

# リアルなCG画像生成の追求

西 田 友 是 (情報科学専攻)

nis@is.s.u-tokyo.ac.jp

コンピュータグラフィックス (以下CG) の研究は1960年代前半から始まり30年が過ぎた。CGは、当初3次元物体の隠面消去や各種表示技法を含むリアルな画像の生成法の研究が主であったが、CADシステムへの応用、科学計算結果の可視化 (ビジュアライゼーション)、医療への応用、バーチャルリアリティ (仮想現実感)、ハリウッドの映画で代表されるエンターテインメント分野への応用と多岐に亘り応用されるようになってきた。さらに、Java, VRML 等の普及に伴い、ネットワークコンテンツとしての拡がりを見張るものがある。こうした時代背景に伴いCGの研究、教育のあり方も変化しつつあり、マルチメディアなどの他の技術との融合の時代に入りつつある。

著者は、まだCGという言葉がない時代の1972年から、CGの研究を開始し基礎から応用まで広範囲に研究している。CGの研究分野としては、形状モデリング、隠面消去、陰影表示、アニメーションなどがある。これらを広く研究しているが、特にリアルな画像生成に関しては先駆的研究を行ってきた。

リアルな画像を得るには、高精度の形状表現、忠実な面の陰影表示が不可欠である。前者においては、一般に行われている多角形近似による曲面表示の場合、表示誤差を生じる。近似しない場合、視線と曲面との交点の直接算出に高次式の解法が必要であるが、これを1次式の反復計算で安定に算出できる方法を提案した。この方法は Bezier Clipping 法と呼ばれ、曲線同士の交差判定など種々の幾何学的計算等にも適用され、その広範な有効性が立証された。

後者の陰影表示については、照明計算のモデルをいかに物理則に近づけるかが重要である。そのための代表的技法としてRaytracing (光線追跡) 法とRadiosity 法がある。前者は、反射・屈折が表現できる。それに対し後者は、光の相互反射による間接光や柔らかな影がリアルさを増す。近年は、Radiosity 法の研究が注目され多

くの研究論文が発表されているが、この手法は筆者によって最初に提案されたものである。

CGの応用として、照明シミュレーション、景観評価、曲面を含む幾何形状CADシステム、毛筆フォント (墨絵)、モーフィングなどの研究も行った。照明の予測計算においては、影が重要であり、大きさをもつ光源に対する影を考慮した照度計算法を提案した、これにより境界の柔らかな影が表現できるリアルな画像表示法が実現した。

自然景観の表示にもCGは有効なツールである。したがって、CG画像と写真との合成法をはじめ、水、空、雲等を考慮することによるリアルな画像の生成法を提案した。すなわち、建築物のCG画像の場合、背景になる空の色、雲、建物を照らす天空光の色、霞の効果を無視できない。さらに、水の色、煙、雪とさまざまな自然現象も重要な役割をはたす。これらは大気や水中などの粒子による光の散乱・吸収効果によるものである。散乱特性は粒子の大きさに依存する。粒径の小さいものはレーリー散乱、大きいものはミー散乱理論に準じた特性を示す。物体 (地表、海面など) からの反射光、天空光の影響など、種々の光学的効果を効慮する必要がある。従来、粒子の1次散乱までのみ考慮した画像表示法が使用されていたが、雲や雪のようにアルベドが高いものは、多重散乱を無視できないので、これを考慮して可視化する方法を開発した。

図1に曲面を多角形近似しないで高精度表示することによるリアルな画像生成例を示す。図2は雲の粒子による光の多重散乱まで考慮することによるリアルな画像生成の表示例である。

他の研究については著者のホームページ (<http://www.is.s.u-tokyo.ac.jp/~nis/>) を参照されたい。今後は、インターネットを介したインタラクティブ性のよいCGシステムおよび複雑な自然現象の可視化について研究を進めて行きたい。

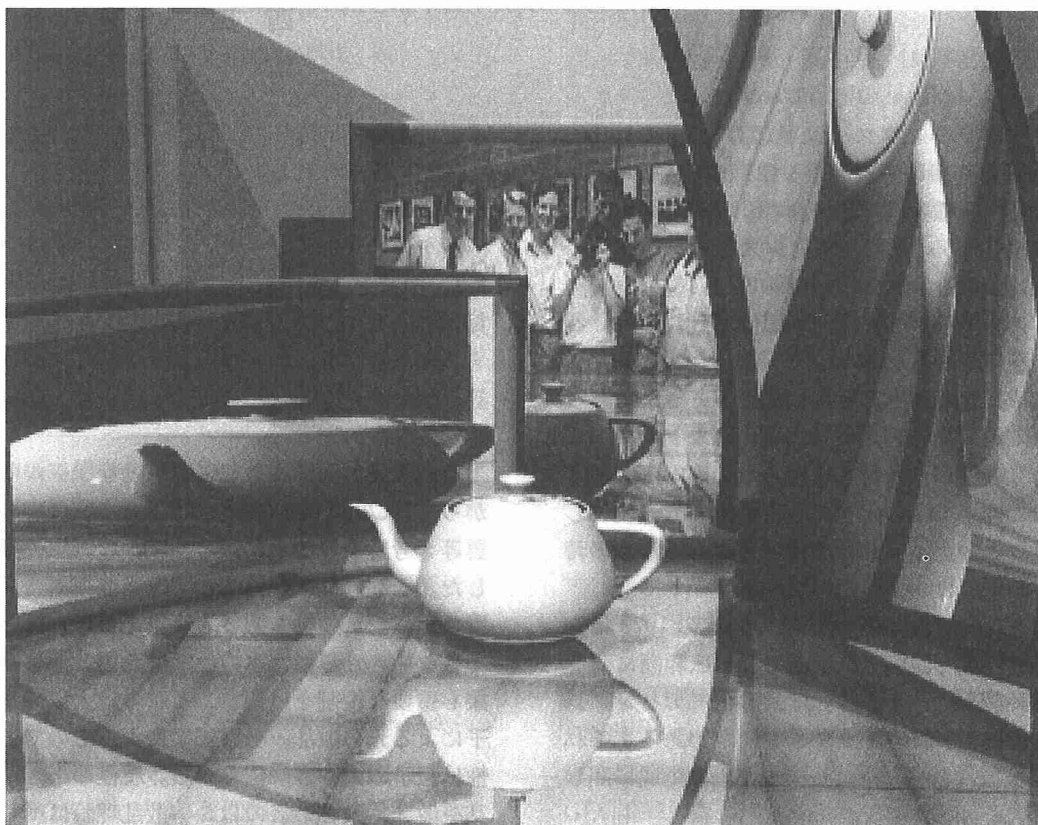


図1 レイトレーシング法による曲面の高精度表示例



図2 多重散乱まで考慮した雲の表示例

# 極限状態の宇宙をガンマ線で探る：GLAST衛星計画

釜江 常好 (物理学専攻)

kamae@phys.s.u-tokyo.ac.jp

定年近い教官の研究室ではあるが、新しい分野を切り開こうと、意欲的な計画と取り組んでいる。今回は、極限状態の宇宙をガンマ線で探ることを目的に準備中の、GLAST衛星計画について報告する。

## 1. GLAST衛星計画の目指すところ

宇宙には、地上で考えられないような極限状態が、あちこちで実現されている。このような状態での現象が、物理学の本質を見極める上で極めて重要になる。ここでは、ガンマ線やX線、さらにはニュートリノや重力波がプローブとなる。

天体から来る高エネルギーのガンマ線（数100MeV～数100GeV）の検出で大きな成果を上げた衛星搭載検出器が、NASAとStanford大学などによるEGRET（1990年打ち上げ）である。我々はEGRETチームやSLACの研究者と共に、EGRETの性能を50-100倍上回る計画（GLAST）を提案している。この計画は、2005年の打ち上げを目指して準備が進んでいる。私たちは、広島大学の研究者と協力し、その中心となるシリコン検出器の開発を担当している<sup>[1]</sup>。

