

# 日本列島の樹木の遺伝的なりたちと保全

## Genetic structure of Japanese tree species and their established process and conservation

津村 義彦\*

Yoshihiko TSUMURA\*

独立行政法人 森林総合研究所  
Forestry and Forest Products Research Institute

### 摘 要

わが国の樹木の遺伝構造は日本列島の形成過程や種の移入時期や経路などと密接に関連している。日本列島の原型は約 800 万年前に形成され、現在の日本では亜熱帯から亜寒帯までの気候帯が存在する。また日本海側と太平洋側で冬季の気候が大きく異なり、これも遺伝的分化を促進させている。過去 30 万年の間にも 3 度の氷期を経験し、植物は気候に応じて分布変遷を繰り返して、現在の分布を形成している。この分布変遷の過程で集団の保有する遺伝的組成も変化し、分布域全体を見ると遺伝的に少しずつ異なった集団が形成されている。この遺伝構造は遺伝的多様性や進化の可能性を残す意味でも重要であり、将来にわたって保全する必要がある。そのために森林の人為的な攪乱を最小限にする樹種の種苗移動の遺伝的なガイドラインを整備する必要がある。

キーワード：遺伝構造, 遺伝的多様性, 気候, 日本列島, 氷河期

Key words : genetic structure, genetic diversity, climate, Japanese Archipelago, ice age

### 1. はじめに

日本列島は南北に長く北海道から南西諸島まで約 3,000 km にわたっており、亜熱帯から亜寒帯までの気候帯が存在する。これらの地域に様々な森林が成立し多様な生態系を形作っている。現在の森林はこれまでの気候変動や地形の変化の結果として形成されている。過去 30 万年の間にも 3 度の氷期を経験し、約 2 万年前の最終氷期は現在よりも 7°C ほど平均気温が低い状態であったと言われている。植物は気候に応じて分布変遷を繰り返して、現在の分布を形成している。この分布変遷の過程で集団の保有する遺伝的組成も変化し、分布域全体を見ると遺伝的に少しずつ異なった集団が形成される。地理的な距離が近い集団はお互いに遺伝的に類似しているが、距離が離れるほど遺伝的にも遠くなる。このようにして形成されたものを遺伝構造と呼ぶ。そのため同種でも、比較的乾燥している地域や湿潤な地域などの異なる環境に生育していると、淘汰の方向が違っているために、遺伝的にもそれぞれの地域に適した個体が生育していくことになる。このようにして形成されてきた遺伝構造は歴史のおよび進化的な経緯のもとに成り立っている。そのため、この遺伝構造を壊すことなく維持していくことは人類の自然

遺産を守るためにもきわめて重要なことである。

本稿では森林の遺伝構造の成立過程やその要因について解説し、その森林の遺伝的保全方法について述べる。

### 2. 日本列島の形成と気候変動

日本列島がほぼ現在の形になったのは約 800 万年前と考えられている<sup>1)</sup>。地殻変動の歴史からみると、約 7,000 万年前、日本列島はアジア大陸の一部であった。約 2,500 万年前に日本列島とアジア大陸との間に地溝帯が形成され大陸から離れ始めた。約 1,450 万年前は日本海の原型ができ、西日本はほぼ陸地であったがアジア大陸とつながっており、東日本の大部分はまだ海のままであった。約 800 万年前にようやく日本列島の原型が形成されている。

この地球上には過去に何度も氷河期が訪れている。アメリカ大陸やヨーロッパ大陸は北部の大部分が氷河に覆われた時期もあった。日本は北海道の一部が氷河に覆われただけで、その他の地域は氷河期でも氷の覆われたことはないと考えられている。例えば最終氷期の最寒冷期(約 1 万 8,000 年前)の東京では現在よりも平均気温が 7°C 程度低かったと言われている。つまり氷河期の東京は現在の日本の亜高

受付：2013 年 4 月 2 日, 受理：2013 年 7 月 22 日

\* 〒 305-8687 茨城県つくば市松の里 1, e-mail : ytsumu@ffpri.affrc.go.jp

山地帯くらいの涼しい気候であった。その証拠として最終氷期の頃の東京の地層からはトウヒ属やツガ属の花粉が検出されている<sup>2)</sup>。数億年前にも何度か大きな氷期があったと考えられているが、近年のように氷河期が周期的に訪れるようになったのは約300万年前頃からだと言われている<sup>3)</sup>。最初は寒冷期と温暖期の差が小さかったが、約100万年前からは寒冷期と温暖期の差が大きくなっており10万年くらいの周期で氷河期が訪れている。氷河期には気温が低下し氷河が発達したため海面も下がり日本列島が大陸と陸続きになる。このように日本列島の原型が形成された後も、氷河期とともに大陸と陸続きになったり離れたりを繰り返して現在に至っている。

### 3. 森林分布の歴史の変遷

日本列島の形成と気候変動の結果、同じ地点でも植生が数千年から数万単位で変化している。過去の地層内にある古い花粉を調査すると、年代ごとに見られる花粉の種類と量でその当時の植生を推測することができる。花粉の外壁の主成分はスポロポレンという化学的に非常に安定な物質からできており、長期間にわたって分解されずに地中に残っている。これらの古い年代の花粉を調査することを花粉分析と呼び、古植生を復元する最も有力な手法である。

