

日本学士院賞 受賞者

大山莞爾



専攻学科学目 植物分子生物学

生年 昭和一四年五月
略歴 昭和三九年 三月
同 四四年 九月
同 四四年 九月
同 五〇年 一月
同 六〇年 四月
平成 二年 一月

京都大学農学部農芸化学科卒業

京都大学大学院農学研究科博士課程修了

農学博士

カナダ国立研究機構植物工学研究所研究員

京都大学農学部助教授

京都大学農学部教授

京都大学大学院生命科学研究所教授

京都大学名誉教授

石川県農業短期大学農業資源研究所教授

同 一七年 四月 石川県立大学生物資源工学研究所教授（現在に至る）

農学博士大山莞爾氏の「植物核外ゲノム
及び性染色体の遺伝子構成と分子進化に
関する研究——ゼニゴケゲノムを中心と
して——」に対する授賞審査要旨

植物細胞には二種の主なオルガネラ（細胞小器官）、すなわちミトコンドリアと葉緑体が存在し、それぞれ呼吸と光合成という植物が生存に必須な機能を司っている。七億年前、紅色細菌がエンドサイトシスにより祖先真核生物に取り込まれ、ミトコンドリアの祖先となり、その後、四億年前、ラン色細菌が取り込まれて葉緑体の祖先となり、現在の植物細胞となった。こうして誕生したオルガネラ、ミトコンドリアおよび葉緑体は、当初、核ゲノムから独立した核外ゲノムとして、独自の遺伝情報システムを持っていた。進化の過程で、これらオルガネラの機能に必要なタンパク質などの多くの遺伝子は核ゲノムに移行し、その結果、核外ゲノムの遺伝子の機能発現はこれら核に移行した核ゲノム遺伝子の支配を受けている。そのため、核ゲノムと核外ゲノム間の遺伝情報ネットワークシステムを解明する上で、核外ゲノムの遺伝情報を知ることが極めて重要で

ある。

それと同時に、生物の生命維持、存続、性の分子進化等の基本的機構を知るためには、性染色体の構造解析が必要不可欠である。ゼニゴケは陸上に生息した最初の半数体雌雄異株植物である。ゼニゴケは、雄にはY染色体、雌にはX染色体のみが存在するため、植物の性染色体構造解析研究に適切なモデル植物であると言える。

これら葉緑体ゲノムおよびミトコンドリアゲノムの情報解析、ならびに性染色体の遺伝子構成と分子進化の解明は、大山氏の独創的研究に負うところがきわめて大きい。

(二) **ゼニゴケ葉緑体ゲノムの全構造の解明**

古くから、光合成に関わる変異は母性遺伝することが知られていたが、一九六三年、石田らにより藻類クラミドモナスの葉緑体独自のDNA分子が存在することが実証された。一九八六年、大山氏は下等植物であるゼニゴケの葉緑体DNAの全塩基配列を決定し、植物葉緑体ゲノムの全体像を世界に先駆けて明らかにした。特筆すべき成果として、大山氏によるトランス位のイントロンの発見は従来の遺伝子の連続性の定説を覆した画期的な研究業績として挙げられる。これらの成果は、わが国の学界が世界に誇る研究業績であって、大山氏によるこれら一連の研究成果は、その後の植物葉緑体遺伝子の機能解明に大きく貢献し、国の内外の分子生物学研究ならび

にゲノム研究に顕著なインパクトを与え、きわめて高い評価を得ている。

(二) ゼニゴケミトコンドリアゲノムの全構造の解明

一般に植物ミトコンドリア DNA はサイズや構造の異なる複数の分子種が不均一に存在する構造をとっているため、そのゲノム構造解析が遅れていた。大山氏はゼニゴケミトコンドリア DNA が単一環状分子であることを発見、そのミトコンドリア DNA の全塩基配列を決定、植物ミトコンドリアゲノムの全遺伝子構成を世界に先駆けて解明した。特筆すべき成果として、ミトコンドリア内タンパク質合成のため、一部の核ゲノムコード転移 RNA 分子のミトコンドリアへの移行が必須であること、ゼニゴケミトコンドリア遺伝子のイントロンと菌類ミトコンドリアゲノムの相同遺伝子のイントロンが同じ起源であること、さらに、ゼニゴケミトコンドリアゲノムのイントロンが、ゲノム内で移動したこと、などの解明が挙げられる。大山氏のこれら一連の研究により、同一植物種について葉緑体ゲノム、ミトコンドリアゲノムが解読されたことは、オルガネラゲノムに関する遺伝情報システムおよび分子進化に関する研究に大きなインパクトを与えることとなった。

