

【解説】

シリーズ：日本の森林樹木の地理的遺伝構造（4）

ウダイカンバ（カバノキ科カバノキ属）

津田 吉晃^{*,1}

はじめに

カバノキ属 (*Betula*) は北半球の主に亜寒帯および温帶北部に広く分布する高木あるいは低木であり (Furlow 1990)、2~12倍体までの倍数性および形態形質の(平行)進化および近縁種間での雜種形成および浸透交雑により特徴付けることができる (津田 2009)。またそれが故にカバノキ属を提唱したリンネをして現在のハンノキ属複数種もカバノキ属に含めていることからも伺い知れるよう、カバノキ科樹木の分類には議論も多く、分類法によつてはカバノキ属だけで 150 種以上にも識別する報告もある。しかし、実際には 30~35 種程度への分類が一般によく認知されている (De Jong 1993)。我が国には 11 種が分布している。本稿で紹介するウダイカンバ (*Betula maximowicziana*) は本州中部より北海道までに分布する日本固有種と考えられる。種子およびその翼、葉や尾状花序の形態、樹皮にサリチル酸メチルを含むかどうかなどから、カバノキ属には 5 つの亜属が提唱されており、ウダイカンバはアジア東南部 (インド、ブータン、タイ、ミャンマー、タイ～中国雲南省など) に固有な *B. alnoides* とともに *Betulaster* 亜属に属する (De Jong 1993)。これら 5 つの亜属への分類については歴史的な種間浸透交雫などの影響もあり未だに議論の余地があるが、フェノールを用いた系統分類 (Keinänen et al. 1999) や分子系統分類 (Järvinen et al. 2004; Liu et al. 2007; Shenk et al. 2008)、いずれの手法でもウダイカンバは他種とは系統的に分化している。また Liu et al. (2007) の分子系統学的研究からは *B. alnoides* とウダイカンバは近縁であったことから、こと *Betulaster* 亜属の括りについては問題なさそうである。De Jong (1993) はこれら *Betulaster* 亜属がカバノキ属種形成の初期に他系統から分化し、2 種の分布域が局所的なのは過去の寒冷な気候に適応できなかつたためではないかと

考察しているが、これには検証が必要であろう。本稿で紹介するウダイカンバは山間部の肥沃な斜面で大きく枝を広げて生育する、胸高直径 1m、樹高 30m に達する落葉性の高木である (長谷川 2009)。先駆樹種でありながら長命なウダイカンバは日本の代表的有用広葉樹である。そのためその生態的および経済的重要性から生態学～林木育種などの観点から様々な研究がおこなわれている (詳細は、長谷川 2009 の総説を参照)。特に本誌に関連する遺伝育種的な研究でいえば、ウダイカンバは木材利用の面から心材が赤いものをマカンバ (マカバ)、白いものはメジロカンバ (メジロカバ) と呼ばれるため、これらマカンバ、メジロカンバと心材率の関係やその分布などについての報告が多くある。この形質が遺伝的という報告もあるが (畠山 1992)、他の研究も考慮すると遺伝的要因や立地環境よりも樹齢や生長過程など個体の生活史による影響が大きいと考えられる (長谷川 2009)。これについては発現遺伝子に関する最近の手法を用いることでもう少し詳細がわかるかも知れない。ウダイカンバの最初の遺伝的変異に関する報告は畠山・安達 (1968) による北海道のウダイカンバを対象にした産地試験である。ここでは初期生長に関する形質から道内 13 産地は 3 つの地理的グループに分けられ、これら産地間変異と各産地の気候や海拔高等の生態的要因などの関連や、その後の生長量と産地間差の有無などが議論されている。分子マーカーを用いたウダイカンバの遺伝的多様性研究も保全・管理への応用を目的に、林分スケールでの繁殖・更新や遺伝構造 (Goto et al. 2004; Uchiyama et al. 2006, 2009)、地域スケールでの景観遺伝学的研究 (Tsuda et al. 2010)、そして分布域を網羅した広域スケールでのいわゆる系統地理学的研究 (Tsuda et al. 2004; Tsuda and Ide 2005, 2010) と様々な地理的スケールで体系的に研究が行われている。本稿ではウダイカンバの広域スケールでの遺伝構造およ