京都で行われた花粉分析の事例を見ると<sup>4)</sup>、2万5,000年前から1万2,200年前頃までは最終氷期の最寒冷期であったため、モミ属、ツガ属、トウヒ属、マツ属、カバノキ属が優占していた。この時期の京都は現在の亜高山帯くらいの寒冷な気候であったと考えられる。1万2,000年前から9,000年前頃に気温の上昇とともにブナ、コナラ属が急速に増加している。このころは現在の冷温帯気候くらいだったようである。9,000年前頃以降はブナの花粉が減少し、スギの花粉が急速に増加している。まさに現在の京都の気候に近い状態であったのだろう。この同じ地点で見ても過去2万年の間に植生が大きく変化している。花粉分析法を用いることで、動かないはずの樹木が長い年月をかけて分布を変化させていることが分かる。

また氷河期が訪れるたびに海面が低下し、日本列島が大陸と陸続きになった。そのたびに人の移動とともに動植物も大陸から日本列島へ、また一部は日本列島から大陸へ分布拡大を行ったと考えられる。この時、朝鮮半島経由の南方由来とロシアのサハリン経由の北方由来の植物種があった。そのため現在でも大陸と日本列島で共通に見られる樹種が多く存在する。温暖な間氷期になると大陸と日本列島は海で隔てられ、それぞれの樹木種は独自の進化を遂げることになる。その典型的なものが日本海要

素<sup>5)</sup>とよばれるもので、多雪地帯に適応した種が東北地方から中国地方にかけての日本海側で多く見られる。大陸と日本列島が海で隔てられている時間が長いほど、お互いに遺伝子の交流がなくなるため遺伝的な違いが大きくなる。日本海側要素は、生育環境の違いによる淘汰が働いた結果、多雪に適応した種や亜種などが新たに生じたものである。

このように種が南北を移動することで生じる遺伝的な違いと、太平洋側と日本海側の冬期の気候条件の違いによる淘汰が絡んで遺伝的な構造をより複雑化している。種によっては日本海側の多雪に適応できず、寡雪地域にしか分布しない樹種も多い。気候条件の異なる日本海側と太平洋側の両方に分布する樹種は、両側で大きく遺伝的に分化しているものが多い。冬期の環境が異なる両側で変種レベルに分類される種もある。このような植物の例として、太平洋側のイヌガヤに対して日本海側のハイイヌガヤ、同様にマンサクに対してマルバマンサクなどがある。

### 4. 南方由来と北方由来

ハイマツ天然林はロシアの東シベリアから日本の北海道と中央山岳地帯の高標高にかけて分布しており、日本が分布の南限にあたる。ハイマツは氷河期に陸続きとなったサハリンを経由してわが国に分布を拡大してきたと考えられている。この種の日本での遺伝構造を酵素多型のアロザイムを用いて調査した研究では、北海道から中部山岳にかけて遺伝的多様性が急速に減少している(図1)<sup>6)</sup>。また北海道の集団間の遺伝距離は大きく、長い間、隔離状態であったことが分かる。間氷期にこのハイマツ林が急速に本州へ分布拡大し中部山岳の高標高の産地に定着したため、中部山岳の各ハイマツ林は遺伝的に近縁である北海道集団と比較すると、中部山岳の各ハイマツ林は比較的近年に成立した森林であることが明らかになった。このようにハイマツは遺伝的な分析結果からも明らかに北方由来であることが分かる。

一方、氷期に西日本に逃避していた樹種は西日本の集団で遺伝的多様性が高く、東北日本の集団は遺伝的多様性が低い。この例としてスギを挙げることができる<sup>7)</sup>。マイクロサテライトマーカー11遺伝子座で天然分布域をカバーする29の天然林集団を解析した結果、西日本集団のなかで逃避地だと考えられている伊豆半島周辺、若狭湾周辺、隠岐の島および屋久島の集団が特に遺伝的多様性が高かった(図2)<sup>7), 8)</sup>。樹木は一世代が数十年から数百年と非常に長いために、約2万年前の最終氷期の頃の遺伝的多様性が現在でも十分に保持されていることが明らかになっている。調査した集団は人為的影響により小集団化している森林もあったが、数百個体が残存していればある程度の遺伝的多様性は保持されて

