能-

附属演習林　教　授　鎌田　直人

【　閉会の挨拶　】

日　　時　2011 年 6 月 18 日（土）13：30～16：30
場　　所　東京大学弥生講堂・一条ホール
主　　催　東京大学大学院農学生命科学研究科・農学部
共　　催　（財）農学会

目　　次

新規に開発した二つの家畜伝染病の統御法 …… 1

附属牧場　　教　授　　眞　鍋　　昇

我が国の食の安全を取り巻く環境は年々厳しくなってきており、畜産分野ではこの 10 年間だけでも動物から動物に伝染する口蹄疫や高病原性鳥インフルエンザ、動物から人間に伝染する牛海綿状脳症などが大きな社会問題を引き起こしてきた。附属牧場では、最先端の科学技術を活用してこのような家畜伝染症を統御する新規な手法の研究開発を続けて社会に貢献している。今回、遺伝子ノックアウトという新技術を駆使して病原因子プリオンを取り除いて牛海綿状脳症に罹患しない牛を作出した例と発酵温度が 117℃に達する好気性超高温発酵菌叢を用いて家畜糞尿処理することで腸管媒介感染症を元から絶てる技術を開発した例を紹介する。

水資源枯渇に対応する稲作技術の開発 …… 10

附属生態調和農学機構　　助　教　　加藤　洋一郎

熱帯アジアを始め、農業用水の不足が懸念される地域が急速に拡がっている。このため、生産量を維持したまま水消費量を出来るだけ減らすような稲作の開発が世界中で進められている。講演では附属生態調和農学機構における取り組みを含め、持続的な水資源利用を可能にする稲作技術に関する研究を紹介する。

森の生き物の大発生-森林生態系の自己調節機能- …… 17

附属演習林　　教　授　　鎌　田　直　人

東大演習林はさまざまな長期データを蓄積し研究に利用している。森林は静的に見えるが、実はダイナミックに変動しながら長期的な安定性が保たれている。昆虫が大発生しても、森林生態系の自己調整能力が働き、自然に終息していく。ブナ林で周期的に大発生する蛾を対象に森林生態系における生物間相互作用のメカニズムとダイナミックスを紹介する。また、進行しつつある気候変動と昆虫の大発生に対する影響についても紹介する。

司会進行 …… 24

応用生命工学専攻　　准教授　　日　高　真　誠

新規に開発した二つの家畜伝染病の統御法

附属牧場　　教　授　　眞鍋　昇

１．はじめに

私たち日本人の食の安全を取り巻く環境は、年々厳しくなってきている。畜産分野では、この 10 年間だけでも動物から動物に伝染する口蹄疫や高病原性鳥インフルエンザ、動物から人間に伝染する牛海綿状脳症（bovine spongiform encephalopathy: BSE）などの伝染病が大きな社会問題を引き起こしてきた。

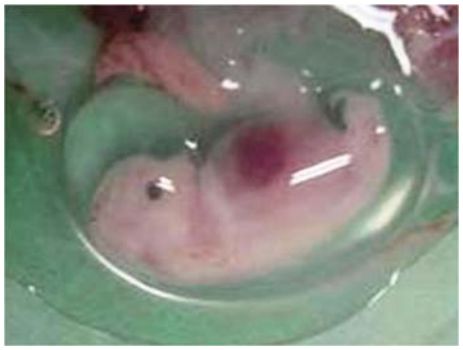
附属牧場は、日本の畜産振興地域の一つである茨城県中央部の笠間市に位置している（右図）。ここに常駐して教育・研究を担っている私たち教職員は、最新の科学技術を活用して伝染病を統御する新しい手法を研究開発することで広く社会に貢献している。今回は、二つの実例を紹介する。一つは、哺乳類の遺伝子をノックアウト（KO）する最新の技術を駆使して、BSE の病原因子であるプリオンを遺伝子レベルで取り除き、BSE に罹患しない牛を作出した例とこのような新技術がもつ将来性を話す。もう一つは、発酵温度が 117℃に達する好気性超高温発酵菌叢を用いた家畜の糞尿処理技術を紹介する。日本全国で毎年 8,000 万トン以上もの家畜糞尿が排出され続けており、これを高温処理することで糞尿を介して感染が拡大する腸管媒介伝染病を元から絶つことができる。

２．プリオン遺伝子 KO 牛の作出

BSE は、異常プリオン蛋白が脳に蓄積してスポンジ状に変性させて機能異常を引き起こし、死亡に至らす疾患である（右図は BSE を発症して脳神経機能に異常をきたして正常に起立できない牛）。もしも人間が経口的に BSE 発症牛の異常プリオンを摂取した場合、その人間にも疾病が伝播して変異型クロイツフェルト・ヤコブ病（variant type Creutzfeldt-Jakob disease: vCJD）を発症する。このように蛋白が病原体

として働くことは、1982 年アメリカの神経学者プルシナーによって提唱された（1987 年にノーベル賞受賞）。1986 年に英国の乳牛で最初の発症が確認された BSE は、スクレイピーを発症した羊の脳を含む肉骨粉を、牛に餌として給与したことで感染した（英国型 BSE）。羊スクレイピーも BSE と同様の症状をしめすプリオン病で、古くから知られていた疾病である。英国型 BSE は、ヨーロッパを中心に多くの国に伝播し、地球を半周して 2001 年日本の乳牛にも発症が確認されるに至り、大きな社会問題を引き起こした。その後日本では食用に供される全ての牛の脳などに異常プリオンが蓄積しているか否か検査して安全を担保された牛肉のみが流通するとともに、プリオン蛋白が蓄積しやすい特定危険部位は食肉処理場で摘出後直ちに廃棄されて食用に流通することはない。英国型 BSE は、羊の肉骨粉を餌として用いることを停止したことで終息を迎えているが、最近になって羊スクレイピーと同様に自然発症する孤発性 BSE が見つかり、これの統御が重要な命題となっている。対策として「牛を利用しない」というのも一つの選択肢である。しかし人口が 60 億人を超えて食料不足が急速に進行している地球の状況を鑑みると、人間が利用できないセルロースなどの植物資源を栄養源として乳などの優れた動物性蛋白を供給できる牛を今後も有効に利用できる技術を編み出すことが、私たち畜産領域の研究者の責務であると考え、決して BSE に罹患しない牛（プリオンのない牛）の作出に取り組んだ。幸いなことにこの 30 年ほどで、哺乳類でも遺伝子組替や KO が可能になり、1996 年には体細胞核クローン技術も開発された。これら最先端の技術の組み合わせと新技法の開発によってプリオン遺伝子ホモ KO 牛を作出できた。