GLASTは、数1000から1万にもおよぶ極限状態の天体や超高エネルギー宇宙加速現場を発見し、ガンマ線バーストの約20%を発生前から最後まで幅広い波長域で捉え、宇宙線がつくるパイ中間子により銀河系内のバリオン分布を精度良く測定する画期的なものとなる。その5-10年にわたる観測結果は、データベースとして、多くの研究者に公開される予定である<sup>[1]</sup>。

## 2. 我々が開発したシリコン・マイクロストリップ検出器

シリコン・マイクロストリップ検出器（SSD）は、高エネルギー素粒子実験で開発され、永年にわたり、粒子の衝突点近傍で動作し続けてきた実績をもっている。この業界における世界のリーダである浜松ホトニクスと広島大学理学部の大杉研究室との協力で、世界で初めて6インチウエハーを使った大面積SSD（108mm×64mm）の試作に成功した。これにより、総面積100平方米にもおよぶ検出器の製作の目処がついたと言える。

## 3. ガンマ線バーストとGLAST

ガンマ線バースト（GRB:  $\gamma$ -ray burst）は、数MeVから数GeV程度のエネルギーをもったガンマ線が、数ミリ秒から数秒のタイムスケールで一気に放出される、爆発的な現象である<sup>[2]</sup>。発見以来30年経った今、ようやく、GRBが宇宙論的な距離（>数10億光年）で起きていることが明らかになった。しかしそのメカニズムについては、ほとんど解明されていない。超新星爆発の10-100倍程度のエネルギーが数秒の間にガンマ線として放出されている事実、X線で見られる残光現象が

$t^{-1}$  に比例して暗くなって行く事実を説明するだけでも容易ではない。1998年に起きたGRB980425は、その一日以内に、ほとんど同じ位置に極めて強力な超新星爆発が起きたことで大きな注目を浴びた。野本のグループは、この超新星爆発を詳細に分析し、放出エネルギーが大きさなどから、GRBと同起源である可能性を指摘し、注目されている<sup>[3]</sup>。また本年1月に起きたGRB990123は、超遠方（ $z=1.6$ ）にも関わらずガンマ線で明るかった上、可視光で発生後47秒に9等星に達したことなどから、放出エネルギーが超新星爆発の1万倍であったと推測され、大議論を巻き起こしている<sup>[4]</sup>。

GLASTはどの瞬間にも全天の20%が観測している上、全天の85%を100分周期でスキャンする。このため、発生したバーストの約20%は発生の瞬間から観測され、85%は100分以内に観測されることになる。このような広視野と角分解能30秒角以下、さらには数10MeV-100GeVなる広エネルギー域を併せ持つ検出器は例を見ない<sup>[1]</sup>。

## 4. 量子重力理論とGLAST

量子重力理論のエネルギーに依存して、光速が揺らぐと予言している<sup>[5]</sup>。しかし大部分の研究者は、それが実験的に検証できる日がくるとは考えなかっただろう。ガンマ線バーストが宇宙論的な距離で数10ミリ秒のパルスを発生しKeVから、GeVを超えるエネルギーまで、大量の光子が地球に到来していることから、GLASTで検証する可能性が提案されている。GLASTでは、数10マイクロ秒の時間分解能で、ガンマ線の到来時間を記録するが、数10GeVのガンマ線は、数MeVのガンマ線から数10ミリ秒遅れて到着することになる。このような遅れが検出されれば、一挙にプランクスケールに迫ることが可能となる。

## 5. 文献

- [1] 計画の内容は、Webページ（[www.glast.stanford.edu](http://www.glast.stanford.edu)）および[www.mipd.gsfc.nasa.gov/glast/glast.htm](http://www.mipd.gsfc.nasa.gov/glast/glast.htm)）に公開されている。
- [2] 吉田篤正、河合誠之：科学，67，891（1997）  
村上敏夫：バリティ，12(11)，38（1997）
- [3] 岩本弘一、野本憲一：科学，68，854（1998）
- [4] ガンマ線バースト関係の観測結果は、まさに秒単位で公開されている。  
すべて、<http://gc.n.gsf.nasa.gov/gcn/> でフォローできる。
- [5] G. Amelino-Camelia, John Ellis et al: Nature, 393, 763 (1998) および J. I. Latorre, P. Pascual, and R. Tarrach: Nuclear Phys. B437, 60 (1995)

# 相対論的な膜の量子論

藤 川 和 男 (物理学専攻)

通常の場合の理論は、理想化された質点という概念を基礎に構成されている。このような点粒子の理論で基本的になるのは、4次元時空間に描かれた世界線 (world line) という概念であり、その長さに極値を与えるという条件から自由な点粒子の運動を記述する方程式が得られる。点粒子でなく一次的に広がった物体を基礎に構成された理論が弦の理論であり、基本的なラグランジュアンは弦が時空間をスweepする世界面 (world sheet) の面積で与えられる。この弦理論を、時空間の座標が実数の組  $X^\mu$  だけではなく (互いに反交換する) Grassmann 数  $\theta_\alpha$  を含む一般化された超空間 ( $X^\mu, \theta_\alpha$ ) に拡張したものが超弦理論と呼ばれ、基本的には10次元の時空間で定義されている。

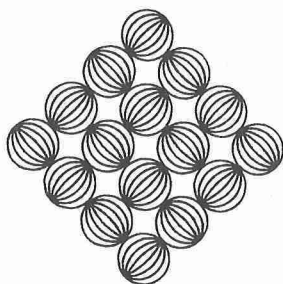
最近の超弦理論の非摂動論的な研究から、弦の理論は一般には11次元の時空間  $X^\mu, \mu=0,1,2,\dots,10$  への拡張を持ち、そこでは2次的に広がった超膜の理論が基本的な構成要素の一つとなっていることが明らかになった。このような超膜の理論の基本的なラグランジュアンは膜 (ハンカチのようなものを想起して) が時空の中を時間軸方向へ動いて描く世界体積 (world volume) で与えられる。さらに最近の超弦理論の研究から、超座標 ( $X^\mu, \theta_\alpha$ ) の  $X^\mu$  とか  $\theta_\alpha$  を  $N$  行  $N$  列の行列で表した理論が重要であることが明確になった。このような行列座標は、実は以前から相対論的な膜の理論で知られてい

たものである。

これまで知られていた超膜の量子論は、無限大の速度で Lorentz 変換した座標 (光円錐座標) を用いた形式であった。われわれは最近この超膜の理論を一般の任意の座標系で Lorentz 共変にどの程度まで定式化できるか、またそのような定式化で座標の行列化がどの程度可能であるかの研究を行った。結果としては、超対称性を持たない通常の膜の場合には、Lorentz 共変な行列理論としての定式化が (一部技術的な問題を除いて) 可能であることがわかった。超膜の理論の場合には、(Bose 粒子と Fermi 粒子の間の) 超対称性を保証する (カップ変換と呼ばれる) 特殊な変換が現れるために、完全に11次元的な Lorentz 対称性を満たすことができないが、過去に知られていた光円錐座標の定式化に比して、より Lorentz 対称性の高い定式化が可能であることがわかった。このような新しい定式化が、(超膜を含む) 超弦理論の行列座標を用いた定式化の中でどのような重要性を持つかは、今後の研究課題である。