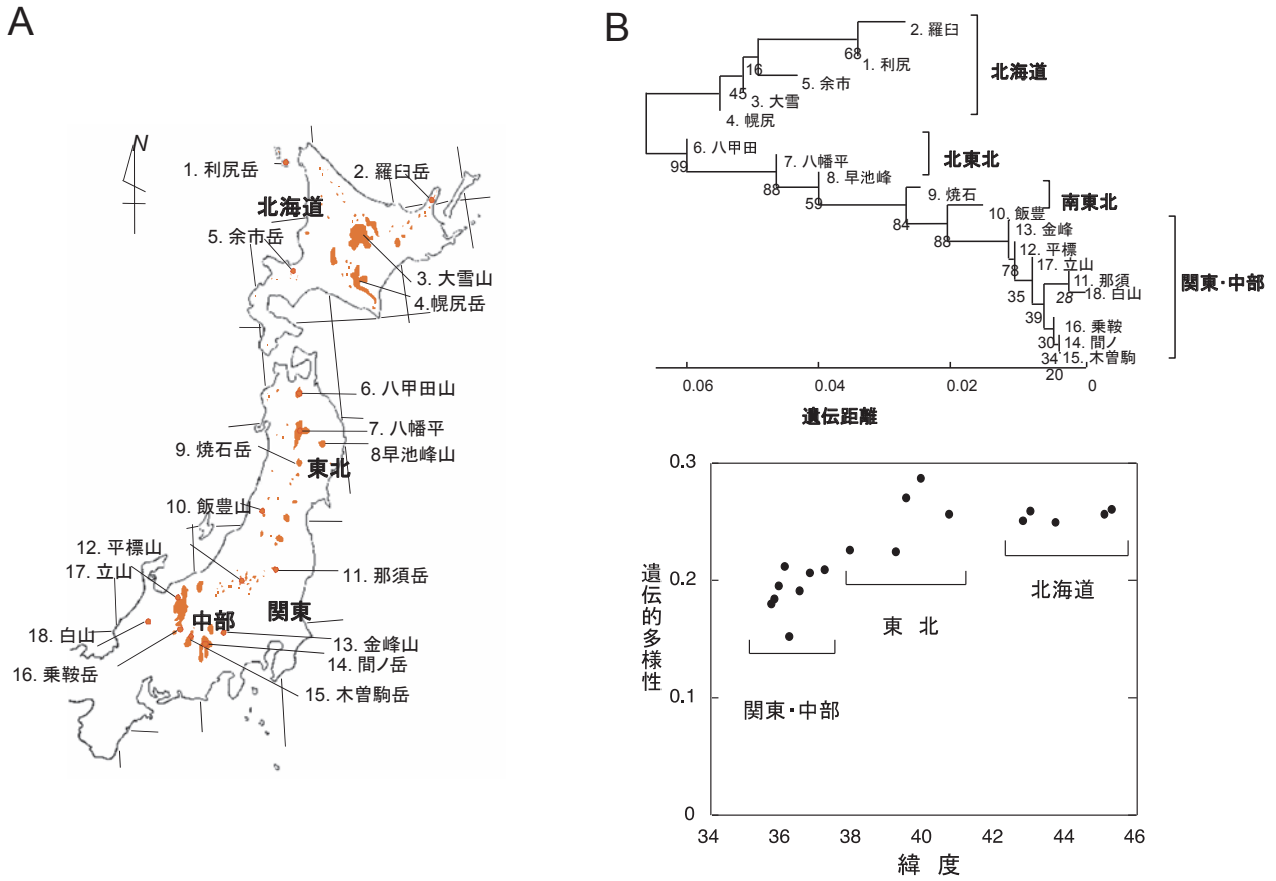


図1 ハイマツの天然分布(赤で示した地域)と調査した18集団(A)とそれらの遺伝的な関係(B) (Tani *et al.*<sup>6)</sup>を改変)。中部および関東の集団は遺伝的に近縁で比較的近年に形成されたと考えられる。

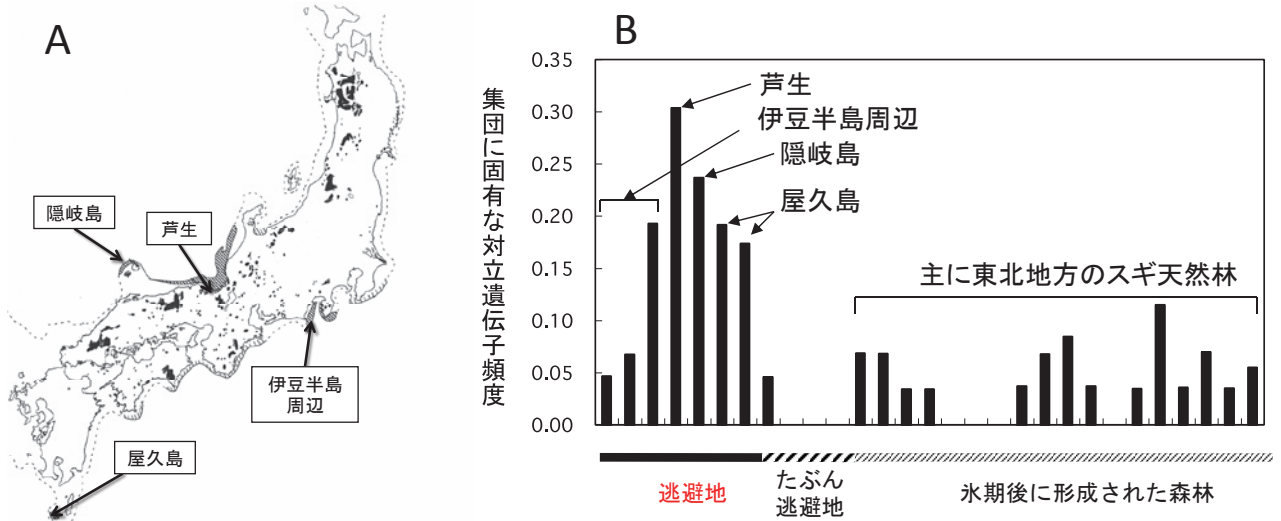


図2 現在のスギ天然林の分布と最終氷期頃のスギの分布<sup>6)</sup>(A), およびスギ天然林の遺伝的多様性<sup>7)</sup>(B)。

いることが明らかになった。

このように南方および北方由来ともにその起源的な集団は遺伝的多様性が高く、その後の分布拡大で生じた二次的集団は遺伝的多様性が減少している。これは分布拡大時に稀な対立遺伝子を保有する個体が集団サイズの減少(ボトルネック効果)とともに欠落した結果である。起源的な集団から二次的に形成された集団の端まで、このプロセスを経て徐々に遺

