

(続紙 1)

京都大学	博士 (理学)	氏名	渡邊 誠太
論文題目	Phylogeny and taxonomic reexamination of the genus <i>Lilium</i> (Liliaceae) (ユリ属(ユリ科)の系統と分類学的再検討)		
(論文内容の要旨)			
<p>ユリ属 (<i>Lilium</i> L.) は、単子葉植物のユリ目ユリ科に含まれる多年生草本で、北半球の温帯域から高山帯域にかけて約120種が分布する (Govaerts 2020)。特に東アジアで種多様性が高く (Tamura 1998)、中国とその周辺国には約55種 (Liang & Tamura 2000)、日本には14種が自生している (田村 2015)</p> <p>ユリ属では古くから園芸的価値が見出されており、分類学者だけでなく園芸学者によっても、亜属、節、亜節などの属と種の間階層の分類学的研究が進められてきた (Wilson 1925, Comber 1949, Baranova 1988など)。これらの分類では、形態的特徴の内、よく目立ち最もわかりやすい花の形に着目して、分類が行われてきた。例えば、Wilson (1925) は東アジアのユリ属を花の形と雄蕊の湾曲状態から4節に分類し、Comber (1949) は花の形に加え、発芽特性などの生態学的特徴も含めて、ユリ属を7節に分類した。Baranova (1988) はこれまでの分類体系を踏襲しつつ、ユリ属を11節に分類した。このように、これらの分類体系は、いずれも形態学的形質に基づいて提案されたものであるが、互い注目した形質が異なっており、それにともない、結果も大きく異なっていた。また、分類形質として重要視されてきた花の形が本当に系統を反映しているかどうかの検証はなされないままとなっていた。</p> <p>1999年になると、サンガー法によるDNA塩基配列の解析が進み、ユリ属においても分子系統樹が構築されるようになってきた (Nishikawa et al. 1999, Hayashi et al. 2000, Kim et al. 2019など)。しかし、ユリ属では、しばしば葉緑体で構築した系統樹と核で構築した系統樹との間で示される系統関係が異なるため (Gao et al. 2013, Givnish et al. 2020など)、属内分類の再検討は保留されてきた。また、それぞれの系統樹は、解析種数の少なさや解析領域の少なさ、分岐を支持する枝の信頼確率の低さなどから、信頼性の高いものではなかった。</p> <p>また、東アジアのユリ属植物についても分類学的問題が山積しており、その一つがスカシユリ類の問題である。スカシユリ類は、お椀型でオレンジ色の花を上向きにつけるユリで、現在2種2変種(エゾスカシユリ、スカシユリ、ヤマスカシユリ、ミヤマスカシユリ)が認識されている (田村 2015)。他の野生のユリ類と比較しても花が大きく目立つため、園芸的に注目され、雑種や園芸品に対して付け</p>			

られた学名を含めると、野生植物2種2変種の範囲内で、スカシユリ類につけられた学名は100を超え、学名の使用に関して著しい混乱が見られる。そもそも、野生のスカシユリ類の種の範囲は不明瞭であり、スカシユリ類の分類学的研究は混乱している。その上、これまでに網羅的な分子系統解析は行われたことがなく、系統関係は不明であった。

そこで、本研究の目的は、(1)世界のユリ属64種を用いて極めて信頼性の高い葉緑体系統樹と核系統樹を構築し、得られた系統樹と形態形質に基づいて、これまでの分類体系を見直し、ユリ属の属内分類の新しい分類体系を提唱すること、(2)日本産スカシユリ類において葉緑体・核系統樹を構築し、さらに次世代シーケンサーを用いたMIG-seq法によりDNAの1塩基多型をゲノムワイドに検出して解析し、詳細な形態観察とあわせてスカシユリ類の分類学的再検討を行うことにある。

世界のユリ属の分子系統と属内分類については、葉緑体領域(*trnK*, *rps16*, *rpl16*, *psbA-trnH*, *trnS-trnG*, *atpF-atpH*, *trnL-trnL-trnF*, *atpB-rbcL*, *petA-psbJ*, *rpl32-trnL*: 9837bp)と核領域(ITS, ETS: 1069bp)に基づいて、ユリ属64種の大規模分子系統樹を最尤法と最節約法で構築した。また、形態を詳細に観察し、13個の形態形質情報を野外観察、さく葉標本、文献を通じて観察・記録した。