## 「参考文献」

K. Fujikawa and K. Okuyama,  
Phys. Lett. B411(1997)261; Nucl. Phys.  
B510(1998)175; Nucl. Phys. B521(1998)401



# 生物活性物質の生理適合化学選択性を評価する分子センシング

梅澤 喜夫 (化学専攻)

umezawa@chem.s.u-tokyo.ac.jp

従来の分析法においては、目的物質 (analyte) とその妨害物質との選択性は、初段の分子認識試薬 (分析試薬) の analyte に対する結合力の強さの序列によって決っている。つまり、analyte に対する選択性は、例外なく分子認識試薬 (分析試薬) と analyte 間の結合の強さに基づいている。生体中で、他の妨害イオン・分子との競争に打ち勝って高い選択性を獲得する典型例がイムノアッセイをはじめとする binding assay であり、生物関連物質などの何がどれぐらいの量存在するかという定性、定量分析に用いられている (図1)。しかし生体において、生理活性物質はリセプターと結合後情報変換・増幅を経て伝わっていくので、生理活性の尺度としての選択性は binding assay と必ずしも一致しない。

このような生理活性化学選択性を評価する方法として、しばしば、bioassay という生体丸ごと或いは組織の一部を用い、生理応答からその活性を調べることが行われているが (例えばブテナントのフェロモンの実験では、抽出した候補物質を雄のカイコ蛾の触角に近づけ、雄の反応よりフェロモンの有無を判断している)、これは分子レベルでの基礎が無いので定量的評価は難しい。

生物活性の尺度を定量的に評価できる分析のためには、

目的物質とリセプターとの結合と、それに続く初段の情報変換、さらには後段のシグナルを込みにした検出法が必要であろう。

我々は最近、リセプターへの結合の強さでなく、引き続き情報変換の程度を指標にして化学選択性を評価できる分析法を作製している。例えば、図2に示すような、イオンチャンネル型膜蛋白質を介した情報伝達、チロシンキナーゼ型膜蛋白質を介した情報伝達、および、細胞内  $\text{Ca}^{2+}$  情報伝達機構などのシステムそれぞれに基づくアゴニスト・アンタゴニスト選択性を評価できる生理活性物質検出定量法を作製した。

さらに、現在多くの細胞内情報伝達に共通する蛋白質リン酸化、蛋白質間の相互作用、および小胞体輸送を単一細胞レベルで蛍光共鳴エネルギー移動などにより“可視化”、in vivo 定量分析して、その過程を経るアゴニスト・アンタゴニストの評価をすることを、同様の目的に加えることも行っている。

このような生物活性物質の定量分析におけるアゴニスト間の化学選択性の評価は、基礎研究のほか、新薬開発のスクリーニングや最近の内分泌攪乱物質の標的分子の同定などに役立つものと期待される。

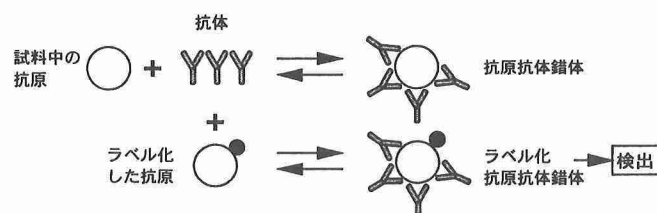


図1 イムノアッセイ (binding assay) の概念図

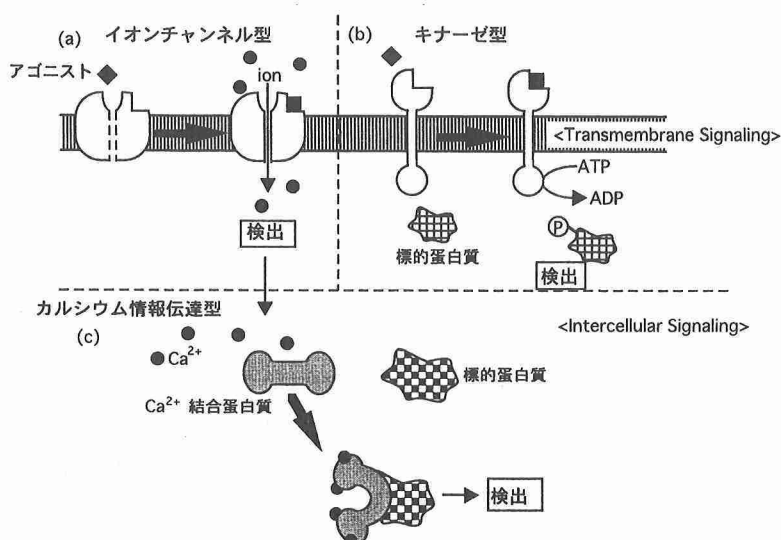


図2 生物活性物質の生理適合化学選択性を評価する分子センシングの概念図



## 酵素の“2重ふるい”基質選択機構

濡 木 理 (生物化学専攻)

nureki@y-sun.biochem.s.u-tokyo.ac.jp

遺伝子の複製、転写、翻訳といった遺伝情報変換の過程では、極めて高い精度の酵素反応の集積により、生命の維持に必要な遺伝子産物がプログラム通り作られる。これらの酵素反応過程では、主反応の誤りを校正反応が修正することにより高精度の情報変換が維持されている。たとえば遺伝子の複製過程では、誤って合成されたDNAの鎖を、DNAポリメラーゼの校正ドメインが加水分解することで、正確に鋳型と同じコピーが合成される。一方、遺伝暗号の翻訳の過程では、アミノアシルtRNA合成酵素(aaRS)が、校正機構を持ち、正確な蛋白質合成を保証している。aaRSは、翻訳の最初の段階で、アミノ酸をトランスファーRNA(tRNA)に結合させるアミノアシル化反応を触媒する酵素で、まず1段階目の反応でアミノ酸をATPにより活性化してアミノアシルAMPを合成し、2段階目の反応でそのアミノアシル基をtRNAの3'末端のアデノシン残基に転移する。aaRSは生体内の20種類のアミノ酸ごとに対応して存在し、1種類のアミノ酸とそれに対応する数種類のtRNAを厳密に認識しなければならない。ところがアミノ酸の中には、互いに識別するのが極めて難しいものがある。たとえばL-イソロイシンとL-バリンは、共に疎水性の側鎖を持ち、わずか1メチレン基の違いしかない。1957年にL. Paulingは、1メチレン基に起因するvan der Waalsエネルギーを $1 \text{ kcal} \cdot \text{mol}^{-1}$ と見積もっており、これによるとL-イソロイシンを認識する酵素は4回に1回の割合でL-バリンを誤って認識してしまうことになる。実際、イソロイシルtRNA合成酵素(IleRS)は、L-バリンを誤って認識し、Val-AMPやVal-tRNA<sup>Ile</sup>を合成してしまうが、一方でtRNA<sup>Ile</sup>の結合に依存して、これらの誤産物を加水分解することにより、アミノアシル化反応の誤りを校正する。これにより、生体内でイソロイシンのコドンがバリンに読まれる確率は、1/40000程度まで抑えられている。1977年に英国のA. Fershtは、IleRSの持つ校正反応に関して“2重ふるいモデル”を提唱した。これによると、IleRSは“第1のふるい”でL-イソロイシン以下の大きさのアミノ酸を認識してアミノアシルAMPを合成し、“第2のふるい”でL-バリン以下のアミノ酸を認識して加水分解することにより、L-イソロイシンのみをアミノアシル化する。我々は、この“2重ふるいモデル”の実体を明らかにするために、高度好熱菌由来のIleRS(分子量12万)とL-イソロイシンおよびL-バリンの複合体の結晶構造を2.5 Å分解能で解明した。その結果、“第1のふるい”は、アミノアシル化の触媒ドメインである