^{*}E-mail: yoshiaki.tsuda@ebc.uu.se, ytsuda.gt@gmail.com¹つだ よしあき ウppsala大学進化生物学センター生態・遺伝大部門植物生態・進化部門

びその形成要因、歴史について紹介したい。

現在の遺伝的多様性の分布

ウダイカンバの最初の遺伝的多様性研究はアロザイムを用いて行われたが、検出できた多型的遺伝子座は2遺伝子座と少なかった(加戸ら 2002)。そのため Random Amplified Polymorphism DNA (RAPD) マーカーを用いて、遺伝的多様性を調べたところ供試した本州中部3集団と北海道富良野集団間に明確な遺伝的分化がみられた(Tsuda et al. 2004)。

この傾向を詳細に調べるためにOgyu et al. (2003)が開発した両性遺伝する核DNAのマイクロサテライトマーカーを用いて分布域を網羅した系統地理学的研究を行った(Tsuda and Ide 2005)。ここではマイクロサテライト11遺伝子座を用いて分布域を網羅するように採取した23集団1014個体の遺伝子型を決定し、遺伝的多様性および集団分化について調べた。集団個別に遺伝的多様性を比較しても緯度や経度との相関など明確な地理的傾向はみられなかった。しかし北海道、東北地方および本州中部の3地域に分けて比較すると、allelic richnessには地域間で有意な違いがみられ、本州中部、東北地方、北海道の順で北に行くほど多様性が下がることがわかった。集団系統樹および今となっては一般的だが当時国内では誰も使っておらず原著論文とマニュアルと格闘して走らせたSTRUCTURE解析(Pritchard et al. 2000)から、ウダイカンバは北方系統(北海道～東北地方北部)および南方系統(東北地方南部～本州中部)とこれらの2系統が混合した中間的な遺伝的組成を示す系統(東北地方中南部)の3グループが検出された(図-1)。

この結果より、ウダイカンバはかつての氷期に2つのレフュージア(逃避地)に逃避し、その後の分布再拡大の際にこれら2系統が東北地方中南部で遭遇し、混合がおこったと考察した。この遺伝構造をより詳細に考察するため、北海道2集団を加えた25集団について母性遺伝する葉緑体DNA変異をPCR-RFLPを用いて調べた。その結果、ハプロタイプAの北方系統とハプロタイプDの南方系統の2系統が検出され、核DNAと同様の“北～南”的パターンが検出された(図-2; Tsuda and Ide 2010)。ただし、Hedrick (2005)の供試マーカーの多型性を考慮した標準化した集団分化指数 G'_{ST} は核DNAで0.100なのにに対し葉緑体DNAでは0.977であり、他樹種でもみられるように遺伝構造は母性遺伝し、種子のみを介して遺伝子拡散する葉緑体DNAの方が両性遺伝する核DNAよりもはるかに強かった。実際に葉緑体DNAのハプロタイプA

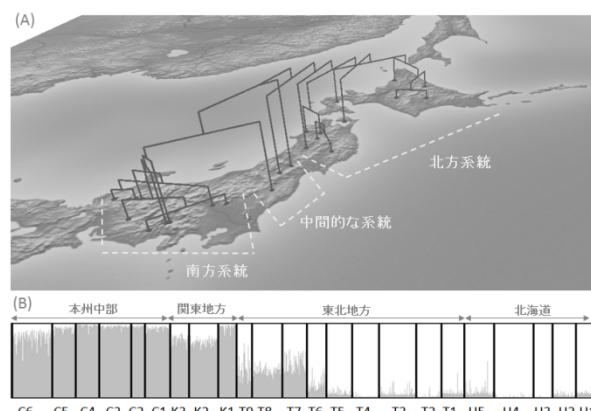


図-1 ウダイカンバ 23 集団の集団系統樹(A)および STRUCTURE 解析によるクラスタリング。Tsuda and Ide (2005) のデータを改変。集団コード名は図-2 と同じ。

