

( 続紙 1 )

京都大学	博士 ( 理学 )	氏名	野田 博士
論文題目	Phylogeny and taxonomic reexamination of the genus <i>Dioscorea</i> (Dioscoreaceae) ヤマノイモ属 (ヤマノイモ科) の系統と分類学的再検討		
<p>(論文内容の要旨)</p> <p>ヤマノイモ属 (<i>Dioscorea</i> L.) は世界に約630種を含む大きな属で、熱帯域を中心に分布する。そして、日本などの温帯域にまで分布範囲を広げている。約630種もの種が熱帯域中心に分布することから、この属の分類学的研究は困難で、あまり進んでいるとは言えない。さらに、本属は雌雄異株であるが、雌花の形態的変異が乏しく、特に雌株では、同定の難しい場合がある。そして、地下茎の形態が多様で、分類の決め手になるのであるが、大部分の種がつる性なので、どこから生えているのかを捜すことが難しく、従って標本でも地下茎のついていない個体が多く、分類が困難な一因となっている。</p> <p>ヤマノイモ属の分類は、これまで主に形態形質に基づいて考案されてきた (Uline 1898, Knuth 1924, Burkill 1960, Huber 1998)。しかし、特に属内分類群の認識は見解の間で大きく異なっていた。分子系統学的研究に関しては、まず、Wilkinら(2005)が、葉緑体の<math>matK</math>遺伝子と<math>rbcL</math>遺伝子の塩基配列に基づいて、アフリカの種を中心とした67種の分子系統樹を構築した。続いて、Gaoら(2008)とHsuら(2013)は、中国の種を中心に解析した。その後、Viruelら(2016)は、葉緑体の<math>matK</math>, <math>rbcL</math>, <math>atpB</math>の遺伝子領域と<math>trnL-F</math>の遺伝子間領域の塩基配列を比較して、それまでのデータにアメリカ産種を加えて、135種の比較的大規模な分子系統樹を構築した。さらに、Maurinら(2016)は葉緑体の他の領域を用いてアフリカの種を解析、Coutoら(2018)はViruelら(2016)のデータを使って分岐年代推定を行い、Viruelら(2018)は核DNA (<math>Xdh</math>) の塩基配列を用いて解析し、Soto-Gomesら(2019)は、34種と解析種数こそ少ないが、核の264遺伝子のデータを用いて系統解析を行った。しかし、これまでは、日本を含む東アジアや東南アジアの種があまり解析には含まれて来ず、ヤマノイモ属の系統関係の全体像は明らかではなかった。それゆえ、分子系統樹を用いて混乱している属内分類群の認識を再検討する試みはなされて来なかった。</p> <p>日本産ヤマノイモ属に関しても、種を網羅的に取扱った分子系統解析は行われたことがない。また、種内の葉形変異が大きく、種間に葉形の変異幅の明瞭なギャップを見出しにくいこともあり、さらに複数種が同所的に生育することもしばしばあるにもかかわらず、これまで雑種形成についても分子の側面から検討されることがなかった。種認識に関しては、Yamashita and Tamura (2016)の見解はあるものの、特に南西諸島の植物を中心に、種認識は混乱している。</p> <p>本研究の目的は (1) 東アジア並びに東南アジアの種を含めた世界のヤマノイモ属の大規模な分子系統樹を構築すること、(2) その分子系統樹に基づいて、これまで</p>			

分子の観点から再検討されることがなかった属内分類群を見直し、旧世界のヤマノイモ属の属内分類群レベルの新しい分類体系を設立することによって、旧世界のヤマノイモ属の多様性の構造を明確に示すこと、(3) これまでやはり分子の観点から再検討されて来なかった日本産ヤマノイモ属の分類を分子系統学的側面から整理し、特に著しく混乱していた南西諸島産植物の種認識を明確にすることにある。

世界のヤマノイモ属の分子系統と旧世界産植物の属内分類については、葉緑体DNA (*matK*, *rbcL*, *atpB*, *trnL-F* : 3,754bp) に基づいて、ヤマノイモ属183種273個体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、染色体、花粉、種子を含む10種類の形質情報を、野外調査時の観察、さく葉標本の検討、文献調査などにより収集し、Mesquiteを使って形質進化を推定した。そして、分子系統樹の各クレードの基部で新たに獲得されたと推定できる形質を見出して、分子系統樹と形態などの形質に基づいて、旧世界のヤマノイモ属の属内分類群レベルの新しい分類体系を設立した。