Rossmann fold domain上に存在し、イソロイシンおよびバリンを同様に認識していたのに対して、“第2のふるい”はこのRossmann fold domainに挿入された校正ドメイン( $\beta$ バレル構造)上に存在し、バリンを選択的に認識していた(図1)。この校正ドメインを欠くIleRS変異体を作成したところ、校正反応活性が完全に喪失し、L-バリンをL-イソロイシンの1/4の効率でアミノアシル化することが明らかになった。したがって、IleRSは2つの活性部位を持ち、最初の活性部位でL-イソロイシンもL-バリンも区別なく活性化した後、第2の活性部位でバリン産物のみを加水分解することにより、L-イソロイシンとL-バリンを識別していたのである。これは、酵素が2段階の過程を経て基質を識別選択している最初の例であり、DNAポリメラーゼに見られるような誤りを修正する校正反応とは本質的に異なるものである。さらに、このIleRSの校正ドメインの活性部位には、あらゆる生物種のIleRSで保存されているThr230, His319, Asn237が近接して存在し、セリンプロテアーゼなどで見られる“catalytic triad”を形成していた(図2)。これらのうち、Thr230とAsn237をそれぞれAlaに置換した変異体では、校正反応活性が完全に消失した。興味深いことに、この校正ドメインのトポロジーは、human immunodeficiency virus (HIV)やRous sarcoma virus (RSV)のプロテアーゼのそれと良く似ている。このことは、IleRSが進化する過程で、L-イソロイシンとL-バリンを識別する必要が生じた際に、プロテアーゼドメインを触媒ドメインに取り込んで、校正反応活性を獲得したとも考えられる。目下残された最後の問題は、アミノアシル化の活性部位と校正反応の活性部位が30 Åも離れていることである。IleRSは、どのようにしてバリン産物をもれなく加水分解しているのだろうか。またtRNAはどのようなメカニズムで、この酵素の校正反応を活性化するのであろうか。現在、IleRS、tRNA、アミノ酸の3重複合体の結晶構造解析を急いでいるところである。

### 参考文献

- [1] A. Fersht. *Enzyme Structure and Mechanism*, 1-475 (Freeman, New York, 1985)
- [2] O. Nureki *et al.* Enzyme Structure with two catalytic sites for double-sieve selection of substrate. *Science* **280**: 578-582 (1998).

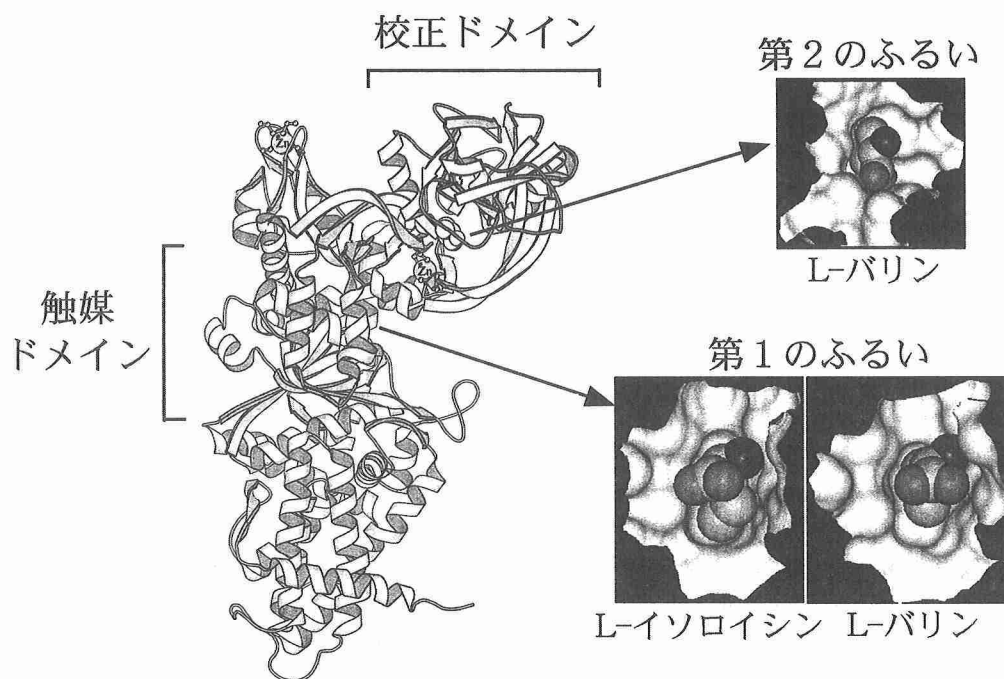


図1 イソロイシルtRNA合成酵素の2つの活性部位。“第1のふりい”でイソロイシンとバリンの両方を活性化した後、“第2のふりい”でバリン副産物のみを加水分解する。

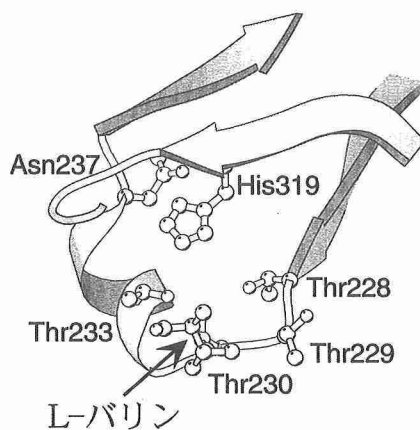


図2 校正ドメインに存在する加水分解反応の活性部位（第2のふりい）。セリンプロテアーゼに見られる“catalytic triad”を持つ。

# 生き物はどうやって機械的刺激を感じるかー単細胞生物の場合

吉 村 建二郎 (生物科学専攻)

kenjiro@biol.s.u-tokyo.ac.jp

生き物が物に触れたという事を感じたり（触覚）、空気の振動を感じたり（聴覚）する刺激の受容を総称して、機械的刺激受容という。機械的刺激受容のメカニズムは感覚器の細胞に限らずすべての細胞に普遍的にあると考えられている。例えば、低浸透圧にさらされ細胞が膨らむことを感じたり、血管の内皮細胞で血圧を知るのに使われている。筆者は単細胞生物のクラミドモナスを材料にして機械的刺激受容を調べてきた。単細胞生物を用いると、単離の手間がいらず、細胞がそれほど小さくないので、細胞一個での実験が可能であるというメリットがある。

クラミドモナスなどの鞭毛を持つ単細胞真核生物が機械的刺激に対してどのような反応をするかは思いがけず明らかになった。クラミドモナスの光受容の実験をしている最中に鞭毛（長さ約 $10\mu\text{m}$ 、太さ約 $0.2\mu\text{m}$ ）をガラスピペットの電極（先端の内径約 $1\mu\text{m}$ ）に吸い込むとなにか奇妙な電流が発生することに気が付いた（図）。最初は何かの artifact かと思っていたが、何回も遭遇するうちに、電極のピペットを通じて細胞に陰圧をかけると発生するという因果関係に思い当たった。実験を重ねた結果、鞭毛が機械的刺激感受性を持ち、周期的なカルシウム電流（約 $10\text{pA}$ ）を発生することが分かった。また、鞭毛の長さを半分にすると電流の大きさも半分かになること、光刺激で発生する鞭毛での活動電位とも異なることが明らかになった。一方、行動としての反応としては、鞭毛の細胞膜でカルシウム電流が起こると鞭毛内のカルシウム濃度が上がり、鞭毛の打ち方が変わり泳ぎ方が変わると期待される。はたして、機械的刺激を与えた細胞を顕微鏡下で観察したところ、周期的に方向転換しながら泳いでいた。

この発見の興味深い点の一つは、鞭毛でこのような機

械的刺激に対する反応が起こることである。生物の感覚器の細胞には、機械的刺激受容器に限らず光受容器でも味覚受容器でも鞭毛（あるいは繊毛）の構造があることが知られている。しかし、その鞭毛は運動能力は失われている。クラミドモナスの鞭毛が運動能力を残しながら感覚器として機能することは進化を考える上で興味深い。

機械的刺激受容は細胞膜にかかる張力によって開くイオンチャンネル（mechanosensitive channel、以下 MS チャンネル）によって引き起こされている。しかし、鞭毛からそのチャンネルの活動を測定することは困難である。そこで、細胞体（直径 $6\text{--}7\mu\text{m}$ ）の細胞膜をパッチ電極で吸い付け、陰圧を与え細胞膜に張力をかけたところ、1個のチャンネルが開いたり閉じたりして、電流がオンオフ的に流れるチャンネル電流（約 $2\text{pA}$ ）が測定できた。それまでに単細胞生物で MS チャンネルの単一チャンネル電流を測定できた例はなく、多細胞生物でも機械的刺激受容器から測定された報告はほとんどない。細胞レベルでの反応と、分子レベルでの反応の両方が生理学的手法で解析できるという他にないメリットがクラミドモナスにあることが明らかになった。