(三) ゼニゴケ雄性 Y 染色体のドラフト塩基配列の決定

ゼニゴケは半数体雌雄異株植物であり、雄には Y 染色体、雌には

X 染色体のみが存在する。大山氏は、特に雄性を決定している雄性 Y 染色体に焦点をあて、ドラフト塩基配列を決定し、その全遺伝子構成を明らかにした。この研究成果は、植物について雄性 Y 性染色体の全遺伝子構成が世界で初めて明らかにされたことを意味している。特に、雄性 Y 染色体に六四個の遺伝子を同定、そのうち一六個の遺伝子が雄性 Y 染色体のみに存在、雄性生殖器のみで発現していることを明らかにした。性の決定機構や生殖器の形態形成機構の解明ならびに性染色体の分子進化に関わる分子生物学的研究のアプローチの糸口が開かれたと言っても過言でない。

以上のように大山氏は、ゼニゴケ葉緑体およびミトコンドリアゲノムの全遺伝子構成に関する研究、ならびに雄性 Y 染色体の遺伝子構成と分子進化に関する研究により、これらの研究分野の体系化と発展に多大な貢献をしている。

主要な著書・論文の目録

〔総説・解説〕

1. K. Ohyama, H. Fukuzawa, T. Kohchi, H. Shirai, T. Sano, S. Sano, K. Umesono, Y. Shiki, M. Takeuchi, Z. Chang, S. Aota, H. Inokuchi, and H. Ozaki. Complete nucleotide sequence of liverwort *Marchantia polymorpha* chloroplast DNA. *Plant Mol. Biol. Reporter*, 4, 148-175 (1986).
2. K. Ohyama, Y. Ogura, K. Oda, K. Yamato, E. Ohta, Y. Nakamura, M. Takemura, N. Nozato, K. Akashi, T. Kanegae, and Y. Yamada. Evolution of