実験動物のマウス（二十日鼠）では、胚性幹（embryonic stem: ES）細胞という何にでも分化できかつ不死である細胞が確立している。ES 細胞を用いると遺伝子操作などが容易であるが、牛などの家畜では未だに確立できていない。そこで比較的容易に取り扱える胎仔の線維芽細胞を用いた（右図）。最初に牛の細胞に遺伝子を運ぶベクターを作製し、これを用いてプリオン蛋白をコードしている遺伝子（プリオン遺伝子）を不活化遺伝子と入れ替えた。この操作によってプリオン遺伝子の発現が停止するので、この操作を遺伝子 KO とよぶ。哺乳類は一つの核の中に父と母からもらった２つの遺伝子をもっている。私たちが作製したベクターを用いた KO 操作では、片側の遺伝子だけが KO される（この細胞をヘテロ KO 細胞とよぶ）。ヘテロ KO 細胞から核だけを引き抜き、普通の体細胞の核に相当する卵核胞を抜き取った卵母細胞に注入した。この操作を体細胞核クローニングとよぶ。体細胞の核を注入された卵母細胞の大半は発生を開始す



ることなく死滅するが、ごくわずかは発生を開始し、胚盤胞と呼ばれる子宮に着床することができるステージまで進行する。なお、ここまでの操作はすべて体外で行う（右図）。この胚盤胞を、あらかじめ発情周期を同期させた雌牛（仮親）の子宮に移植した（胚移植）。胎齢の若いうちに胎仔を取り出して、上述と同様に線維芽細胞を調製し、これに再びKO操作を施して両側の遺伝子をKOした（ホモKO細胞）。このホモKO細胞を用いて体細胞核クローニングを繰り返し、胚盤胞まで発生が進んだ胚を仮親の子宮に移植し、出産にまで至らすことができた。

2007年11月18日に6頭のプリオン遺伝子ホモKO牛（雌の黒毛和種牛）が誕生した（右図は誕生1週間後の仔牛）。この KO 牛の様々な臓器ではプリオンの遺伝子(mRNA)と蛋白が発現していなかった。加齢に伴ってプリオン遺伝子の欠損が牛にどのような影響を与えるかを分子生物学的、臨床獣医学的、病理学的に評価した。対照とした体細胞核移植クローン牛と比較して、特段の異常がないことを確認したが、いくつかの蛋白の発現に変化があることが見出された。現在このような遺伝子を操作した家畜が性成熟に達した時点で、この遺伝形質が配偶子に安定して継代されるか否かを確認（健常に妊娠・出産できるのか、次世代に異常がないのか）しようとしている。

牛は、食品（精肉、内臓肉、油脂など）として利用されるのみならず医薬品（インスリン、ステロイド、ヘパリンなど）や化粧品、医薬部外品（ゼラチン、カゼイン、コラーゲン、プロテオグリカンなど)、医療用具（縫合糸、人工血管など）の原料としても幅広く利用されており、プリオンKO牛は孤発性BSEの危険性を完全に拭って安全性を保障することができる。

遺伝子操作が家畜で可能となったので、口蹄疫、高病原性鳥インフルエンザなどのウイルスが細胞に潜り込む際に利用する受容体や受容体結合鎖糖合成酵素などをコードしている遺伝子をKO操作して、ウイルスに感染しない家畜を作り出すことも可能となった。今回紹介した新技術は、新規な伝染病統御法の開発のための一里塚となる重要なものである。

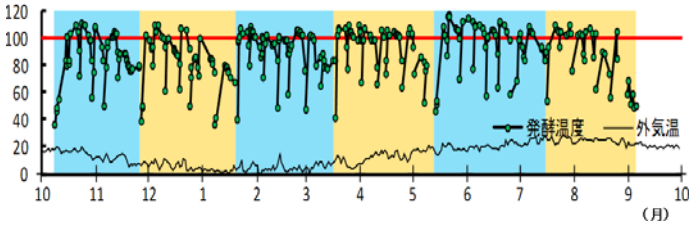
３.糞尿媒介伝染病の統御のための先進的衛生管理法の開発

家畜の腸管伝染病による経済的損失が大きいだけでなく、農場環境の汚染、食中病原微生物による食品汚染を介した人間の健康危害という３つの問題

を抱えており、畜産にとって伝染病の克服は本質的課題である。腸管伝染病においては、糞口感染を阻止することが伝染病の暴露・増幅の循環を絶つ唯一かつ有効な方法である。糞尿を抗生物質などの化学物質で滅菌する方法も開発されているが、ウイルスの統御が困難であること、薬剤耐性菌の発生を招いて後々より大きな問題を抱え込むことになること、高価であることなどの問題を抱えている。附属牧場では、病原体の不活化に好気性超高温発酵菌（aerobic hyperthermic ferment: AHF）の能力を最大限に引き出して建設費と維持費が安価で農場でも供することが可能な実用性の高いシステムを開発した。この発酵菌叢は、有酸素状態で 100℃以上（これまでの最高温度は 117℃に達した）の高温発酵を数週間にわたって維持できるため、発酵原料の家畜糞尿に含まれる病原体を死滅させる。加えて糞尿を約 10 分の 1（重量）に減量することができる。

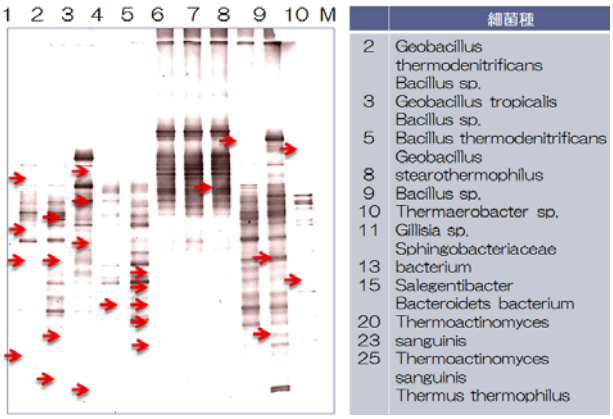
実証レベルの実験を行うために、屋根のついた底面・両側面・奥面がコンクリート製の幅 4.3m・高 2.5m・奥行 7.3mの箱型の発酵槽を横並びに４槽建設した（右図）。各槽の底面には２本の溝を掘り、そこに送風用の塩化ビニル製パイプが装着した。このパイプの上面には多数の小穴を開け、発酵槽の裏面に設置した電動送風機から送られる空気を吹き出して、発酵槽に酸素を常時供給できるようにした。附属牧場で飼養している牛、山羊、馬の糞尿、敷料屑、飼料残渣を約２０トン溜まるまで保管槽に貯めておいて発酵原料とした。好気性超高温発酵菌叢菌体や芽胞からなる発酵終了産物と発酵原料を容量比１：１で混合して発酵を開始した。送風を続けながら７日間静置した後、混合操作を行いながら全量を隣の空いた発酵槽に移した（この操作を「切り替し」とよぶ）。これを４～５回繰り返すと発酵原料中の有機物が分解され尽くして温度があがらなくなり、発酵は終了した。このような発酵によって日中の外気温が 0℃近くなる冬季でも 110℃以上の発酵温度を維持できた。発酵原料としては、豚の糞尿のみ（豚糞）や牧草を発酵させた飼料（サイレージ）の腐敗物など農場残渣を使用した場合でも 100℃以上の