次には MS チャンネルを遺伝子レベルで明らかにしたいと考えているが、MS チャンネルはクラミドモナスを含む真核生物ではまだ同定されていない。一方、原核生物の MS チャンネルは遺伝子も決まってい、機能の解明も進んでいる。筆者がウィスコンシン大学で行った大腸菌を用いた実験により、サブユニット間の疎水的な相互作用がチャンネルを閉じた状態に保ち、張力によりその相互作用が切れチャンネルが開くらしいことが分かった。真核生物の MS チャンネルは原核生物のとは異なると想像されているが、遺伝子レベルでの解明が期待される。

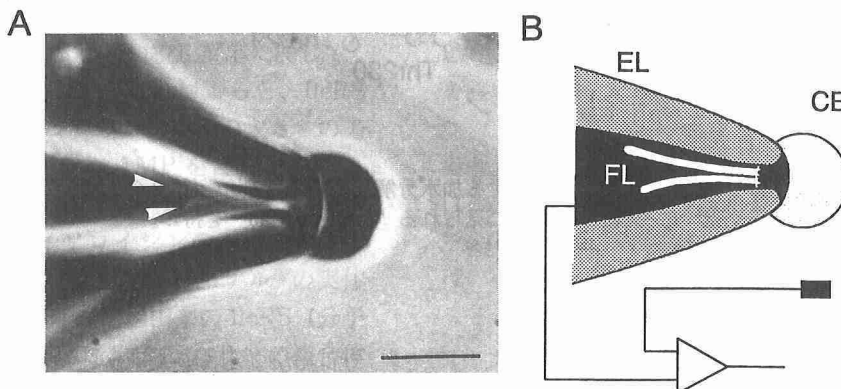


図 クラミドモナスの細胞を吸引電極に吸い付けたところの写真(A)とその模式図(B)。鞭毛(FL、矢印)を電極(EL)に吸い込んでいる。先端にある球形の物体は細胞体(CB)。電極に面する細胞膜で発生する電流を測定する。スケールバーは $5\mu\text{m}$ 。



# 酸素呼吸を支える分子装置の分子進化とユニークな蛋白機能

茂 木 立 志 (生物科学専攻)

mogi@biol.s.u-tokyo.ac.jp

体内に取り込まれた酸素分子の約 9 割は *aa<sub>3</sub>* 型チトクロム *c* 酸化酵素によって水に変えられ、その過程で放出されるエネルギーはヒトの活動や成長などに用いられる。チトクロム *c* 酸化酵素は、真核生物のミトコンドリア内膜のみならず多くの細菌の細胞膜に存在する呼吸鎖電子伝達系の末端酸化酵素で、ポンプ機構による膜を介するプロトンのベクトル輸送によって酸素呼吸を支えている。40 年ほど前に江上不二夫は、発酵→硝酸発酵→硝酸呼吸→酸素呼吸へとエネルギー代謝は嫌気的反応系から進化し、その過程で可溶性チトクロムが膜系に組み込まれるようになったと考えた。1994 年以降、チトクロム *c* 酸化酵素の反応中心であるサブユニット I は脱窒菌硝酸呼吸系の *cbb* 型一酸化窒素還元酵素の NorB 蛋白に、サブユニット II の基質酸化部位 Cu<sub>A</sub> は亜酸化窒素還元酵素の銅複核中心 A ドメインに、サブユニット III は NorE 蛋白に由来することが次々と明らかにされ、江上の仮説が確かめられた。すなわち、嫌気呼吸系酵素蛋白の再編成と触媒機能の改変というダイナミックな分子進化によって酸素呼吸系のチトクロム *c* 酸化酵素が成立したと考えられる。プロトンポンプ能は末端酸化酵素が備えるユニークな蛋白機能で、微酸素条件下で働き、一酸化窒素還元酵素と *aa<sub>3</sub>* 型チトクロム *c* 酸化酵素の間を橋渡しする *cbb<sub>3</sub>* 型チトクロム *c* 酸化酵素において獲得された。両酵素は共にチトクロム *c* を電子供与体として用いるが、ヘム・鉄複核中心からヘム・銅複核中心へのサブユニット I の反応中心の改変によって触媒機能の変換が生じている。

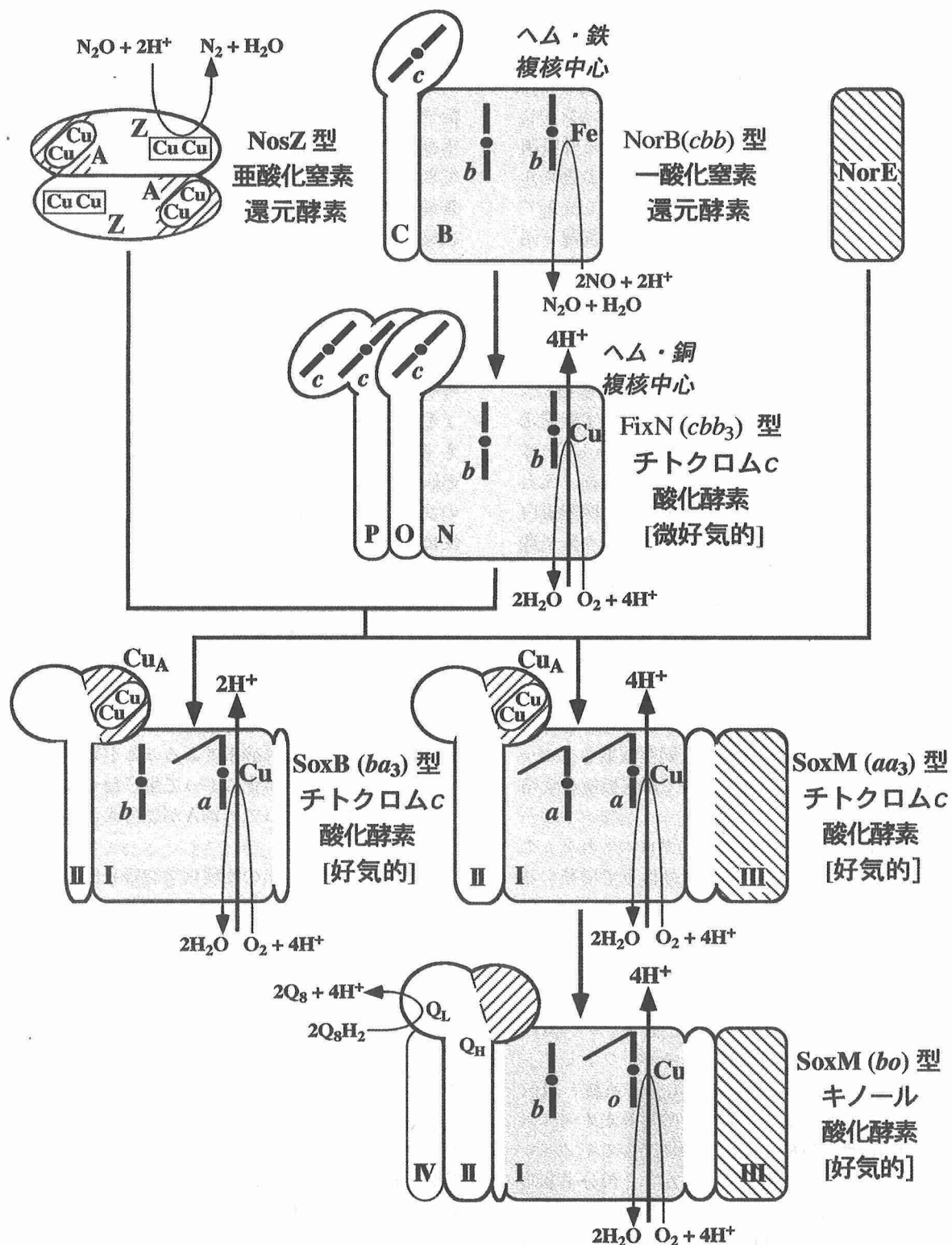
さて、大腸菌は好氣的呼吸鎖にチトクロム *c* とチトクロム *bc<sub>L</sub>* 複合体を欠き、酸素が豊富な条件下で増殖する場合、プロトンポンプ能を持つ *bo* 型ユビキノール酸化酵素を末端酸化酵素として用いる。キノール酵素とチトクロム *c* 酸化酵素は、サブユニット I~III 蛋白およびサブユニット I に結合する酸化還元金属中心（高スピンヘムと Cu<sub>B</sub> からなるヘム・銅複核中心と低スピンヘム）の相同性からヘム・銅末端酸化酵素スーパーファミリーに分類される。サブユニット I と II の分子系統と遺伝子構造から、枯草菌型のチトクロム *c* 酸化酵素オペロンの遺伝子重複の後に基質酸化能の変換によってキノール酸化酵素が分化してきたと考えられるが、その分子基盤は明らかでなかった。また、ポルフィリン環の 2 位にファルネシル基が付加したヘム O やヘム A は、ヘム蛋白の中で高酸素分圧下で酸素分子還元を行う末端酸化酵素の