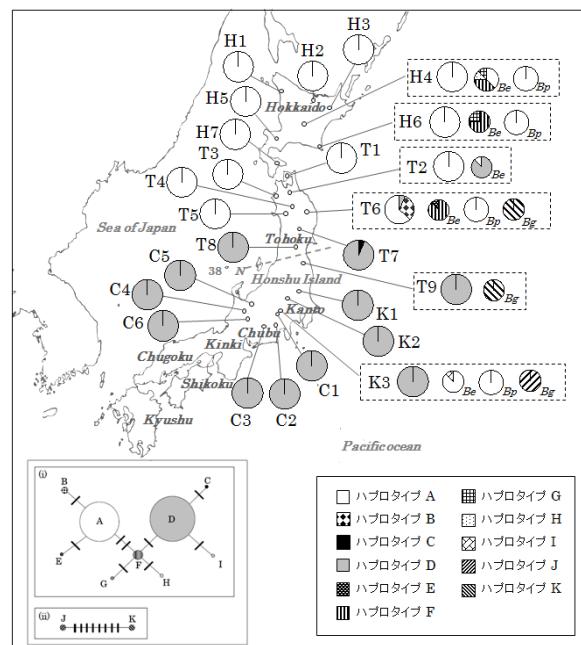


図-2 ウダイカンバ 25 集団の葉緑体DNAハプロタイプの分布。近縁種も採取した集団は破線で表示。Be、Bp および Bg はそれぞれダケカンバ、シラカンバおよびミズメの結果。左下のネットワークはハプロタイプ間の遺伝的関係を示す。Tsuda and Ide (2010) を改変。

およびDの分布は非常に明確で、北海道から岩手県岩泉集団まではハプロタイプA、宮城県鳴子集団以南の集団はハプロタイプDに優占されていた。また岩泉集団での

み両ハプロタイプが検出されたが、ハプロタイプAが主要ハプロタイプであったことから、過去の分布変遷で南方系統が北上山地まで北上してきたと考えられる。また岩泉集団および鳴子集団それぞれから集団固有の稀なハプロタイプも検出され、核DNA同様、東北地方中部はウダイカンバの歴史にとって何か特別な地域であることがわかった。特に蔵王や鳴子など東北地方中南部集団は核DNAでは北方系統の要素も混合しているが、葉緑体DNAでは明確に南方系統だったため、北方系統から南方系統への花粉を介した遺伝流動が起こったことを考察した (Tsuda and Ide 2010)。

過去の分布変遷および北方生残

日本産樹種でも本シリーズで紹介されているスギ (津村 2012) やブナ (戸丸 2013) などでは花粉化石など古生態学データも蓄積され、遺伝データと併せて最終氷期最盛期 (LGM) 以降の分布変遷を議論することが可能である。一方、日本に10種以上分布しているカンバ類では、花粉形態から種を (特にウダイカンバ) 識別することは困難であり、さらに各種で異なるニッチを有するために古生態学データからブナやスギのような LGM 以降の分布変遷を詳細に議論することは難しい。そのためウダイカンバの場合、他種にみられる遺伝構造との比較、いわゆる比較系統地理学アプローチが過去の分布変遷を探る上で有効となる。ウダイカンバでみられた東北中南部を境にした“北一南”パターンについて着目すると、同様の遺伝構造パターンは樹木ではハイマツ (*Pinus pumila*, Tani et al. 1996) でみられ、また多くの高山植物でよくみられる傾向である (たとえば、Fujii and Senni 2006 ; Ikeda et al. 2006)。Fujii and Senni (2006) の高山植物の総説ではこれらパターンは2系統が過去の異なる氷期にそれぞれ日本列島を南下したことを考察している。ウダイカンバでもこのような2系統の異なる時期の分布拡大は考えられるが、同じ氷期における2つのレフュージア仮説、どちらがよりそれらしい仮説かは葉緑体DNAの結果からわからなかった。いずれ葉緑体DNAでみられた両系統間の突然変異量および葉の化石は第三紀 (およそ 6500~260万年前) からもすでに出土していることから、ウダイカンバの葉緑体DNAでみられた遺伝構造は過去に繰り返し起こった気候変動と関連した種が辿ってきた長い歴史によるものだろうと考えられる (Tsuda and Ide 2010)。一方、核DNAについては突然変異率の早いマイクロサテライトマークターを用いたこともあり、葉緑体DNAで議論し