高温発酵を行うことができた（右図）。なお、発酵プロセスを全自動化する制御システムの開発を進めている。



この実証発酵槽とは別個に、好気性超高温発酵菌による病原体不活化の有無を確認するために動物衛生研究所のＰ２実験室内にダウンサイズした超小型発酵槽（家庭用の生ごみ処理機を改造）を作製した。発酵槽にスパイキング試験として家畜病原菌（大腸菌、リステリア、ヨーネ菌）やその代替菌、環境中の常在菌、ウイルス（牛ウイルス性下痢ウイルス、Ｅ型肝炎ウイルス）などを混入させて超高熱発酵過程での病原体の不活化を細菌病原体培養法、PCR 法などを組み合わせて調べ、有効性を実証した。

このような超高温発酵の本体を明らかにするために、好気性超高温発酵槽の微生物群集の構造解析を変性剤濃度勾配ゲル電気泳動（denaturing gradient gel electrophoresis: DGGE）法にて行った。好気性超高温発酵菌叢は、最高温度が 60℃前後にしか達しない通常の家畜堆肥発酵の菌叢と異なり、いわゆる乳酸菌が少なく、枯草菌やゲオバチラス菌などの好気状態で活発に増殖しながら高温を発する細菌や放線菌が多い特殊な菌叢構造であることが分かった（右図は解析例）。また上述の豚糞や農場残渣を発酵原料とした場合でも最終発酵産物の微生物群集の構造は、附属牧場で飼養している牛、山羊、馬の糞尿、敷料屑、飼料残渣を原料とした場合と同様であることなどが分かった。このことは、新たに開発した好気性超高温発酵が、全国の様々な農場でも実用に供することができること、すなわち汎用性が高いことを示唆している。



このような特殊な菌叢の最終発酵産物は従来からある堆肥とは別物であるので、安全性の確認が必要である。農薬や医薬の安全性を評価する方法に準じて調べた。マウスなどの実験動物に様々な用量の発酵産物や発酵産物を懸濁した飲料水を経口的に単回あるいは６ヶ月間毎日反復投与し、死亡や病理変性の有無などを調べた。2,000mg/kg 単回投与あるいは 100mg/kg６ヵ月間反復投与しても死亡例がなく、病理変性はなく、動物の成長に悪影響を及ぼさないことなどが分かった。また６か月間投与した動物は正常に妊娠でき、その胎仔や新生児には異常がなかったことから、生殖毒性や次世代毒性もない安全性の高いものであると考えられた。

十分の一に減量するとはいえ、大量の発酵産物が蓄積するので、これの利用法の開発も重要であるので、畜舎の敷料としての有用性、燃料としての可燃性、作物の肥料としての有効性を調べた。最終発酵産物と大鋸屑とを等量混合し、牛舎の床に厚さ１０～１５センチ敷き詰めると、敷料中の大腸菌などの常在性微生物が速やかに死滅することが分かった。乳牛では常在性微生物が病因となる乳房炎が大きな問題であるが、薬剤を使うことなく軽減することが期待できる。農業用ボイラーの燃料として水分含量が 20%前後の最終発酵産物は取り扱いやすく優れていることを確認したので、安価な農場の熱源として自給できることが期待される。附属牧場で自家栽培している牧草の肥料として優れていたので、牧場近郊の農家に依頼して稲、隠元豆、苺、南瓜、大蒜、茄子など 19 種類の作物への効果を調べた。稲においては化成肥料を用いなくても収穫が減少せず、高い食味評価を得られた。隠元豆の場合、化成肥料より初期生育が良くて約 3 割収穫量が増加した。葱の生育状況は化成肥料と同等であった。しかしトウモロコシの場合には化成肥料より初期生育が悪くて収穫量が劣った。なお興味深いことにナス科のトマト、馬鈴薯、ウリ科のメロン、胡瓜、アブラナ科の白菜、甘藍、大根、マメ科の大豆、隠元豆などの連作障害を起こしやすい作物の障害が軽減された。また以前桑畑として耕作されていた跡地は畑作に適さないことが多いが、発酵最終産物を施肥することで耕作可能となってきている。発酵最終産物に含まれる微生物叢やそれが生成する物質による効果ではないかと考えられるが、機構は不明である。このように新たに開発した家畜糞尿処理システムは、畜産だけでなく、農産領域にも波及する優れたものである。

４.おわりに

今後も様々な最先端技術を駆使して伝染病から逃れる手法を開発しなくてはならない。しかし先端技術にはまだ不明な点が残っている。例えば、遺伝子操作した動物が食品として適しているか否かを見極めることは今後の課題として残されている。

プリオン KO 牛に関わる研究開発は、内閣府食品安全委員会研究助成と文部科学省学術創成科学研究費助成を受けて、全農飼料畜産中央研究所と胚移植センターおよび酪農学園大学の各位と共同で進めた。家畜糞尿処理に関わる研究開発は、農林水産省レギュラートリーサイエンス研究助成を受けて、動物衛生研究所、畜産環境技術研究所、共和化工環境微生物学研究所と共同で行った。

プロフィール

眞鍋（まなべ）　昇（のぼる）

所　　属

附属牧場　実験資源動物科学研究室

略　　歴

1978 年 京都大学 農学部（農学士）
1983 年 京都大学 大学院農学研究科（農学博士）
1983 年 日本農薬株式会社 研究員
1988 年 パストゥール研究所 研究員
1992 年 京都大学 農学部 助教授
2004 年 東京大学 大学院農学生命科学研究科 教授

主な研究活動

・哺乳類の卵胞・卵母細胞の選択的死滅を制御している分子機構の解明とそれに基づく卵母細胞を救命する技術の研究開発
・遺伝子・生殖工学に供する卵母細胞の品質を判定する手法の研究開発
・牛海綿状脳症（ＢＳＥ）の病原体のプリオン遺伝子をノックアウトした牛の作出とその特性の解明
・乳幼仔期の牛にアミノ酸カクテルを給与することによるに成長促進・体質改善法の研究開発とそれを引き起こすエピジェネチック機構の解明
・好気性超高温発酵菌叢を活用した効率的な家畜の糞尿処理による糞尿媒介感染症を統御する手法の研究開発