みが利用しているが、その生合成機構は末端酸化酵素発見以降 70 年が経過したが不明であった。

われわれは、Molecular Bioenergetics の視点で、遺伝子操作を駆使できる大腸菌 *bo* 型ユビキノール酸化酵素をヘム・銅末端酸化酵素のモデル系として研究を進めてきた。系統的に構造修飾したキノンアナログを用いた基質認識機構の解析から、本酵素の基質酸化部位は光合成反応中心などのキノン酸化還元部位とは異なるユニークな性質を持つことを示した。また、Cu<sub>A</sub> を欠く本酵素は、水溶性 1 電子伝達体のチトクロム *c* ではなくて脂溶性 2 電子伝達体のユビキノールを呼吸基質として利用するために、低親和性基質酸化部位 Q<sub>L</sub> に加えて基質から取り出した 2 電子を一時的に貯蔵し、ヘムに逐次的に 1 電子伝達するための高親和性キノン結合部位 Q<sub>H</sub> を備えていることを発見した。更に、基質アナログ耐性変異の研究から、キノール酸化酵素はチトクロム *c* 酸化酵素のサブユニット II の親水性ドメインの部分的な構造改変によって新たな触媒機能を獲得して分化してきたことを明らかにした。

本酵素は 4 サブユニット酵素であるが、非触媒サブユニット IV は酵素複合体形成時にサブユニット I の Cu<sub>B</sub> ドメインに特異的な分子シャペロンとして機能していることを見出した。また、本酵素オペロンの最後の読み枠の産物は、大腸菌で本酵素のみが用いる補欠分子族ヘム O を合成する新規の酵素であることを発見し、ヘム B の 2 位のファルネシル化によって生じたヘム O から 8-メチル基の酸化によってヘム A が生合成されることを示した。

従来、末端酸化酵素の物理化学的研究は容易に大量の精製標品を調製できるウシ心筋のチトクロム *c* 酸化酵素を中心として展開されてきた。われわれは、同レベルの大量調製系を確立し、アミノ酸置換変異を利用して初めて酸化還元金属中心の軸配位子を同定し、プロトン輸送や反応中心の分子場の構築に関与するアミノ酸残基を明らかにすることに成功した。最近、*aa<sub>3</sub>* 型チトクロム *c* 酸化酵素と *bo* 型ユビキノール酸化酵素の X 線結晶構造が解かれた。これを契機として、今後、反応素過程に関与する各アミノ酸残基の動態を時間分解フーリエ変換赤外分光法等を用いて解析することにより、分子内電子移動によって駆動されるプロトンポンプの作動機構を原子レベルで理解できるものと期待している。



(図) ヘム・銅末端酸化酵素の分子進化 (T. Mogi et al. (1998) J. Biochem. Mol. Biol. Biophys. 2, 79-110)

## 晩・後氷期の海面変化とサンゴ礁形成

米 倉 伸 之 (地理学専攻)

yonekura@geogr.s.u-tokyo.ac.jp

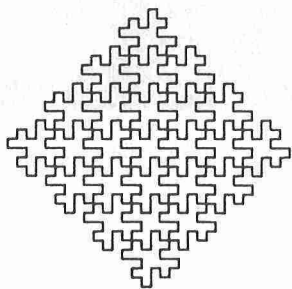
約2万5千年前から1万5千年前にかけて、地球の気候は寒冷で、高緯度地方には大陸規模の水河（大陸氷床）が分布していた。約1万5千年前から6千年前にかけての地球規模の温暖化により大陸氷床が融解して、融解した水は最終的には海洋へ戻り、世界の海水量が増加して、約120メートルにも達する世界的な海面上昇が起こった。約6千年前には北半球の高緯度地方に分布していた大陸氷床はほぼ融け終わったので、世界的な海水量の増加と海面上昇もほぼ終息した。

熱帯海域に分布しているサンゴ礁はこの時期（晩氷期・後氷期）の世界的な海面上昇により、水深120メートル付近の海底から上方に成長して形成されてきた。サンゴ礁の上方成長速度と海面上昇速度は微妙な関係にあり、サンゴ礁の上方成長速度が海面上昇速度に近ければ、海面上昇に追い付きながら成長を続けることができるが、海面上昇速度が速すぎるとサンゴ礁は海面上昇に追い付かず途中で溺れてしまい、海面下に取り残され、より浅く陸側に近い海底からサンゴ礁の新たな成長は始まり、現在の海面に到達している。

琉球列島のサンゴ礁は西太平洋におけるサンゴ礁分布の北限地域にあたり、種子島のサンゴ礁地形がその分布北限で、その位置は冬季の表面海水温18度線にほぼ一致している。琉球列島周辺でサンゴ礁の沖合を調査した音波探査の記録から、サンゴ礁の海側につづく礁斜面は水深50～60メートル付近まで続き、60メートルより深い海底は平滑になり、サンゴ礁が見られないことが明らかとなった。このことから琉球列島では約1万5千年前から

はじまった世界的な海面上昇の前半期（約1万5千年前から1万年前まで）にはサンゴ礁は不活発で、約1万年前頃に海面が水深60メートルぐらいまで上昇して以降の海面上昇の後半期（約1万年前から6千年前まで）に、サンゴ礁が上方に成長できる環境が整ったこと、熱帯地域に比べて琉球列島海域におけるサンゴ礁形成環境の成立が遅れていることが明らかとなった。

中部太平洋各地に分布するサンゴ礁の島々を詳しく見ると、現在の海岸付近に海面よりわずかに（1～2メートル）高いところに年代の新しいサンゴ礁の離水地形やサンゴ礁堆積物が保存されているところが多い。これらの地形と堆積物は、放射性炭素年代測定により約4千年前から2千年前にかけての海面付近で形成され、その後の海面の相対的な低下により海岸付近に残されたことが明らかになった。このことから、西経140度付近から東経140度付近にかけ、赤道をはさむ南北30度におよぶ海域に分布するハワイ諸島、マリアナ諸島、フレントポリネシアの多くの島々、ニューカレドニア島にかけての中部太平洋地域では、約4千年前から2千年前にかけて海面は現在より約1～2メートル位高く、その後現在の位置まで海面が低下したことが実証された。中部太平洋における海面のこの時期の相対的な低下現象には様々な要因が関与していると考えられるが、大陸氷床から融解して海洋に戻った海水量の増加（荷重の増加）によって海底面が変形し、島々が相対的に隆起した可能性が高いと考えられている。