- Organellar Genomes. In: Evolution of Life. Ed by S. Osawa and T. Honjo. Springer-Verlag, pp.187-198 (1991).
- K. Ohyama. Organization and Expression of Genes of Plastid Chromosomes from Non-Angiospermous Land Plants and Green Algae. In: Cell Organelles. Ed by R.G. Herrmann. Springer-Verlag, pp.137-163 (1992).
 - K. Oda, K. Yamato, E. Ohta, Y. Nakamura, M. Takemura, N. Nozato, K. Akashi, T. Kanegae, Y. Ogura, T. Kohchi, and K. Ohyama. Complete nucleotide sequence of the mitochondrial DNA from a liverwort *Marchantia polymorpha*. Plant Mol. Biol. Reporter, 10, 105-163 (1992).
- [添補欄へ]
- K. Ohyama, H. Fukuzawa, T. Kohchi, H. Shirai, T. Sano, S. Sano, K. Umesono, Y. Shiki, M. Takeuchi, Z. Chang, S. Aota, H. Inokuchi, and H. Ozeki. Chloroplast gene organization deduced from complete sequence of liverwort *Marchantia polymorpha* chloroplast DNA. Nature, 322, 572-574 (1986).
 - H. Fukuzawa, T. Kohchi, H. Shirai, K. Ohyama, K. Umesono, H. Inokuchi, and H. Ozeki. Coding sequences for chloroplast ribosomal protein S12 from the liverwort, *Marchantia polymorpha* are separated far apart on the different DNA strands. FEBS Lett., 198, 11-15 (1986).
 - K. Ohyama, H. Fukuzawa, T. Kohchi, T. Sano, S. Sano, H. Shirai, K. Umesono, T. Shiki, M. Takeuchi, Z. Chang, S. Aota, H. Inokuchi, and H. Ozeki. Structure and organization of *Marchantia polymorpha* chloroplast genome. I. Cloning and gene identification. J. Mol. Biol., 203, 281-298 (1988).
 - T. Kohchi, K. Umesono, Y. Ogura, Y. Komine, K. Nakahigashi, T. Komano, Y. Yamada, H. Ozeki, and K. Ohyama. A nicked group II intron and *trans*-splicing in liverwort, *Marchantia polymorpha*, chloroplasts. Nucl. Acids Res., 16, 10025-10036 (1988).
 - K. Ohyama, T. Kohchi, T. Sano, and Y. Yamada. Newly identified groups of genes in chloroplasts. Trends in Biochemical Sciences, 13, 19-22 (1988).
 - T. Kohchi, T. Yoshida, T. Komano, and K. Ohyama. Divergent mRNA transcription in the chloroplast *psbB* operon. EMBO J., 7, 885-891 (1988).
 - K. Oda, T. Kohchi, and K. Ohyama. Mitochondrial DNA of *Marchantia polymorpha* as a single circular form with no incorporation of foreign DNA. Biosci. Biotech. Biochem., 56, 132-135 (1992).
 - K. Oda, Y. Yamato, E. Ohta, Y. Nakamura, M. Takemura, N. Nozato, K. Akashi, T. Kanegae, Y. Ogura, T. Kohchi, and K. Ohyama. Gene organization deduced from the complete sequence of liverwort *Marchantia polymorpha* mitochondrial DNA. A primitive form of plant mitochondrial genome. J. Mol. Biol., 223, 1-7 (1992).
 - E. Ohta, K. Oda, K. Yamato, Y. Nakamura, M. Takemura, N. Nozato, K. Akashi, K. Ohyama, and F. Michel. Group I introns in the liverwort mitochondrial genome: the gene coding for subunit I of cytochrome oxidase shares five intron positions with its fungal counterparts. Nucl. Acids Res., 21, 1279-1305 (1993).
 - K. Akashi, K. Sakurai, J. Hirayama, H. Fukuzawa, and K. Ohyama. Occurrence of nuclear-encoded tRNA^{Met} in mitochondria of the liverwort *Marchantia polymorpha*. Curr. Genet., 30, 181-185 (1996).
 - K. Akashi, J. Hirayama, M. Takenaka, S. Yamacka, Y. Suyama, H. Fukuzawa, and K. Ohyama. Accumulation of nuclear-encoded tRNA^{Met} (AGU) in mitochondria of the liverwort *Marchantia polymorpha*. Biochim. Biophys. Acta, 1350, 262-266 (1997).
 - S. Okada, M. Fujisawa, T. Sone, S. Nakayama, R. Nishiyama, M. Takenaka, S. Yamacka, M. Sakaida, K. Kono, M. Takahama, K. T. Yamato, H. Fukuzawa, A. Brennick, and K. Ohyama. Construction of male and female PAC genomic libraries suitable for identification of Y-chromosome-specific clones from the liverwort, *Marchantia polymorpha*. Plant J., 24, 421-428 (2000).

13. S. Okada, T. Sone, M. Fujisawa, S. Nakayama, M. Takenaka, K. Ishizaki, K. Kono, Y. Shimizu-Ueda, T. Hanajiri, K. T. Yamato, H. Fukuzawa, A. Brennicke, and K. Ohyama. The Y chromosome in the liverwort *Marchantia polymorpha* has accumulated unique repeat sequences harboring a male-specific gene. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 98, 9454-9459 (2001).
14. K. T. Yamato, K. Ishizaki, M. Fujisawa, S. Okada, S. Nakayama, M. Fujishita, H. Bando, K. Yodoya, K. Hayashi, T. Bando, A. Hasumi, T. Nishio, R. Sakata, M. Yamamoto, A. Yamaki, M. Kajikawa, T. Yamano, T. Nishide, S. Choi, Y. Shimizu-Ueda, T. Hanajiri, M. Sakaida, K. Kono, M. Takenaka, S. Yamaoka, C. Kuriyama, Y. Kohzu, H. Nishida, A. Brennicke, T. Shin-i, Y. Kohara, T. Kohchi, H. Fukuzawa, and K. Ohyama. Gene organization of the liverwort Y chromosome reveals distinct sex chromosome evolution in a haploid system. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 104, 6472-6477 (2007).