主な著書

(1)　Noboru MANABE, Apoptosis: Its Roles and Mechanism, 1998, Japan Academic Societies Pub.
(2)　眞鍋昇，哺乳類の生殖生物学，1999，学窓社
(3)　眞鍋昇，卵子研究法，2001，養賢堂
(4)　眞鍋昇，動物生殖学，2003，朝倉書店
(5)　Noboru MANABE , The Ovary 2nd ed, 2003, Academic Press
(6)　Noboru MANABE, The Senescence Accelerated Mouse, 2004, Elsevier Science Pub.
(7)　眞鍋昇，ウシの解剖，2005，学窓社
(8)　眞鍋昇，図説動物形態学，2006，朝倉書店

(9)　眞鍋昇，基礎から学ぶ犬の繁殖ハンドブック，2006，インターズー
(10)　眞鍋昇，カラーアトラス獣医解剖学，2007，チクサン出版
(11)　眞鍋昇，新獣医学事典，2007，チクサン出版
(12)　Takashi MIYANO, Noboru MANABE, Gamete Biology, 2007, Nottingham University Press
(13)　眞鍋昇，獣医発生学，2008，学窓社
(14)　眞鍋昇，食の安全科学の展開，2010，CMC 出版
(15)　眞鍋昇，カラーアトラス獣医解剖学，2010，チクサン出版
(16)　眞鍋 昇，獣医組織学 第５版，2011，学窓社

Ｍｅｍｏ

水資源枯渇に対応する稲作技術の開発

附属生態調和農学機構　　助　教　　加藤　洋一郎

１．水資源の持続性と「エアロビック・ライス」の研究

稲作技術の発展の過程で人類は、灌漑水田システムという生産安定性に優れた農業生態系を築き上げた。しかし、世界各地の稲作地帯では水資源環境が急激に変化してきており、稲作技術も新たな適応が求められている。そのひとつに、農業用水不足への対応が挙げられる。全世界で使用される水資源のうち、およそ 70%は農業用水にあてられている。しかし、工業用水や生活用水として都市部における水資源の需要が増大していること、さらに一部の地域では水質汚染も進んでいることから、農業に利用可能な水資源が不足する危険性が懸念されている。さらに、地球温暖化の影響により世界各地で水不足がこれまで以上に深刻化する可能性があり、食糧安全保障と水資源保全の両立は今日の世界の農業生産における最重要課題である。専門家の試算によると、現在約 7500 万 ha ある灌漑水田のうち、20%の水田は 2025 年には水不足に悩まされる可能性があるという。

人々の主食がコメである地域が多いことを反映して、アジアでは水資源の45%が稲作に用いられている。稲作は他の作物栽培に比べても非常に多くの農業用水を必要とするため、水資源環境の持続性に配慮した新しい稲作技術の確立が不可欠である。このため現在、水資源を有効に使いながら高収量を達成する稲作技術の開発が、中国やインドを中心に進められている。このような背景から、農業用水の節約に関する研究は世界中の農学者にとってホットトピックとなっており、各種節水灌漑技術がどの程度水資源消費の節約に寄与するか、といった科学的な評価が行われている。

数多く提案されている節水灌漑技術の中で、現在最も注目されているのは、慣行の稲作からの応用が容易な“間断灌漑法（通称 AWD 法）”と、灌漑用水量の節減を最大限に追求した“エアロビック・ライス法”の２つである（写真）。前者は、田んぼに水を張りっぱなしにするのではなく、水が無くなって始めて再び水を田んぼに張る、一度水を張ると水が無くなるまで水を注ぎ足さないという、極めて現実的な節水方法であるが、節減できる水使用量は10-20%にとどまってしまう。一方、後者は文字どおり、田んぼに水を張ることすらやめて、イネ（ライス）を有酸素状態（エアロビック）で生育させる、という意味である。オカボの多収穫栽培と解することもでき、施肥や灌漑を適宜行うものの、一貫して畑状態の土壌でイネを栽培することで、これまでの灌漑稲作と比較して水資源の消費量を 50-70%減らすことを狙ったものである。日本でも、田んぼにおける灌漑設備が未発達であった 50 年ほど前までは、エアロビック・ライス法に類似する稲作技術の開発が盛んに行わ

れていた。

しかし、一般には資源投入量と作物生産量にはトレードオフの関係が存在し、灌漑用水量を意識して灌漑を控えていくとイネの生長や収量が犠牲になりやすい。とりわけイネは他の主要作物に比較して土壌乾燥に弱いため、エアロビック・ライス法のアイデアのようにフィールドに水を張らずに多収穫を実現することは決して容易ではない。そのため、1）水を張らないエアロビック・ライス法でも、これまでの灌漑稲作並みの高水準の生産量を達成することは可能なのかどうか、2）節水に伴う一時的な土壌乾燥に対して、生産量の安定性はどこまで維持できるのか、の2点は非常に興味深い問題である。第1に、エアロビック・ライス法になると、水資源の節約と引き換えに生産力の低下が避けられないのであれば、食糧生産を犠牲にするため有効な節水技術とは言えない。また、一時的な土壌乾燥によって生産量が大きく変動するのであれば、リスクの高い技術であり、現実的な対応ではない。すなわち、エアロビック・ライス法によって水資源保全と食糧生産の調和が実現するかどうかは、これら2つの点が技術的にクリアされるかどうかにかかっている、と言っても過言ではない。また研究の上では、エアロビック・ライス法で高い生産量を達成するために、またその生産力の安定性を高めるために、イネをどのように改良すべきか、を明らかにすることが重要なテーマとなる。

このような問題意識から、演者が所属する附属生態調和農学機構（東京都西東京市）では、エアロビック・ライス法が注目され始めた10年ほど前から畑条件におけるイネの生育特性や品種改良（遺伝的改良）に関するフィールド研究に取り組み、これまで多くの研究成果をあげてきた。さらに近年では、熱帯アジアをはじめとする途上国の稲作における水資源保全と生産力向上の両立のため、フィリピンにある国際稲研究所（1960-70年代の「緑の革命」の発端となった品種“IR8”の開発で有名）とエアロビック・ライス法に関する共同研究を進めている。