たよりも最近のデモグラフィックな歴史を反映していると考えられる。

一般に樹木の現在検出される遺伝構造は LGM 以降の分布再拡大と関連付けて考察されてきた。しかし、最近の遺伝学および古生態学の研究の発展により、北半球では LGM でも樹木、特に寒冷耐性のあるトウヒ類、マツ類やカンバ類などは従来考えられていたよりもよりもより寒冷な北方地域に生残できたこと、現在の遺伝構造は LGM だけでなく第四紀あるいは第三紀にまで遡る長い歴史により形成されたことなど新知見が新たな定説となりつつある (Magri et al. 2006 ; Svenning et al. 2008, 津田 2010)。特にこれらこれまで検出されてこなかったかつて氷期における小さなレフュージアは *cryptic refugia* あるいは *micro refugia* として最近広く受け入れられている (Provan and Bennet 2008 ; Parducci et al. 2012 ; Mee and Moore 2014)。ウダイカンバでも、稀な対立遺伝子の多様性についてみると、東北地方北部集団からも本州中部集団と同程度の値が検出されたことから、LGM でもブナやスギなどで従来議論されていたよりもより高緯度地域に生残したことを考察した (Tsuda and Ide 2005, 2010)。また対象集団を48集団に拡大した解析からは東北地方の月山、蔵王連峰や早池峰山などの高標高の山岳地域に特有のクラスターが検出された。これら結果は過去の氷期におけるウダイカンバの東北地方生残仮説を支持するだろう (Tsuda Y et al. unpublished)。

最近の集団遺伝学的解析手法の発展により、集団のデモグラフィックな歴史をより直接的に推定することができるようになった。Approximate Bayesian computation (ABC) はその代表的な手法の1つで、例えばいくつかの集団の歴史のシナリオをたてて比較し、コアレセントシミュレーションから実際の観察データを説明するのに最も適したシナリオを見つけ、有効な集団サイズ、分化時期、突然変異率などのパラメーターを推定することができる (Bertorelle et al. 2010)。実際に樹木集団でもこのような ABC を用いたアプローチにより新たな知見を得つつある (Bodare et al. 2013 ; Liu et al. in press)。ウダイカンバでは EST-SSR (Tsuda et al. 2009) も加えた23遺伝子座を用いて、北方系統、東北地歩の中間系統および南方系統の3グループの集団デモグラフィーをシンプルな3シナリオをもとに推定した (図-3 ; Tsuda Y et al. unpublished)。ここで Pop1, 2 および 3 はそれぞれ北方系統、中間系統 (東北地方中南部) および南方系統である。その結果、3つグループへの分化年代は LGM 直前の時期によく対応し、北方系統はやはり東北地方以北でも少なくとも最近の氷期には生残していたことが示唆された。