伝的多様性を減少させていくため、地理的な遺伝的勾配が形成される。

### 5. 日本海側と太平洋側での遺伝的な違い

日本海側と太平洋側の両方に分布している樹種で、日本海側と太平洋側に分けて遺伝的な分化程度を見てみると太平洋側よりも日本海側でより遺伝的

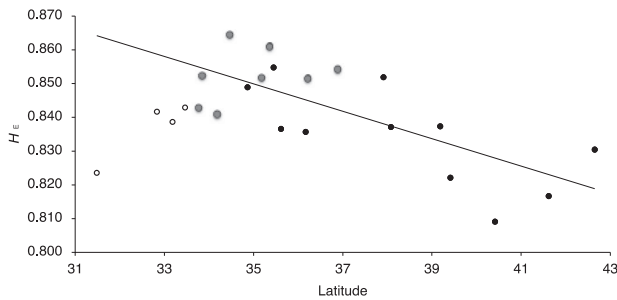


図3 ブナ 23 集団のヘテロ接合度  $H_e$  と緯度との関係 (Hiraoka and Tomaru<sup>9)</sup> を改変). 白丸は九州の集団, グレーは太平洋側集団. 緯度が上がるに従って  $H_e$  (ヘテロ接合度) が減少している.

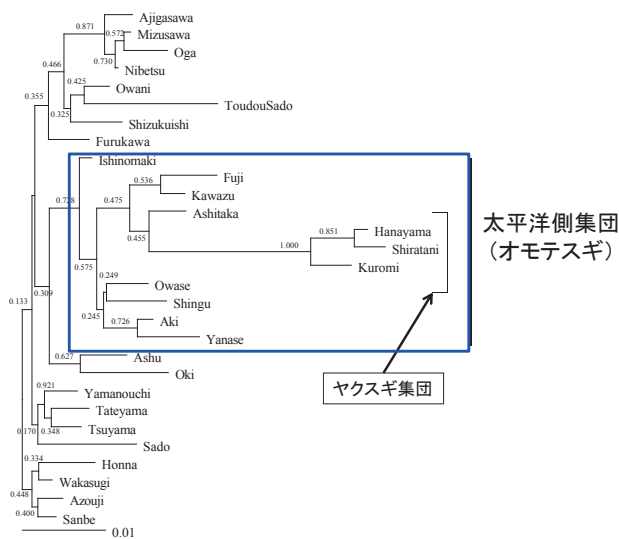


図4 スギ天然林 29 集団を 146 遺伝子座で解析した集団の系統樹 (Tsumura *et al.*<sup>12)</sup> を改変). 日本海側集団 (ウラスギ) と太平洋側集団 (オモテスギ) が明瞭に遺伝的分化をしている.

分化が進んでいる樹種が存在する。例えば 14 遺伝子座のマイクロサテライトマーカーで 23 集団のブナ天然林を調査した事例を見てみると<sup>9)</sup>, 太平洋側集団は遺伝的分化度 ( $R_{ST}=0.018$ ) が小さく地理的な遺伝的勾配もほとんどないが, 日本海側集団は遺伝的分化度 ( $R_{ST}=0.023$ ) が相対的に大きく東北から南西に向かってヘテロ接合度について明瞭な遺伝的勾配が存在する (図 3)。これは氷期ごとに分布が縮小や拡大を繰り返した結果の累積的な創始者効果の影響であろうと筆者らは考察している。しかし, これは北方の集団数とも関係しており, 北緯 36 度以上の集団が日本海側では多く, 太平洋側では 1 集団のみである。また北緯 36 度以上の集団の遺伝的多様性が低いことが地理的な遺伝的勾配を形成しているとも言える。要するに氷河期に北緯 36 度以上にはブナの集団がほとんどなかったか, 小集団だけが生存していたために, ボトルネック効果により遺伝的多様性が減少したことになる。この解釈は筆者らの累積的な創始者効果の解釈とは矛盾しない。ミトコンドリア DNA や葉緑体 DNA でも同様の結果が得られている<sup>10), 11)</sup>。

またスギでは 146 遺伝子座の CAPS (Cleaved Amplified Polymorphic Sequences) マーカーで 29 の天然林集団を調査した結果, 日本海側と太平洋側にそれぞれ分布する集団が明瞭に遺伝的分化をしていた<sup>12)</sup> (図 4)。これは分類学上, 日本海側に分布するウラスギと太平洋側に分布するオモテスギの分類が遺伝子を用いた解析で証明されたことを意味している。このなかでもヤクスギは本州のスギ天然林とは遺伝的な違いが大きくなっている。これは本州との間にある九州に大きなスギ天然林が存在せず, 長い間, 隔離状態になっていたため本州のスギ天然林と遺伝的な違いが大きくなったことを示すと考えられる。