写真. 慣行の灌漑稲作（手前）とエアロビック・ライス法（奥）におけるイネの生育（附属生態調和農学機構）。

２．田んぼに水を張らずにコメはどれくらいまで取れる？

演者らはまず、エアロビック・ライス法におけるイネの潜在的な生産力を明らかにするため、附属生態調和農学機構においてフィールド試験研究を行った。その結果、標準的な水稲品種でも、エアロビック・ライス法の生産力は慣行の灌漑稲作と同等で、フィールドに投入された水資源量あたりの生産量は慣行栽培に比べて 2 倍以上となった。つまり、エアロビック・ライス法では生産量を維持したまま、節水効率を大幅に改善できることがわかった。さらに、収量水準が非常に高い“超多収性”と言われる品種を用いて栽培試験を行ったところ、今日の最高収量水準とされる、ヘクタール当たり 10 トン（籾ベース）を超える高水準の収量をエアロビック・ライス法で上げることができた（注：日本の平均籾収量［ヘクタール当たり約 6.6 トン］の 1.5 倍）。さらに、同様のフィールド試験を、土壌の母材や気象条件が異なる京都大学農学部附属農場（大阪府高槻市）において実施しても、やはり同じ試験結果が得られた。そこでイネの生長諸過程を１つずつ解析したところ、エアロビック・ライス法では、養分吸収量が高まることによって、葉の色も濃く、バイオマス生産量も高くなり、その結果多くの籾数を確保することができ、高収量が達成されることがわかった。

こうしたことから、先ほど述べた第１の論点は問題なくクリアされると言ってよい。私たちは田んぼにたっぷりと水をたたえた日本の田園風景を見て、「田んぼに水を張らなければイネはまともに育たない」と想像しがちであるが、実際は、水を張っていない畑状態の土壌でも潜在的な生産力自体は慣行の灌漑稲作に劣るものではない。演者にとっても一連の試験結果が示した事実は多少なりとも意外であった。これまで世界各地でエアロビック・ライス法のイネの生産力に関する研究が行われてきたが、このような高い収量をあげた報告例は依然として少ない。このことは、栽培管理を細かく工夫していくことで、エアロビック・ライス法によって節水を図りながら同時に生産力を更に高める余地が充分に存在することを意味する。

３．田んぼに水を張らないときにイネに求められる能力

ところで、エアロビック・ライス法を確立するにあたって、イネに求められる能力とはどのようなものだろうか？先ほどの研究では潜在的な生産力が充分に高いことを述べたが、同時に生産性は慣行の灌漑稲作より不安定であることもわかった。また、エアロビック・ライス法では子実生産量が投入された水資源量の影響を強く受けていたため、生産性を損なわずに農業用水利用の節約を進めるには、品種改良によって土壌乾燥下の生産力を向上させることが必要と考えられた。様々な側面から検討を続けた結果、大まかには、１）籾数の変動、２）籾の生長に必要な炭水化物量（≒１籾あたりのバイオマス生産量）の変動、３）生育初期の葉の展開、の３点が生産性の安定に深く関わる生長要因であると推察された。しかしこの不安定なイネの生長は、根本的には、節水管理によって生じる土壌水分の変動、あるいは水を張らないこと（＝エアロビック状態）そのものに起因すると考えられる。したがっ

て、次に演者らは、エアロビック・ライス法における土壌水分の変動や水を張らないということに対してイネがどのように反応するのかについて、植物体の水吸収に関係する根の生長に着目して研究を進めた。

まず、エアロビック・ライス法ではイネの根の生長量、とくに養水分吸収の主な担い手とされる細かい根の生長量が著しく抑制されることがわかった。節水レベルが高まるにつれ、土壌乾燥が強まってこの傾向が顕著になるが、意外なことに、ごく頻繁に水を与えて土壌が乾燥しないようにしても、水を張らない状態ではイネの根の生長量は低下してしまうことがわかった。そして、この根の生長量の低下はイネ植物体の水吸収能力に影響しており、その結果、晴天時の日中には植物体の水分状態が低下しやすい、いわゆる脱水症に陥りやすくなることもわかった。砂漠で育つサボテンの一種には、土壌が乾くと細かい根を出さなくなるものがいる。新しく細かい根を形成するコストに見合うベネフィットが得られない、という植物の適応戦略である。水を張らないことに対する過敏とも思えるイネの根の生長反応は、土壌乾燥に弱いゆえの防衛本能によるのかもしれないが、節水灌漑稲作を目指す際には大きな障壁となる。さらに、根の生長量が少ないだけでなく、根の分布もエアロビック・ライス法では問題となる。通常、灌漑を控えると土壌表面から徐々に乾燥していき、植物は土壌深層に残された水分を吸収するようになる。しかしイネは他の作物に比べても非常に根が浅いため、土壌深層の水分を有効に利用できない。半湿性植物のイネは、田んぼに水を張った状態に適した根を形成する一方（多くの作物は湛水に適応できない）、水を張らない状態には非常に弱い。エアロビック・ライス法において様々な品種を比較した結果、根の生長量や根の分布はイネの中でもはっきりとした違いがあることがわかり、根の生長をより多く、より深くすることで生産安定性が更に高まることが期待される。

４．より少ない水で、より多くのコメを―

これまでエアロビック・ライス法における潜在的な生産力や生産安定性に関する知見を述べてきたが、では一体、収量性が高く、かつ安定性も高いイネの作出は本当に可能なのだろうか？もしこれらが両立しないのであれば、収量は高いがそれが安定しないか、安定しているが収量は低いイネしかできないことになる。しかし、両者ともに多くの遺伝的要因によって複雑に支配されているため、従来の解析法では上記の問いに答えることができなかった。そこで、フィールドで多数のイネ系統を栽培し、量的形質遺伝子座解析という、ゲノム科学を利用した新しい研究手法によって解析を進めた。その結果、各々の性質に関する遺伝的要因は別のものであること、つまり両者は遺伝的に相反するものではないことがわかった。また、国際稲研究所および東京大学で行った共同試験でも同様の結論が得られた。さらにそこでは、DNA マーカー情報を利用することで収量性と生産安定性に関する遺伝子領域を同一のゲノムに集積できること、すなわちエアロビック・ライス法に適した根の深い高収量性のイネの育成は可能であると示唆された。

５．農学における野外研究の意義

今世紀の農業におけるキーワードは持続性であると言われる。水に関しても決して永久資源ではなく、水資源保全と食糧生産向上の両立はこれからますます重要な課題となる。この問題の解決のため、国内だけでなく国外での野外研究を意識して国際研究機関や途上国の研究機関と共同研究を展開していくことは、農学から展開できる国際協力の１つである。