## 受精時にみられる $\text{Ca}^{2+}$ 上昇のメカニズムと役割

吉 田 学 (臨海実験所)  
yoshida@mmbs.s.u-tokyo.ac.jp

現在調べられているほとんど全ての動物において、受精後に卵細胞質内の  $\text{Ca}^{2+}$  が一過的、もしくは周期的な上昇 (オシレーション) を起こすことが古くより知られている。これらの卵内  $\text{Ca}^{2+}$  の変動は多精拒否や表層顆粒の崩壊などの現象に関わっていることが解かっており、まこそれ以外にも卵の賦活や細胞周期に重要な役割を果たしていると考えられている。このような細胞内  $\text{Ca}^{2+}$  の動員機構としては、細胞外より  $\text{Ca}^{2+}$  を取り入れる方法と、細胞内の  $\text{Ca}^{2+}$  貯蔵器官である小胞体などの内膜系より動員する方法の2通りがあり、さらに内膜系からの細胞内  $\text{Ca}^{2+}$  の動員機構として、 $\text{IP}_3$  受容体を介するもの ( $\text{IP}_3$ -induced  $\text{Ca}^{2+}$  release: IICR) と ryanodine 受容体を介するもの ( $\text{Ca}^{2+}$ -induced  $\text{Ca}^{2+}$  release: CICR) の2種類ある。受精・卵賦活時の卵内  $\text{Ca}^{2+}$  動員機構としては、これまでの研究より、ホヤ、カエル、マウスなどでは主に IICR が関与しており、ウニなどの刺皮動物では IICR と CICR の両方が働いている。細胞外よりの  $\text{Ca}^{2+}$  動員は卵においてはあまり一般的でなく、わずかにヒモムシと二枚貝において知られているのみである。では、この卵内  $\text{Ca}^{2+}$  の変動は卵賦活にどのように関与しているのだろうか。私は原索動物であるホヤを実験材料に用い、特に IICR と減数分裂の関連に着目してこのテーマに取り組んでいる。ホヤ未受精卵は第1分裂中

期で減数分裂を停止している。減数分裂は受精後に再開され、まず一過的な  $\text{Ca}^{2+}$  上昇が見られた後に、第1極体を放出し、その後  $\text{Ca}^{2+}$  オシレーションが観察された後に第2極体の放出を行う。ところが、 $\text{IP}_3$  受容体の活性を阻害する抗体を用いて卵内での IICR の形成を阻害すると、受精後の極体形成や卵割が阻害される。このことは IICR と減数分裂が関連していることを示している。また、 $\text{IP}_3$  を未受精卵に注入し人工的に卵内で IICR を誘導すると、受精なしでも減数分裂が再開し、第1極体の放出を経て第2分裂中期まで進行する。この場合はそれ以上の減数分裂の進行は見られない。しかし第2分裂中期に達した後、 $\text{IP}_3$  の再注入するとさらに減数分裂が進行し、第2極体放出が観察される。従って IICR による卵内  $\text{Ca}^{2+}$  の上昇は、減数分裂の進行において中期から後期への移行に関与していることを強く示唆しているといえる。

減数分裂の中期から後期への移行に際し、 $\text{Ca}^{2+}$  がどのような分子メカニズムで関与しているかはまだ未解明な分野である。最近、中期離脱に見られる MPF の活性消失が  $\text{IP}_3$  注入卵でも見られることが報告され (McDougall ら、1998)、解明の糸口が示された。今後はこの分子メカニズムの解明が大きな課題であるといえる。

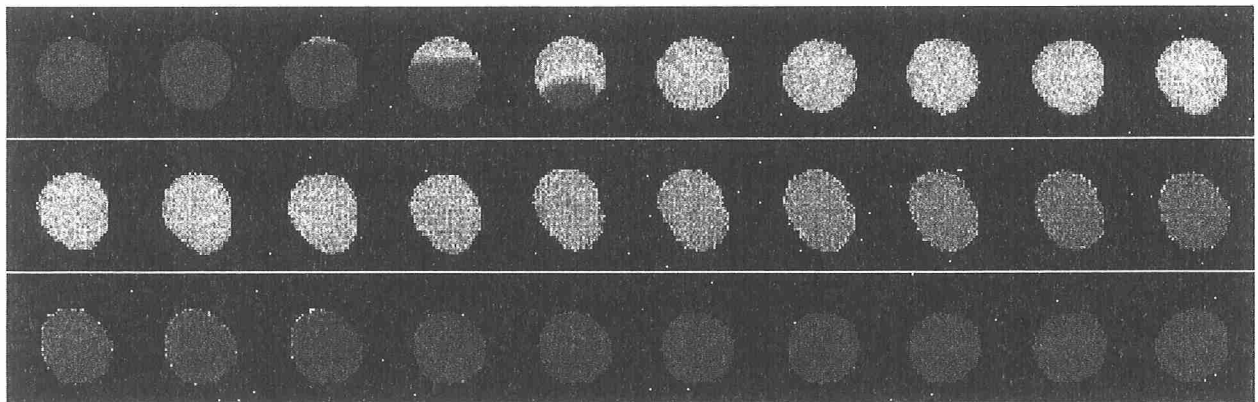


図 ユウレイボヤ卵における受精直後の卵内  $\text{Ca}^{2+}$  の動態。 $\text{Ca}^{2+}$  濃度蛍光指示薬を用いて5秒おきに卵内の  $\text{Ca}^{2+}$  濃度を画像化したもの。受精点より波状に卵内  $\text{Ca}^{2+}$  が上昇する様子が見られる。

## 火山ガスの火山体からの拡散放出

野 津 憲 治 (地殻化学実験施設)

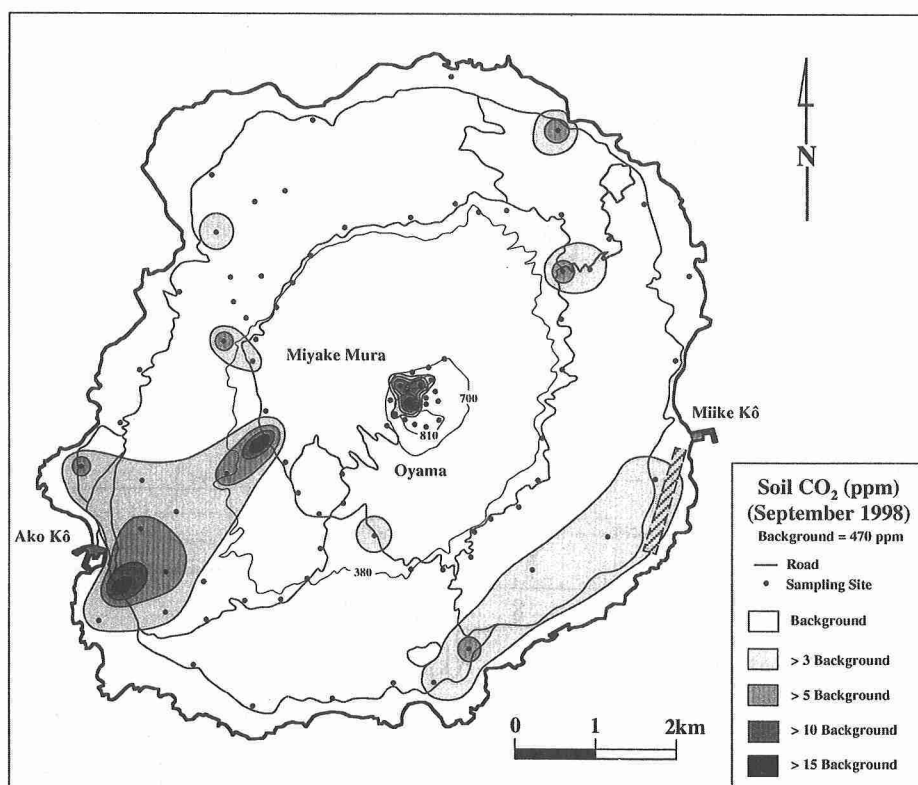
notsu@equchem.s.u-tokyo.ac.jp

火山ガスは、爆発的な噴火時に固体粒子の噴煙とともに火口から放出され、まれに起きる巨大噴火では成層圏にまで達する。一方、活動的な火山では、非噴火時にも山頂や山腹の火口や噴気孔から火山ガスが定常的に大気に放出されており、目に見える火山ガスの放出は観光名所になっている所も多い。火山ガスは、マグマに溶け込んでいた揮発性成分が、マグマから分離したのち、火山体内で化学変化を受けつつ地表へ現れた気相であり、噴火にいたるマグマの変化を敏感に反映すると考えられている。