日本産スカシユリ類については、葉緑体領域(*rpl16*, *trnS-trnG*, *atpF-atpH*, *petA-psbJ*, *rpl32-trnL*: 3647bp)、核領域(ITS, ETS: 1008bp)に基づいて、スカシユリ類2種2変種37個体の分子系統樹を最尤法と最節約法で構築した。また、次世代シーケンサーを用いたMIG-seq法により、スカシユリ類2種2変種54個体のネットワーク解析とStructure解析を行った。さらに、詳細な形態観察を行い、9個の形態形質情報を野外観察、さく葉標本を通じて観察した。これらにより、スカシユリ類の分類の再検討を行った。

ユリ属64種において信頼性の高い分子系統樹を葉緑体と核のそれぞれで構築した結果、葉緑体系統樹と核系統樹が示す種の系統関係は必ずしも一致しなかったが、クレードに着目して両系統樹を比較すると、両系統樹に共通したクレードが12個見いだされた。12個のクレードは、13個の形態形質によって形態的に定義付けることが可能であった。よって、12個のクレードをそれぞれ節として認識し、ユリ属に12節を認めることを提案した。このうち、*Lilium* sect. *Wallichiana*, *L.* sect. *Bakeriana*を新しく記載し、*L.* sect. *Japonica*, *L.* sect. *Ecristata*を新ランクとて提案した。

スカシユリ類については、葉緑体と核の分子系統樹を構築した結果、両系統樹のトポロジーが異なっていた。関連する系統樹の枝長が長いことなどから、このトポロジーの相違の原因はincomplete lineage sortingではなく、雑種形成によ

るものと推定できた。そして、ヤマスカシユリはエゾスカシユリとスカシユリの雑種由来の種であることが示唆された。また、MIG-seqデータのネットワーク解析とStructure解析の結果から、従来のスカシユリは5つの分類群に分けるべきであることが判明した。また、これらの分類群は形態形質によっても支持されることがわかった。これらにより、スカシユリ類を3種2変種2品種1雑種に分類することが妥当であるとの結論に至った。このうち、*Lilium pacificum*と*L. maculatum* var. *sadoense*を新しく記載し、*L. maculatum* var. *maculatum* f. *monticola*と*L. maculatum* var. *maculatum* f. *spontaneum*を新ランクとして提案した。

(続紙 2)

(論文審査の結果の要旨)

本論文は、北半球の温帯域を中心に約120種が分布し、園芸的にも価値の高いユリ属の分類を、形態形質、葉緑体DNA、核DNAの観点から再検討したものであり、大きな意義がある。

属と種の間のカテゴリ階層の1つに節があり、これまでのユリ属の節分類は分子系統を反映しないことがわかっていたにもかかわらず、葉緑体DNAと核DNAに基づく系統関係が異なることから、節分類の改訂が進まなかった。しかし、本研究では誤同定回避のため、世界中から集めたサンプルを全て著者自らが同定し、同一サンプルを葉緑体10領域と核2領域の両解析に用いた結果、両系統樹に共通した12個のクレードの存在を見出すことに成功したところが本研究の最重要点であろう。加えて綿密な形態解析を行い、12クレードを支持する形態形質を発見し、12節を認め、新しい分類体系という形で結論を提示している。なぜ、ユリ属の祖先種から12節の祖先種に至る歴史の中では網状進化して、その後、節間に隔離が形成されたのかなど、ユリ属を理解する上で本質的な問題点も整理されている。日本だけでなく世界を対象として1つの属全体の分類に取り組んだスケールの大きい研究である。

次に本論文では、日本産ユリ属の中で最も分類が混乱しているスカシユリ類の分類学的再検討に取り組んでいる。日本中から広く材料植物を収集して形態解析を行った上、葉緑体5領域と核2領域の解析、さらにゲノムワイド解析を行った結果、日本産スカシユリ類は雑種起源種を介した複雑な網状進化をとげたことを突き止め、その進化の歴史に基づいて分類を再検討した。そして、もともと2種2変種と考えられていた日本産スカシユリ類を3種2変種2品種1雑種に分類することが妥当と結論付けた。この世界のユリ属の新しい節分類並びに日本産スカシユリ類の新しい分類は、ともに形態形質、葉緑体DNA、核DNAの情報から進化の歴史を再構築した上での分類で、説得力があり、高く評価できる。

よって、本論文は博士(理学)の学位論文として価値あるものと認める。また、令和4年3月30日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行った結果、合格と認めた。

要旨公表可能日： 年 月 日以降