言うまでもなく、農業生産は植物と地球環境、人間活動の３者の相互作用によって成り立っている。実際の農業現場では、環境変動（例：干ばつ）と植物のダイナミックな環境応答（例：乾燥への適応）だけでなく、これらに食糧生産を目的とした人間による管理（例：節水灌漑技術）が加わって生産量が決定される。この農業の本質をより深く理解し、今日の食糧問題に取り組もうとするとき、農学における野外研究の意義が強く感じられるのである。農学においてもラボワーク（屋内での基礎実験）が盛んに行われているが、研究の出口を考える上で野外研究は重要なプロセスである。野外研究に最先端のサイエンスを積極的に導入する動きやラボワークから野外研究への応用実験、あるいはその逆の動きが今後さらに活発になることは、農業生産への貢献を目指す農学にとって非常に有意義であると思われる。

プロフィール

加藤（かとう）　洋一郎（よういちろう）

所　　属

附属生態調和農学機構　生物・物質循環研究領域

略　　歴

2005 年 日本学術振興会 特別研究員（DC2）
2007 年 東京大学大学院農学生命科学研究科博士課程 修了［博士（農学）］
2007 年 東京大学大学院農学生命科学研究科 助教
2008 年 日本作物学会研究奨励賞 受賞
2009 年 日本農学進歩賞 受賞

主な研究活動

・不安定な水資源環境下の作物栽培の研究
・資源循環型の減化学肥料栽培確立のための研究

主な著書

(1) 加藤洋一郎 2007. 節水稲作技術としての畑条件下のイネ栽培. 農業および園芸 82: 705-711.

学術論文等は、農学生命科学研究科のホームページ
（ http://www.a.u-tokyo.ac.jp/index.html）「研究者の紹介」参照

Ｍｅｍｏ

森の生き物の大発生
－森林生態系の自己調節機能－

附属演習林　　教　授　　鎌 田　直 人

１．演習林と長期モニタリング

東大演習林は、120 年近い歴史を持ち、北海道から愛知県まで 7 か所の地方演習林がある。樹木は一般に人間に比べると寿命が長いため、森林の研究を行うためには、長期間にわたるデータが必要となる。東大演習林には多くの試験地が設定され、長期データが蓄積されていて、人工林の生長や天然林の動態の研究に使われている。これらの試験地のいくつかは、世界的な長期生態系研究のネットワークである LTER（Long Term Ecological Research）や、環境省が進めているモニタリング 1000 というプロジェクトの研究サイトとして登録されている。

東大演習林が行っている長期モニタリングは植物の生長だけではない。地球温暖化が叫ばれて久しいが、その根拠となる気象データのほとんどは都市部で観測されたものである。東大の 7 か所の地方演習林のすべてで気象観測が行われ、最も古い千葉演習林では 90 年近くにわたる長期データが蓄積されている。これらのデータは、都会のヒートアイランド現象の影響を受けない森林の気象データとして価値が高い。都市部と同じく、演習林でも 1990 年以降の温暖化傾向が確認されている。また、気象データ以外にも、水文・水質データ、鳥類・脊椎動物・昆虫など生物の長期モニタリング調査が行われている。また、これら生物群や植物のインベントリーデータや標本が蓄積されている。

これらの長期モニタリングデータは、現在起こりつつある環境変動に対する森林生態系の応答を研究するうえできわめて有用かつ重要である。

２．ブナアオシャチホコの大発生

森林ではしばしば昆虫の大発生がみられる。ブナは冷温帯落葉広葉樹林の極相を形成することから、ブナ林というと静的なイメージが強い。しかし、食葉性昆虫がしばしば大発生して葉を食いつくし、自然に終息する。ブナも含めたさまざまな生物が相互作用によって、ダイナミックに変動しながら、長期的に動的安定性が保たれている生態系である。

ブナアオシャチホコ *Syntypistis punctatella* は幼虫がブナ・イヌブナの葉を食べる蛾で、東北地方北部から北海道道南地方を中心に大発生を繰り返して

きた。大発生すると、ときには数千 ha にわたりブナの葉が食いつくされてしまうこともある。

本種の大発生の最初の記録は、1917 年に栃木県日光および神奈川県下に発生したものである。つづいて 1918～19 年には、北海道南部、および青森県の岩木山、八甲田山に発生している。その後 1929 年に北海道南部の渡島半島で記録的大発生があったほか、八甲田山、岩木山など北海道南部や東北地方でしばしば大発生を繰り返してきた。約 90 年間の大発生の記録を解析した結果、本種の大発生が 8～11 年の周期で、しかも、広い範囲で同調的に起こることが明らかにされている。

誘蛾燈で捕獲された成虫の個体数は、きれいな周期変動を示す（図１）。終齢幼虫の密度変動を調べると、典型的な漸進大発生型の成虫の密度変動とよく似た変動をしていた。すなわち、1980～81 年の大発生の後、個体群は低い密度に維持されていたものと推測され、その後、1986 年から 90 年まではすべての地域で同調的に密度が増加した。そして、1989 年と 90 年には八甲田山のいくつかのプロットで大発生がみられた。大発生の際に終齢幼虫密度がもっとも高くなったところでは、約 160 頭/㎡に達し、逆に、もっとも低かったときには 0.017 頭/㎡と推定された。したがって、ブナアオシャチホコの終齢幼虫の密度は、現在わかっている範囲でも、最大 10、000 倍の密度変動を繰り返す。

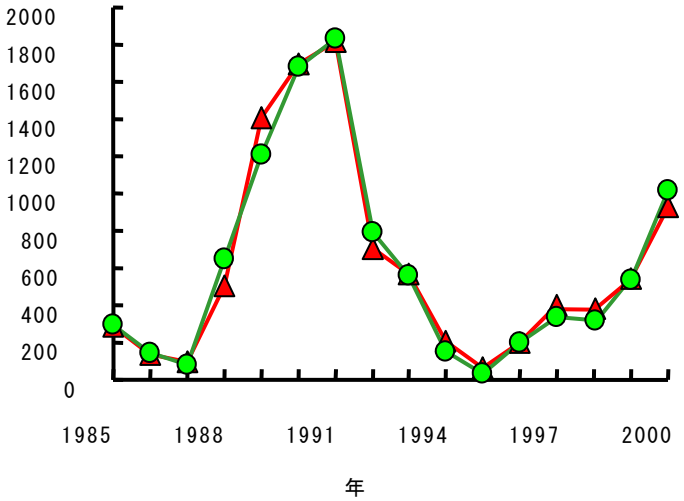


図１　秋田県八幡平におけるブナアオシャチホコ成虫の飛来数の年次変動.（●と▲は 2 基設置した各誘蛾灯の捕獲数）

３．密度変動要因の作用

多くの理論的研究によって、時間遅れの密度依存的な要因（時間遅れの負のフィードバック）によって周期的な変動が引き起こされることが明らかにされている。したがって、ブナアオシャチホコの密度変動要因を解明するためには、「時間遅れを持つ密度依存的な要因」が、大発生しない場合にもはたらくかどうかが重要である。