このように遺伝的な構造は単に緯度による南北の違いだけではなく, 日本列島の太平洋側と日本海側の冬季の気候の違いでも形成される。

## 6. 樹木の種苗移動のガイドライン

### 6.1 遺伝的攪乱

遺伝的に異なる集団を植栽した場合, 遠縁の個体同士の交配で雑種強勢 (heterosis) を示すことがある。これは遺伝的に異なる個体同士の交配で, よいものが現れる現象のことを言う。野菜やトウモロコシなどの育種にはこの原理が使われ, 実際に  $F_1$  種子が販売されている。遠縁の個体同士の交配で問題となるのは, 局所環境に適応した遺伝子型をもった集団に適応していない遺伝子型を植栽した場合である。この環境に適応していない遺伝子型の個体が偶然に生育した場合に, 周辺の個体と交配し次世代 (雑種第一世代) を残すことになる。これらの雑種第一世代は適応的な遺伝子 (対立遺伝子) をヘテロ接合型で保有しているため, この局所環境でも適応できる。しかし雑種第二世代になると, この適応的遺伝子座がメンデルの分離の法則通りに遺伝分離し適応的でない遺伝子型が出てくる。この場合にこれらの個体群はこの局所環境では生育が難しく衰退していく。これがメンデルの分離の法則に従って, 組換えが起こらなければ交配集団の 4 分の 1 が生育できないことになる (図 5)。世代を重ねるごとに適応的でない個体群が死滅していき, もともと存在していた適応的な個体群の遺伝的多様性も減少していく。そのためこの局所個体群が長い年月をかけて形成してきた適応的な遺伝子型が崩壊していく。この現象は雑種崩壊 (hybrid breakdown) や希釈 (dilution) と言われ, 遠交弱勢 (outbreeding depression)<sup>13) - 15)</sup> の結果を生じることが多い。遠交弱勢は適応的な遺伝子がホモ接合型で有利な場合は雑種第一世代でも起る現象である。雑種第一代目でヘテロ接合型になり弱勢が生じることになる。この現象はいくつかの種ですでに報告されている。Stacy<sup>16)</sup> の研究によるとスリランカの *Syzygium rubicundum* と *Shorea cordifolia* の

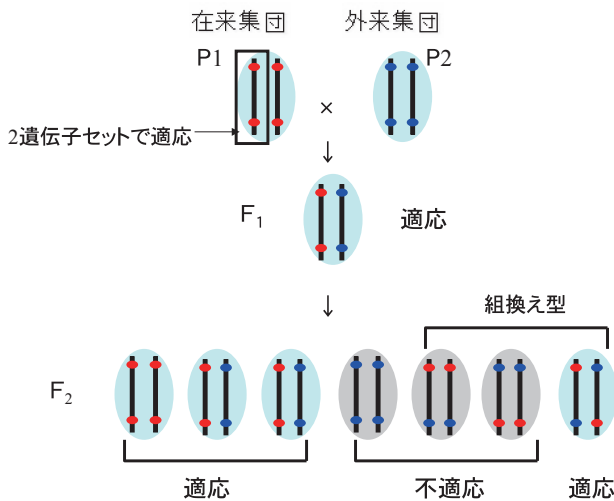


図5 外来集団を植林した場合の遠交弱勢の一例。異なる遺伝子座の2つの赤い対立遺伝子がある場合のみ適応的である例。集団レベルでは次世代でも適応する個体は存在するが、遺伝的多様性が徐々に減少していく。

2樹種で異なる集団間の交配が近隣個体や同集団内個体との交配に比べ有意に適応度が低下することを報告している。雑種第一世代で遠交弱勢の結果、適応度が減少すると、それに伴って、在来集団の遺伝的多様性も減少していく。実際の遠交弱勢のメカニズムは遺伝子間の相互作用や複数の遺伝子のブロックが保たれている場合に適応的だったりすることが多く、もっと複雑な場合がある。

由来の異なる集団を同じ場所に植栽すると、雑種第一世代の雑種強勢で生育がよいものでも世代を重ねると遠交弱勢が現れ衰退していくものがある<sup>17)</sup>。このように自然が長い時間をかけて築き上げた遺伝構造を植栽などの人為的に攪乱すると集団や種の衰退につながる可能性がある。これが遺伝的攪乱の問題点である。

## 6.2 ガイドラインの重要性

植林に用いる苗や種子は遺伝的な組成が植栽地域の同種の集団と遺伝的に近縁なものを用いればよい。主要針葉樹種では種苗の配布区域が決められており、また天然分布範囲での遺伝構造が明らかになっている種が多いため<sup>12), 18) - 21)</sup>、これらの報告をもとに種苗の移動可能範囲を把握することができる。しかし広葉樹や造林樹種でない針葉樹では林業種苗法の適応も受けないので早急に主要な樹種での遺伝構造を明らかにする必要がある<sup>22)</sup>。現在までにわが国の広葉樹で遺伝構造が調べられている樹種は約40種ほどである。そのうち最もよく調査が行われているのがブナである<sup>10), 11), 23), 24)</sup>。ブナについてはすでに十分なデータがあるため現時点である程度の種苗配布範囲の設定が可能である。その他の樹種ではまだ十分なデータが出ていないため、これらの調査結果をまっけて種苗の配布範囲の決定を行うことになる。しかし遺伝構造の調査で得られる集団間の遺伝的な違いを示す  $G_{ST}$  や  $F_{ST}$  などの遺伝的分化係数