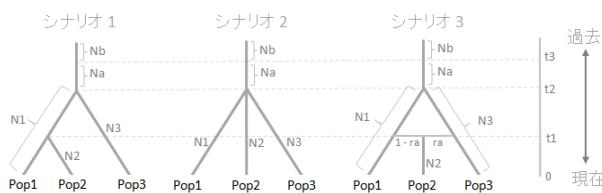


図3 ウダイカンバのABC解析に用いたシナリオ

また種分布モデルを用いたLGMにおけるウダイカンバの分布復元推定からも、ウダイカンバはより北方でも分布できたことが示された(Tsuda Y et al. unpublished)。これらのことから核DNAについては現在検出される遺伝構造はLGMへ向けて気候が寒冷化した頃の集団分化に関係していることが示唆された。さらにここで得た興味深い結果の1つは、STRUCTURE解析の結果からは東北地方の中間系統は北方・南方両系統の混合により形成されたと考えられたため、シナリオ3の混合モデルの事後確率が最も高いと期待されたが、実際は3系統が同時に分化したというシナリオ2の事後確率が最も高かった。これはSTRUCTURE解析でみられた“混合のような”遺伝構造は遺伝子系図を考慮したシミュレーションでは混合で説明できないということである。集団遺伝学では現在のデータから検出される“混合のような”構造の要因としては、混合だけでなく祖先多型も考慮する必要がある(図4)。

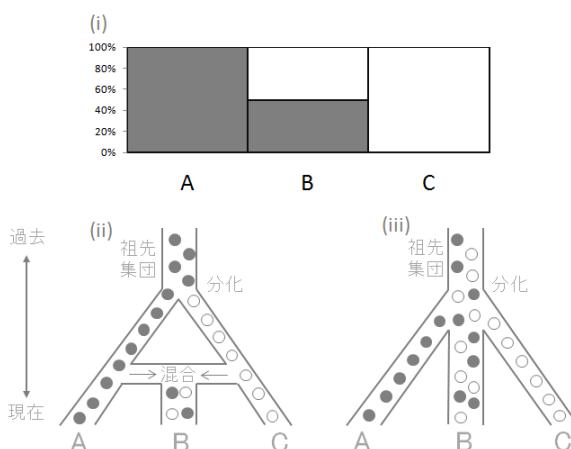


図4 クラスタリング法でA系統(灰色)、C系統(白色)およびその中間的組成のB系統が検出された場合(i)、その理由としてはある時期にA、C両系統が二次的に遭遇した混合(ii)あるいはもともと祖先集団に両系統に起因する変異があったとする祖先多型(iii)の2つが考えられる。

実際にSTRUCTURE解析などから検出されたデータからそれが混合によるものか、祖先多型によるか判断するのは難しい(Sousa et al. 2012)。現にSousa et al. (2012)による実験データおよびシミュレーションからも祖先多型により混合構造がつくられることが証明されている。ウダイカンバのパターンについてはより詳細な検討が必要であるが、これら研究を踏まえると、STRUCTURE解析などのクラスタリング法が一般的になり、過去の集団の混合や二次的遭遇がよく議論されるようになったが、実際にはそれは祖先多型による可能性もあるため、“クラスタリング法による混合構造=過去の集団の混合”、とすぐに考察することは注意する必要があることを示しているだろう。

葉緑体DNAからみた浸透交雑および祖先多型

ヨーロッパのカバノキ類では一般に浸透交雫が頻繁に起こり、コナラ属などでもみられるように(Petit et al. 2002)、種間で同じ葉緑体DNAハプロタイプが共有されている。このため、ヨーロッパのカンバ類では葉緑体DNAでは種の識別はできず、また葉緑体DNAで見る限り、“遠くの同種より近くの異種の方が近縁”という現象がみられる(Palme et al. 2004)。日本のカンバ類でもこのようなパターンがみられるか、また近縁種との浸透交雫のウダイカンバの遺伝構造への影響をみるために、シラカンバ(*B. platyphylla*:2倍体)、ダケカンバ(*B. ermanii*:4倍体)およびミズメ(*B. grossa*:6倍体)の葉緑体DNA変異も各種複数集団用いて調べた。その結果、おおまかに分布域を網羅するように採取したシラカンバ4集団はいずれもウダイカンバの北方系統であるハプロタイプAに固定され、種内変異は検出されなかった。ダケカンバについてハプロタイプAおよびDに加えさらに5つのハプロタイプ(E-I)が検出された。ミズメは2つのハプロタイプ(I-J)が検出され、他3種から検出されたハプロタイプとは遺伝的に大きく分化していた(図2)。このことからシラカンバとダケカンバについてはウダイカンバとのハプロタイプ共有がみられた。一般に種間でハプロタイプ共有がみられた場合、主に雑種形成および浸透交雫で説明されるが、実際には種が分化する前にすでに変異が存在した祖先多型も忘れてはならない要因である。ハプロタイプかは祖先的ハプロタイプの推定と種内でのハプロタイプ分布でおおよそ識別できる(Palme et al. 2004)。Watterson and Guess (1977)に従えば、祖先的ハプロタイプはどの種でも主要ハプロタイプでその分布は種それぞ