日本のヤマノイモ属の分子系統と分類学的再検討については、葉緑体DNA (*matK*を含む*trnK*, *rbcL*, *atpB*, *trnL-F*: 6,288 bp) に基づいて、日本に分布する全種全変種を含むヤマノイモ属26種2変種123個体の詳細な分子系統樹を最尤法と最節約法で構築した。さらに、*Enantiophylum*節と*Dioscorea*節については、核DNA (*PHYC*, 18S rDNA) の分子系統樹を構築し、葉緑体分子系統樹と比較した。葉緑体の*trnK*、核の*PHYC*、18S rDNAを用いてヤマノイモ属の分子系統樹を構築する試みは、本研究が初めてである。その後、ILDテストを経て、葉緑体データと核データの結合データセットを作成し(合計 8,624-8,647 bp)、最尤法と最節約法で、より詳細な分子系統樹を構築した。そして、その分子系統樹を基軸として、あわせて雄蕊形態の観察なども行うことにより、日本産ヤマノイモ属の分類を再検討した。

葉緑体DNAに基づいた世界のヤマノイモ属の大規模分子系統樹を構築した結果、属内に27の主要なクレードが形成された。そのうち20の主要クレードは、旧世界の植物によって構成されていた。そして、染色体基本数、倍数性、地下茎、花粉形態、種子形態などの形質進化を調べて、現在見られるヤマノイモ属の多様性の成立過程を推定した。また、ヤマノイモ属にヤマノイモ亜属と*Helmia*亜属の2亜属を認めることを提案した。

次に、大規模分子系統樹に基づいて、旧世界のヤマノイモ属に20節を認めることを提案した。このうち、*Dioscorea* sect. *Afroborderea*, *D.* sect. *Perennia*, *D.* sect. *Pseudohannicorea*, *D.* sect. *Pseudostenophora*を新しく記載し、*D.* sect. *Tamus*を新ランクとした。また、12のレクトタイプ指定を行った。

日本産のヤマノイモ属については、葉緑体DNAと核DNAに基づく系統樹を比較した結果、ILDテストの値が0.1より大きくなり、両系統樹のトポロジーは大きくは変わらないことが判明し、網状進化の痕跡は認められなかった。そして、沖縄県大東島のルゾンヤマノイモと考えられてきた植物はキールンヤマノイモであること、イズドコロは*Dioscorea collettii*の変種とするのが妥当であることなどを見出した。その結果に基づいて、日本には16種3変種のヤマノイモ属が分布すると結論付けた。

(続紙 2 )

(論文審査の結果の要旨)

本論文は、熱帯域を中心に分布し、600種以上からなるヤマノイモ属の分類を初めて分子の観点から再検討したもので、大きな意義がある。

本論文では、亜属や節などの属内分類群は単系統であるべきという考え方にに基づき、属内分類群は、今回構築したヤマノイモ属の大規模分子系統樹のブートストラップ値90%以上の強固なクレードであることを前提としている。そして、それらの強固なクレードのうち、形態的共有派生形質をもつものを属内分類群とすることにより、客観的な属内分類群の認識を試みている。これにより、ヤマノイモ属という大きな属の形態的多様性を、進化の道すじに従って、階層的に示すことに成功している。その結果、旧世界産ヤマノイモ属の中に2亜属20節を認識している。そのうち、4節は本論文で新しく記載したもので、1節は新ランクであった。さらに、12のレクタイプ指定を行っている。まさに、旧世界産ヤマノイモ属の新しい分類体系を設立したと言える。

日本産ヤマノイモ属については、まず、網状進化の可能性は高くないことを示している。そして、これまで混乱を極めてきた南西諸島産植物の分類を詳細な分子系統樹を軸にして客観的に整理している。その結果、これまでルズンヤマノイモと考えられてきた大東島の植物は実はキールンヤマノイモであることや、これまで認められたり認められなかったりしてきたユワンドコロやアマミタチドコロは独立種と考えられること、ヤマノイモの南限はトカラ列島ではなく奄美大島であることなどを見出した。さらに、イズドコロは、台湾以西に分布する *Dioscorea collettii* が隔離分布したものであることを突き止め、*D. collettii* の変種として認識することを提案するなど、これまでの日本産ヤマノイモ属の分類を説得力のあるものに改変しており、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2年2月7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