は相対的な値であるため、母性遺伝する葉緑体DNAと両性遺伝する核DNAの両方のデータをもとに種苗配布のガイドラインを構築する必要がある<sup>22)</sup>。また種苗配布の遺伝的ガイドラインを着実に実行するためには、種苗の生産体制や配布体制も整備する必要がある。広葉樹の一部についてはすでに種苗配付のための遺伝的ガイドラインを作成している<sup>25)</sup>。しかし、この遺伝的ガイドラインは進化的に中立なDNA領域を用いて作成しているため暫定的なものである。将来は後で述べるように適応的な形質や遺伝子も加味したガイドラインにすべきである。

## 6.3 使用するゲノム

植物には一般的に母性遺伝するオルガネラDNAと両性遺伝する核DNAが存在する。これら両方のゲノムの変異を調べることにより、より正確に集団間の遺伝的分化を把握することができる。なぜなら両性遺伝する核DNAでは花粉および種子の両方を通して次世代に伝わるが、母性遺伝するオルガネラDNAでは一般に花粉に比較すると拡散範囲の限られる種子を通してしか伝わらないため、遺伝的分化をより明瞭に示す可能性が高いためである。

## 6.4 環境適応的形質

本来は中立的なDNAマーカーだけではなく、環境適応的な遺伝情報も加えて遺伝的ガイドラインを作成する必要がある。環境適応的な遺伝情報を取得するためには、いくつかの方法がある。1つは産地試験林を設置して長期間にわたって形質を調査する方法で、様々な産地から種子を収集して、同じ環境条件の1カ所に植栽し成長や形質を調査する。産地試験には発芽や初期成長だけをみる短期調査と材形質などまでも調査する長期調査がある。成長だけでなく材質までも調査する長期試験となると20年以上の年月が必要となるため、かなりの時間と経費がかかる。

また地域環境適応的な遺伝子を短期間で実験的に検出する方法がいくつか開発されている。その1つが量的形質遺伝子座(Quantitative Trait Loci: QTL)解析である。QTL解析は交配家系を用いて、連鎖地図を構築し、それぞれの個体の形質を調査して、各遺伝子座の遺伝子型と形質との関係を調査して量的形質に関する遺伝子座が連鎖地図上のどこに位置して、その効果の程度はどれほどかを解析する方法である<sup>26)</sup>。QTL解析は遺伝率の低い形質も解析が可能であり、複数の遺伝子座が関与する形質でも解析が可能であるため、作物の育種では盛んに用いられている方法である。しかし、ここで検出されたQTLは家系内でしか使用できない。すなわちQTL解析で用いた家系内であれば、近傍のマーカー(遺伝子座)を用いて特定のQTLをもった個体の選抜が可能であるが、遺伝的な背景が異なる家系では同じ近傍のマーカーを用いても選抜はできないことがある。

そのため作物の育種のように限られた材料での調査に向いている。

この他に実験的な手法として、最近、開発された複数の方法がある。遺伝子座ごとの塩基配列を用いた中立性の検定は、遺伝子の塩基配列を複数個体で解析し、この遺伝子が中立かどうかをモデルに基づいて統計検定する方法である。検定方法には Tajima'D<sup>27)</sup>、Fu and Li<sup>28)</sup>、Fay and Wu<sup>29)</sup>、HKA テスト<sup>30)</sup>、MK(McDonald-Kreitman)テスト<sup>31)</sup>などの方法がある。Tajima'D は調べた遺伝子の多型サイト数と塩基多様度からそれぞれ  $\theta$  を求めて比較して、淘汰の有無を調べる方法である。Fu and Li の方法は外群を用いて系統樹を構築し、内部枝と外部枝で生じた突然変異を比較することによって淘汰の有無を検出するものであるが、Tajima'D の方が検出力は高いようである。Fay and Wu の方法は  $\theta$  の推定量から中程度と高程度の頻度の突然変異を比較して淘汰を検出するものである。HKA テストは、中立説では進化速度の速い遺伝子は高い多型性を示すことが期待されることに着目して、種内と種間の遺伝子の配列の分化の程度と多型の程度が一致しているかどうかで中立性の検定を行う方法である。MK テストは集団内(種内)と集団間(種間)の同義塩基置換差異と非同義塩基置換差異との関係を用いて検定を行う方法である。

アソシエーション(関連)解析は、遺伝子の塩基配列と形質や環境との関連を調べる方法で遺伝的に関連のない個体間で解析を行い、塩基配列と形質や環境との間に有意な関係が見られたら、他の個体への応用が可能となる。遺伝子の解析も次世代シーケンサーを用いると膨大な量のデータが比較的安価で早く取得できるため、有用な適応遺伝子を網羅的に検出できる可能性がある。