大発生すると、甲虫の捕食者クロカタビロオサムシ *Calosoma maximowiczi* が大発生して、樹上や地上でブナアオシャチホコの幼虫を捕食する。また、エナガやカラスの群れがブナアオシャチホコの幼虫を集中的に捕食してい

る例も報告されている。大発生の翌年の夏には、冬虫夏草の一種であるサナギタケ *Cordyceps militaris* の子実体が大量に地面から発生するために、ブナアオシャチホコの大発生を終息させる要因のひとつと推測されてきた。

また、大発生するとたくさんの幼虫の死体が地面に散乱する。これらは、葉は食いつくされ、餌不足のために餓死したものもあるが、病気や捕食寄生者に寄生されて死んだものがほとんどである。死亡の原因は、天敵微生物のサナギタケ、コナサナギタケ *Isaria farinosa*、ボーベリアバッシアナ菌 *Beauveria bassiana*、寄生バエのカイコノクロウジバエ *Pales pavida* とブランコヤドリバエ *Eutachina japonica*、ヒメコバチ科の寄生バチ *Europhus larvarum* である。食べられる側の植物も無防備なわけではない。大発生の翌年には、葉が薄く柔らかくなり、個々の葉のサイズが小さくなるために樹冠の葉のバイオマスが減少する。また、葉の窒素含有率が下がり、フェノール類の含有量が増える。このような葉を食べるとブナアオシャチホコの体サイズが小型化し、死亡率も増加する（誘導防御反応）。

これらの死亡要因の働き方を、密度依存性、密度依存性の時間遅れの有無、大発生しない場合でも有効に働くかどうか、という３つの観点から整理した（図２）。

鳥の捕食はブナアオシャチホコが大発生すると有効に働かなくなるために、高密度域では密度逆依存的に働いた。クロカタビロオサムシは密度依存的に働くが、ブナアオシャチホコが減少するとクロカタビロオサムシもすぐにいなくなってしまうために、時間遅れがみられなかった。「時間遅れをもつ密度依存的な要因」として働いていたのは、サナギタケとブナの誘導防御反応だった。

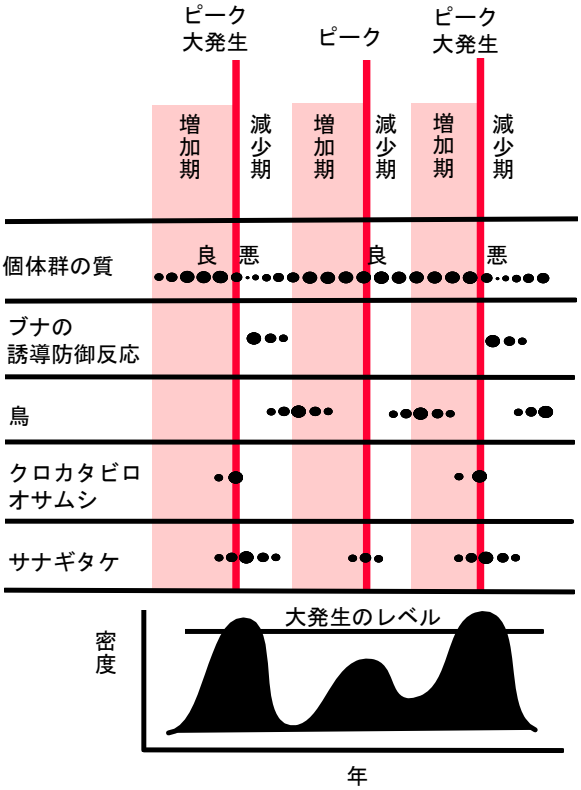


図２　ブナアオシャチホコの密度変動要因の働き方.

長い周期の密度変動が起こりやすいのは、「時間遅れの効果が数世代にわたり長持ちする」場合である。サナギタケもブナの誘導防御反応もこの条件を満たしている。サナギタケは子実体から子嚢胞子が飛散して、広く土中の菌密度を高める。子実体は感染した翌年の夏に発生するために、ブナアオシャチホコの密度が

最大となる年の翌年にもっとも高い密度で子実体が発生する。ここで１年の時間遅れができる。あとは数年間かけて徐々に土壌中の菌密度が低下していくために、時間遅れが長続きする。ブナの誘導防御反応の場合は、長続きのメカニズムは単純で、食害によって受けたダメージ（具体的には窒素不足）が回復するのに数年かかる。

周期的密度変動の主要因という観点からみると、大発生しない場合には、密度変動に影響するほどの誘導防御反応は起こってなかった。すなわち、ブナの葉に窒素量の減少やタンニン量の増加は認められず、ブナアオシャチホコの体サイズの変化もみられなかった。一方、サナギタケは、大発生しない場合でも、密度のピーク年から減少期には高い死亡率をブナアオシャチホコに引き起こしていた。大発生しない場所でも有効にはたらく「時間遅れのフィードバック」という点で、サナギタケがブナアオシャチホコの周期変動を引き起こす主要因と考えられた。

４．なぜ大発生は同調的に起こるのか？－気候の影響－

ブナアオシャチホコの個体群動態は、おおまかには 8～11 年の周期的な変動を繰り返すが、過去 100 年近くにわたって大発生が同調的におきているのは何か別の要因がはたらいて密度変動を揃えているのではないかと考えられる。

気候要因とブナアオシャチホコの大発生の関係を気候解除仮説の観点から解析した結果、大発生の前の数年間は、幼虫発育期の降水量が有意に少ない傾向が認められた。

５．場所依存的な大発生と温暖化

ブナでは、葉食性昆虫のブナアオシャチホコ、ブナハバチ、ウエツキブナハムシに、コール形成昆虫であるブナハカイガラタマバエを含めた、４種の昆虫がしばしば大発生して失葉を引き起こす。森林植生は緯度と標高傾度に沿って変化するが、これらの昆虫の大発生は特定の場所で起こる（図３）。４種の中ではブナアオシャチホコがもっとも標高の高い場所で大発生する。八甲田山では、ブナハバチとブナアオシャチホコの２種の大発生がみられるが、ブナアオシャチホコの大発生の方が高い標高で起こる。また、ウエツキブナハムシは、西南日本で大発生が多い。これまでの、ブナハカイガラタマバエの大発生は、中部日本に限定されている。ブナハバチの大発生は、関東地方で多い。このようにそれぞれの昆虫の大発生は場所依存性が認められるが、昆虫によって大発生しやすい緯度と標高が異なる。このことは、大発生の場所依存性を引き起こす機構が、気候と密接な関係があること。また、昆虫の種によってその機構が異なっていることを意味している。

