

ヤマノイモ属（ヤマノイモ科）の系統と分類学的再検討
Phylogeny and taxonomic reexamination of the genus *Dioscorea* (Dioscoreaceae)

野田 博士
Hiroshi Noda

序論

ヤマノイモ属 (*Dioscorea* L.) は、熱帯を中心に、温帯にまで分布域を広げる単子葉植物ヤマノイモ科の多年生草本で、世界に 600 種以上が知られている。根茎または塊根をもち、花は単性で小さく、雌雄異株、殆どの種はつる性の茎をもつ。多くの種で果実はさく果となり、種子に翼が発達する。腋芽がムカゴをつくり、栄養繁殖する種もある。

ヤマノイモ属の分類は、これまで形態形質に基づいて Uline (1898)、Knuth (1924)、Burkill (1960)、Huber (1998)らによって提案されてきたが、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。分子系統解析については、まず、Wilkin ら(2005)が葉緑体 DNA (*matK*, *rbcL*) 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。その後、Gao ら(2008)や Hsu ら(2013)は主に中国の種を中心に解析し、Viruel ら(2016)は葉緑体 DNA (*matK*, *rbcL*, *trnL-F*, *atpB*) の塩基配列を用いてそれまでのデータにアメリカの種を加えて 135 種の比較的大規模な分子系統樹を構築した。その後、Maurin ら(2016)は他の葉緑体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を推定、Viruel ら(2018)は核 DNA (*Xdh*) の塩基配列を用いて解析し、Soto-Gomes ら(2019)は核の 264 遺伝子のデータを用いて 34 種の系統解析を行った。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。

また、日本産ヤマノイモ属に関しては、網羅的な分子系統解析は行われたことがない。葉の形の種内変異が大きく、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、雑種形成についても分子の側面から検討されたことがなかった。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。

本研究の目的は、まず、東アジアや東南アジアの種を含めた世界のヤマノイモ属の分子系統樹を構築すること (第一章)、そして、その分子系統樹と形態形質に基づいて、これまで分子の観点から再検討された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を明確にすること (第二章)、次に、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に整理し、特に混

乱を極めていた南西諸島産植物の種認識を明確にすること（第三章）にある。

材料・方法

第一章・第二章では、葉緑体領域（*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、染色体基本数を含む 10 種類の形態形質の情報を、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（第一章）。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、分子系統樹と形態等の形質に基づいて、旧世界の新しい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。

第三章では、まず、葉緑体領域（*matK* を含む *trnK*, *rbcL*, *atpB*, *trnL-F*: 6,288 bp）に基づいて、日本を中心としたヤマノイモ属 26 種 2 変種 123 個体の詳しい分子系統樹を最尤法と最節約法で構築した。さらに、*Enantiophyllum* 節と *Dioscorea* 節については、核領域（*PHYC*, 18S rDNA）の分子系統樹を構築し、葉緑体系統樹と比較した。葉緑体の *trnK*、核の *PHYC* と 18SrDNA 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詳細な分子系統樹を構築した。そして、その分子系統樹を軸にして、併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。

結果と考察

葉緑体の大規模分子系統樹を構築した結果、ヤマノイモ属に 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、種子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（第一章）。

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. *Afroborderia*, *D.* sect. *Perennia*, *D.* sect. *Pseudoshannicorea*, *D.* sect. *Pseudostenophora* を新しく記載し、*D.* sect. *Tamus* を新ランクとした。また、12 のレクトタイプを指定した（第二章）。

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、沖縄県大東島のルズ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 *D. collettii* の変種とするのが妥当なことなどを見出した。その結果、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（第三章）。