将来的には、前述のガイドラインを作成した淘汰に対して中立的な遺伝子だけでなく、産地試験林や実験的な手法を用いて局所環境に適応的な遺伝子を検出し、遺伝的ガイドラインを作成していく必要がある。

## 7. 森林の遺伝的保全

森林には天然林と人工林がある。人工林は造林後に伐採する材生産が主たる目的であるために、遺伝的多様性はそれほど重要ではない。スギの植林の歴史は長く、500年以上も前から在来品種を用いた挿し木による植林が行われている。全国で32の在来品種が存在し、どの品種も一クローンではなく、複数のクローンから構成されている<sup>32)</sup>。これらの人工林では遺伝的多様性は極端に低いが、歴史的にも問題なく材生産が行われている。一方、天然林は生物多様性の観点だけでなく、遺伝子資源の保全、レクリエーション、環境教育などにも重要な森林である

ため、十分な遺伝的多様性の保全施策が必要となる。

天然林の保全では、特に近隣での人工林の造成の際に、天然林の遺伝的多様性および構造を乱さない植林が求められる。そのためには樹種ごとに種苗の移動の遺伝的ガイドライン作成が必要となる。

また天然林内で適切な天然更新が行われているかの調査も遺伝的多様性保全には重要である。このためには交配様式、遺伝子流動の調査が必要になる。交配様式は母樹ごとに他殖率を調査する<sup>33)</sup>。他殖性植物にとってはこの他殖の程度が重要で、自殖が増えると種子や実生では近交弱勢が強く表れ生育不良となったり生存できなくなる<sup>34)、35)</sup>。また受精の際に受け取る花粉の父親の種類も多様性が高くなるため、近隣の同種の個体密度や花粉媒介者の種類と役割が重要となる。

遺伝的ガイドラインは中立な遺伝マーカーを用いて行っているために、地域適応的遺伝子の活用が必要となる。これらも実験的に短期間に検出できるシステムができつつあるため、これらの結果をガイドラインに取り入れていくのがよいであろう。将来的には産地試験との結果と比較したり、環境適応的遺伝子を同定してそれらを含めてガイドラインを作成していくことも重要である。

有用樹種では育種を進めると、優れた系統だけに絞られるため、生産される種苗の遺伝的多様性は減少していく。しかし、人工林では植栽後、成長して人工林内で更新させることはないので問題にはならない。問題とすれば植栽された個体の多くが特定の病害虫に罹病性である場合に植林地が大きな被害を受けることになる。

## 引用文献

- 1) 平朝彦(1990)日本列島の誕生, 岩波書店.
- 2) Tsukada, M. (1983) Vegetation and climate during the last glacial maximum in Japan. *Quaternary Research* 19, 212-235.
- 3) Lambeck, K., T.M. Esat and E.K. Potter (2002) Links between climate and sea levels for the past three million years. *Nature*, 419, 199-206.
- 4) 高原 光・植村善博・壇原 徹・竹村恵二・西田史朗 (1999) 丹後半島大フケ湿原周辺における最終氷期以降における植生変遷. 日本花粉学会会誌, 45, 115-129.
- 5) 河田 杰(1928)生態学的に見た我が国の森林. 林学会雑誌, 10, 535-553.
- 6) Tani, N., N. Tomaru, M. Araki and K. Ohba (1996) Genetic diversity and differentiation in populations of Japanese stone pine (*Pinus pumila*) in Japan. *Canadian Journal of Forest Research*, 26, 1454-1462.
- 7) Takahashi, T., N. Tani, H. Taira and Y. Tsumura