大部分の火山ガスは、火山体内に存在する火道などガスの通り道を通して火口や噴気孔から放出される。しかし、1991年にイタリア、エトナ火山で、噴気孔を通らず火山体全体から大気へ放出される量が噴気孔からの放出量に匹敵するほど多いことが示されて以来、このような「拡散放出」に注目が集まっている。噴気孔からの放出は点源であるのに対し、面的な放出は単位面積あたりでは少量でも積算すると大きくなるのである。「拡散放出」の空間分布から、火山体内の弱線（将来マグマが上がって来るところかもしれない）分布が分かるし、時間変化はマグマから分離した火山ガス相の圧力変化をみている

可能性があり、火山活動を理解する上で重要な観測量になりつつある。なお、火山ガスの「拡散放出」は、火山体を覆っている土壤中に含まれる火山ガス成分の定量と、土壤層を通して大気へ移動する火山ガス成分のフラックス（単位時間あたりの放出量）測定を火山体をカバーする多数点で行なうことから調べられる。

三宅島火山は、最近では1873、1940、1962、1983年に噴火が起きており、次の噴火が取り沙汰される時期にきている。そこで、昨年夏、三宅島火山を対象に火山ガスの拡散放出の調査研究を進め、島内150点で火山ガス起源のCO<sub>2</sub>のフラックスと土壤中のCO<sub>2</sub>濃度を測定した。その結果、拡散放出によるCO<sub>2</sub>フラックスは島全体で約4,000トン/日であり、このうち720トン/日は山頂火口域からであった。また、土壤ガス中のCO<sub>2</sub>は、山頂火口域以外にも、山頂から南西方向に高濃度域が存在し（下図参照）、1983年の側噴火の火口からの供給が示唆される。火山ガスの拡散放出のパターンと総量が来るべき噴火に向かってどのように変化するかはこれからの課題であり、噴火に至るまでの諸現象の解明に役立つことが期待される。



土壤ガス中のCO<sub>2</sub>濃度測定（三宅島全体）



## 国境を越え赤道を越え

半田 利弘 (天文学教育研究センター)

handa@mtk.ioa.s.u.-tokyo.ac.jp

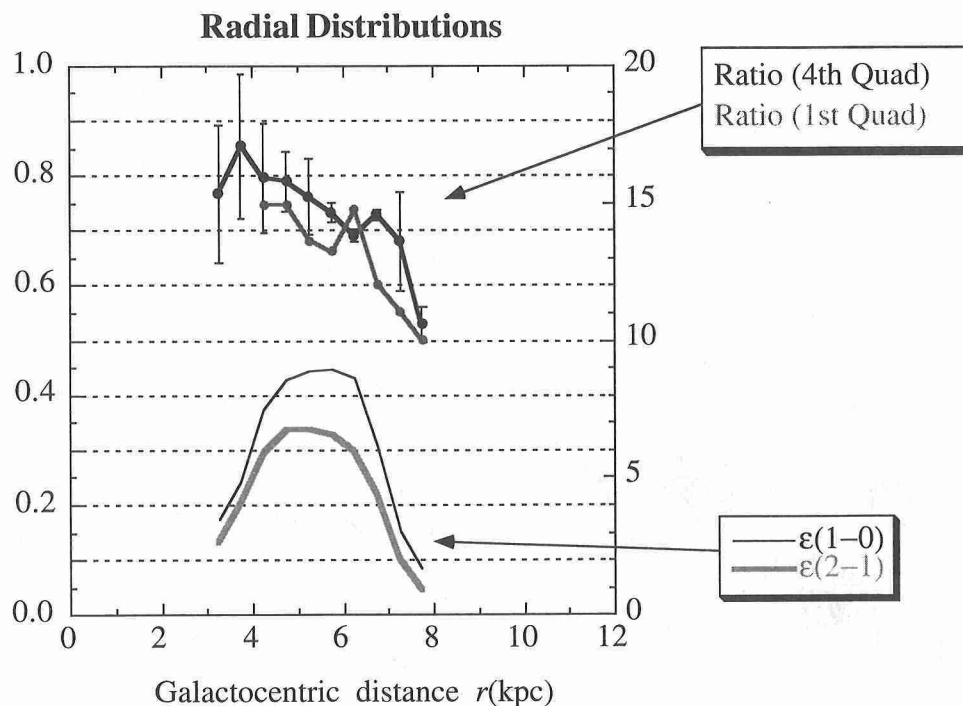
南米チリ共和国北部の乾燥地帯は、沿岸を寒流が流れており、海拔4000m級の高山が居並ぶ、世界的にも天体観測に最も適した地点である。我々は波長1.3mmの電波輝線による天の川全域の観測を行っているが、日本からは観測不可能な南天の観測は、チリから行っている。

波長1.3mmの電波輝線は星間ガスに含まれる一酸化炭素分子が発するものである。一酸化炭素分子は、この他、波長2.6mmにも輝線を持つが、両者は異なった量子準位間の遷移によって放射される。したがって、この2つの電波輝線強度を比較することで、統計的な「温度」を知ることができる。しかし、ことはそう単純ではない。星間空間で分子ガスが存在する温度・密度では分子は衝突によって励起されると考えられている。衝突頻度は温度だけでなく密度にも依存する。実際にモデル計算を行うと、星間ガスでは、この2つの遷移での強度比は温度よりも密度に対する依存性の方が高い。つまり、衝突励起を起こす分子の熱運動で定義される温度に比べて、各準位とも少な目なのである。比を知ること、この少な目度合いを見積もることになり、それによって、密度を知ることになる。天の川銀河の場所ごとに、星間空間がどのように異なっているのかを描き出そうというのが、こ

のプロジェクトのメインテーマである。

チリからの観測によって、天の川銀河の中心から南側半分を調べることができた。結果は、北側半分で得られたのと同様、全体として中心から周辺部に向かって平均密度が落ちてゆくことがわかった。天の川銀河はほぼ軸対称な円盤銀河と考えられているので、このことは予想されたことではある。強度比が主にガス密度を反映している傍証として、強度と強度比とに正相関があることも明瞭に見いだされた。ところが、南側半分は北側半分に比べて、全体として平均密度が系統的に高いことが分かった。強度分布がある程度は非対称であることは知られていたが、密度分布も非対称だったのである。これは天の川銀河の大規模な非軸対称構造を反映しているのであろうか。

それならば、我々の太陽を含む天の川銀河を理解する上で、チリからの観測は欠かすことができないものと考えべきである。さらに、人工衛星軌道上からの観測では南も北もないということもある。地上からの天文観測も国境を越え、赤道を越えて行うことを積極的に考えねばなるまい。



銀河中心からの距離に対する一酸化炭素分子輝線強度比。今回、チリからの観測で得られた第4象限 (4th Quad: 図中太線) だけのデータによるものは、以前、日本から観測した第1象限 (1st Quad: 図中細線) のデータから求められたもの (Sakamoto et al. 1997) と、中心から周辺部に向かって低下するという傾向は同じものの、系統的に高めの値を示す。比の高低は、平均的な星間分子ガス密度の高低を示していると考えて良い。