IPPC の報告書によると、1980 年代後半以降温暖化傾向が続き、1990 年代

は過去 1000 年間で最も暑い 10 年であったという。実際に、ブナ林で大発生する昆虫にも異変が起こっている。約 10 年の周期から 2000 年ごろに予測されたブナアオシャチホコの大発生が、日本全国のいずこでも起こらなかった。2004 年には、これまでは中国地方と九州地方を中心に大発生を繰り返してきたウエツキブナハムシが、岩手・山形・秋田の各県で大発生した。山形県では、ほぼ毎年のようにウエツキブナハムシの大発生が起こるようになった。

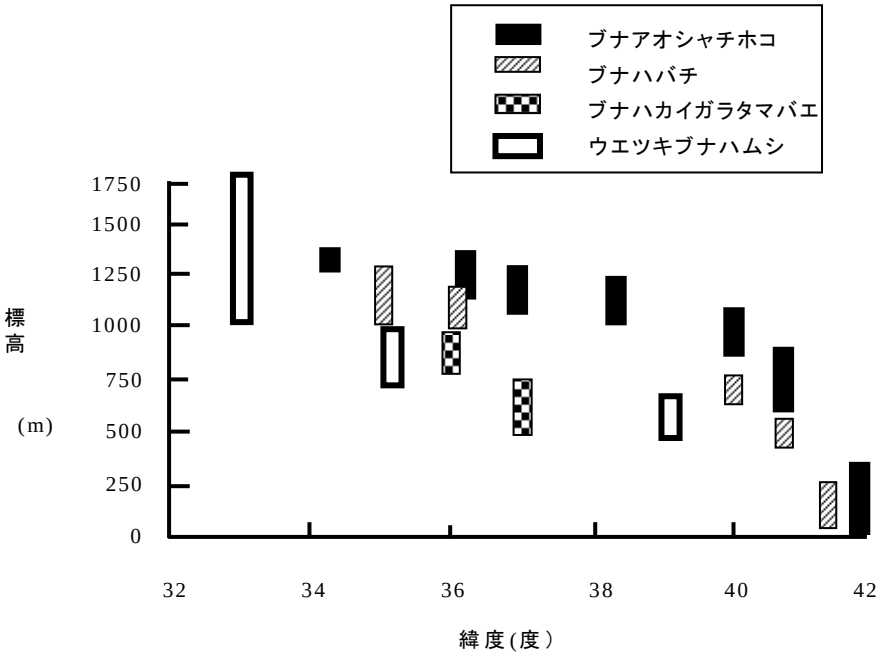


図３　ブナ林で大発生する昆虫４種の大発生の場所依存性.

６．最後に

静的なイメージが強い森林も、実はダイナミックに変動しながら動的な安定性が保たれている。近年盛んに叫ばれている気候変動とそれに伴う森林生態系の応答を予測するためには、長期間のデータが必要不可欠である。東大演習林は、これらのニーズに対応するための基礎データの収集と研究を行っている。

プロフィール

かまた　なおと
鎌田　直人

所　　属

附属演習林　秩父演習林

略　　歴

1984 年 東京大学農学部林学科(農学士)
1985 年 東京大学農学系研究科林学専攻修士課程中退
1985 年 林業試験場 研究員
1988 年 森林総合研究所 研究員
1995 年 東京大学農学系研究科(博士(農学))
1995 年-1997 年 森林総合研究所 主任研究官
1997 年-2006 年 金沢大学 助教授
2006 年 東京大学大学院農学生命科学研究科 助教授
2007 年 東京大学大学院農学生命科学研究科 准教授
2009 年 東京大学大学院農学生命科学研究科 教授

主な研究活動

ブナの食葉性昆虫ブナアオシャチホコの個体群動態
ブナ種子の豊凶と種子食性昆虫の相互作用
ナラ枯れの媒介者カシノナガキクイムシに関する研究
アラスカの森林衰退に関係する気候変動－虫害－山火事の相互作用

主な著書

(1) 鎌田直人・佐藤信輔・小谷二郎(分担執筆), 降雪量とブナ林の昆虫個体群. 地球温暖化が昆虫類に及ぼす影響(桐谷圭治・湯川淳一編著)、pp.247-256, 2010/02, 全国農村教育協会
(2) Naoto Kamata（分担執筆）, Integrated Pest Management of Pine Wilt Disease in Japan: Tactics and strategies. Pine Wilt Disease (Zao BG, Futai K, Sutherland JR, Takeuchi Y eds), pp.304-322,2008/08, Springer
(3) 鎌田直人（分担執筆）, 生物間の相互作用と森の昆虫のダイナミックス. エコロジー入門　森の不思議を解き明かす（矢原徹一責任編集）、pp.64-73,2008/04, 文一総合出版
(4) 鎌田直人（分担執筆）, ブナの種子食昆虫の生態.　ブナ林再生の応用

生態学　(寺澤和彦・今博一編著)、pp.53-70,2008/04, 文一総合出版
(5)鎌田直人（単著）, 昆虫たちの森－日本の森林―多様性の生物学（５）－、354p,2005/03, 東海大学出版会

＜司　会　進　行＞

応用生命工学専攻　　准教授　　日髙　真誠

プロフィール

ひだか　まこと
日髙　真誠

所　　属

応用生命工学専攻　分子育種学研究室

略　　歴

1986 年 東京大学農学系研究科農芸化学専攻(農学博士)
1987 年 東京大学農学部 助手
2000 年 東京大学大学院農学生命科学研究科 助教授
2007 年 東京大学大学院農学生命科学研究科 准教授

主な研究活動

1. イネを取り巻く窒素固定細菌に関する分子生態学的研究
   ―窒素固定細菌は生物窒素肥料としてどのように活用すればよいのか
2. 出芽酵母における tRNA を題材とした細胞生物学的研究
   ―細胞が生きるか死ぬかはどのように決定されるのか

主な著書

(1) Shigematsu M, Ogawa T, Kido A, Kitamoto HK, Hidaka M, Masaki H. (2009) Cellular and transcriptional responses of yeast to the cleavage of cytosolic tRNAs induced by colicin D. Yeast 26, 663-673.

(2) Ogawa T, Hidaka M, Kohno K, Masaki H. (2009) Colicin E5 ribonuclease domain cleaves Saccharomyces cerevisiae tRNAs leading to impairment of the cell growth. J Biochem. 145, 461-466.