- (2005) Microsatellite markers reveal high allelic variation in natural populations of *Cryptomeria japonica* near refugial areas of the last glacial period. *Journal of Plant Research*, 118, 83-90.
- 8) Tsukada, M. (1986) Altitudinal and latitudinal migration of *Cryptomeria japonica* for the past 20,000 years in Japan. *Quaternary Research*, 26, 135-152.
- 9) Hiraoka, K. and N. Tomaru (2009) Genetic divergence in nuclear genomes between populations of *Fagus crenata* along the Japan Sea and Pacific sides of Japan. *Journal of Plant Research*, 122, 269-282.
- 10) Tomaru, N., M. Takahashi, Y. Tsumura, M. Takahashi and K. Ohba (1998) Intraspecific variation and phylogeographic patterns of *Fagus crenata* (Fagaceae) mitochondrial DNA. *American Journal of Botany*, 85, 629-636.  
<<http://www.ffpri.affrc.go.jp/pubs/chukiseika/2nd-chuukiseika20.html>>
- 11) Fujii, N., N. Tomaru, K. Okuyama, T. Koike, T. Mikami and K. Ueda (2002) Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae) in Japan. *Plant Systematics and Evolution*, 232, 21-33.
- 12) Tsumura, Y, T. Kado, T. Takahashi, N. Tani, T. Ujino-Ihara and H. Iwata (2007) Genome-scan to detect genetic structure and adaptive genes of natural populations of *Cryptomeria japonica*. *Genetics*, 176, 2393-2403.
- 13) Price, M. V., and N. M. Waser (1979) Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*. *Nature*, 277, 294-297.
- 14) Templeton, A. R. (1986) Coadaptation and outbreeding depression. In: M. E. Soule, ed., *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*, 105-116, Sinauer, Sunderland, MA.
- 15) Lynch, M. (1991) The genetic interpretation of inbreeding depression and outbreeding depression. *Evolution*, 45, 622-629.
- 16) Stacy, E. A. (2001) Cross-fertility in two tropical tree species: evidence of inbreeding depression within populations and genetic divergence among populations. *American Journal of Botany*, 88, 1041-1051.
- 17) Fenster, C. B. and L. F. Galloway (2000) Inbreeding and outbreeding depression in natural populations of *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae). *Conservation Biology*, 14, 1406-1412.
- 18) Tsumura, Y., A. Matsumoto, N. Tani, T. Ujino-Ihara, T. Kado, H. Iwata and K. Uchida (2007) Genetic diversity and the genetic structure of natural populations of *Chamaecyparis obtusa*: implications for management and conservation. *Heredity*, 99, 161-172.
- 19) Tsumura, Y. (2006) The phylogeographic structure of Japanese coniferous species as revealed by genetic markers. *Taxon*, 55, 53-66.
- 20) Aizawa M., H. Yoshimaru, H. Saito, T. Katsuki, T. Kawahara, K. Kitamura, F. Shi and M. Kaji (2007) Phylogeography of a northeast Asian spruce, *Picea jezoensis*, inferred from genetic variation observed in organelle DNA markers. *Molecular Ecology*, 16, 3393-3405.
- 21) Aizawa, M., H. Yoshimaru, H. Saito, T. Katsuki, T. Kawahara, K. Kitamura, F. Shi, R. Sabirov and M. Kaji (2009) Range-wide genetic structure in a northeast Asian spruce (*Picea jezoensis*) determined using nuclear microsatellite markers. *Journal of Biogeography*, 36, 996-1007.
- 22) 亀山 章(監修)(2006)生物多様性緑化ハンドブック, 地人書館.
- 23) Tomaru, N., T. Mitsutsuji, M. Takahashi, Y. Tsumura, K. Uchida and K. Ohba (1996) Genetic diversity in Japanese beech, *Fagus crenata*: influence of the distributional shift during the late-Quaternary. *Heredity*, 78, 241-251.
- 24) Okaura, T. and K. Harada (2002) Phylogeographical structure revealed by chloroplast DNA variation in Japanese beech (*Fagus crenata* Blume). *Heredity*, 88, 322-329.
- 25) 森林総合研究所(2011)広葉樹の種苗の移動に関する遺伝的ガイドライン.
- 26) 鵜飼保雄(2000)ゲノムレベルの遺伝解析 – MAP と QTL. 東京大学出版会.
- 27) Tajima, F. (1989) Statistical-method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 123, 585-595.
- 28) Fu, Y. X., and W. H. Li (1993) Statistical tests of neutrality of mutations. *Genetics*, 133, 693-709.
- 29) Fay, J. C. and C. I. Wu (2000) Hitchhiking under positive Darwinian selection. *Genetics*, 155, 1405-1413.
- 30) Hudson, R. R., M. Kreitman and M. Aguadé (1987) A test of neutral hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 116, 153-159.
- 31) McDonald, J. H., and M. Kreitman (1991) Adaptive protein evolution at the *Adh* locus in *Drosophila*. *Nature*, 351, 652-654.
- 32) Ohba, K. (1993) Clonal forestry with sugi (*Cryptomeria japonica*). In: M. R. Ahuja and W. J. Libby, eds., *Clonal Forestry. Vol II: Conservation and Application*, 66-90, Springer, Berlin; Heidelberg.
- 33) Obayashi, K., Y. Tsumura, T. Ihara-Ujino, K. Niiyama, H. Tanouchi, Y. Suyama I. Washitani, C.T. Lee, S.L. Lee and N. Muhammad (2002) Genetic diversity and outcrossing rate between undisturbed and selectively logged forests of *Shorea curtisii* (Dipterocarpaceae) using microsatellite DNA analysis.

*International Journal of Plant Science*, 163, 151-158.

- 34) Naito Y., M. Kanzaki, H. Iwata, K. Obayashi, S. L. Lee, N. Muhammad, T. Okuda and Y. Tsumura (2008) Density-dependent selfing and its effects on seed performance in a tropical canopy tree species, *Shorea acuminata* (Dipterocarpaceae). *Forest Ecology and Management*, 256, 375-383.
- 35) Naito, Y., A. Konuma, H. Iwata, Y. Suyama, K. Seiwa, T. Okuda, S. L. Lee, M. Norwati and Y. Tsumura (2005) Selfing and inbreeding depression in seeds and seedlings of *Neobalanocarpus heimii*. (Dipterocarpaceae). *Journal of Plant Research*, 118, 423-430.



## 津村 義彦

Yoshihiko TSUMURA

福岡県生まれ。筑波大学大学院博士課程修了，農学博士。現在，森林総合研究所，森林遺伝研究領域長，筑波大学生命環境科学研究科客員教授。専門は森林遺伝学，分子生態学。森林の遺伝的保全や持続的利用のための遺伝研究を行っている。スギゲノム研究や東南アジア熱帯林の研究を主に行っている。