れで異なる。そのため種間で共有されたハプロタイプが稀であったり、ネットワーク図の端に位置する場合は、祖先多型の可能性は低いといえる。また、雑種形成および浸透交雑が頻繁に起こる場合は、主要ハプロタイプも稀なハプロタイプも種間で共有され、またその地理的分布も種間で似たものになると期待される。ヨーロッパのカンバ類でみられた現象はまさにこのパターンである。一方、日本のカンバ類の場合、ハプロタイプ A はウダイカンバ、シラカンバおよびダケカンバの3種で検出されたため、祖先的ハプロタイプと考えられるが、その分布は種それぞれで異なった。そのため、ヨーロッパのカンバ類とは対照的に日本のカンバ類の葉緑体 DNA 変異の分布は地理的要素よりも種の要素の方が大きいことがわかった。実際にヨーロッパのカンバ類では種間に有意な遺伝的分化はみられなかったが (Palme et al. 2004 ; Maliouchenko et al. 2007)、日本産カンバ類では有意な分化がみられた (Tsuda and Ide 2010)。これらのことから、少なくともウダイカンバについては近縁種との同所的な雑種形成は非常に稀で、葉緑体 DNA ハプロタイプの種間での共有については祖先多型の可能性も否定はできなかった。しかし、これについてはより詳細な調査が必要だろう。

おわりに

このようにウダイカンバの広域スケールでの現在の遺伝構造は様々なマーカー、解析手法で研究されウダイカンバおよびその核および葉緑体のゲノムが辿ってきた歴史がわかりつつある。ウダイカンバでこのような研究を展開してきた背景には森林の公益的機能評価への高まりに関連した、産地を考慮しない広葉樹種苗流通に対する保全単位や種苗配布区域の設定があった (Tsuda et al. 2004 ; Tsuda and Ide 2005)。ウダイカンバでみられた広域スケールの遺伝構造はウダイカンバが各地域で維持してきた遺伝的多様性の保全・管理に非常に重要な情報である。

種の保全単位や種苗配布区域の設定法は線で引くか、距離で制限するかなど議論の余地があるが (津田 2010)、ウダイカンバでは少なくとも葉緑体 DNA でみられた北一南の系統はそれぞれ異なる保全単位にすべきだろう。これに加え核 DNA も考慮すると、その中の距離による制限は有効と考えられる。一方、最近では温暖化に関連して種によっては人為的に種の分布を移動させる assisted colonization (assisted migration, assisted relocation) などの議

論もみられる (たとえば、Griffith et al. 1989 ; McLachlan 2007 ; 津田 2010)。そのため保全や種苗配布に関するグループ分けは順応的管理としてこのような得られたデータに基づいて設定していくべきだが、長期的には現在みられる遺伝構造だけでなく、今後の温暖化への分布シフトやそれにともなう適応などの予測も考慮する必要があるだろう。

引用文献

- Bertorelle G, Benazzo A, Mona S (2010) ABC as a flexible framework to estimate demography over space and time: some cons, many pros. *Molecular Ecology* 19: 2609–2625
- Bodare S, Tsuda Y, Ravikanth G, Uma Shaanker R, Lascoux M (2013) Genetic structure and demographic history of the endangered tree species *Dysoxylum malabaricum* (Meliaceae) in Western Ghats, India: Implications for conservation in a biodiversity hotspot. *Ecology and Evolution* 3: 3233–3248
- De Jong PC (1993) An introduction to *Betula*: its morphology, evolution, classification and distribution, with a survey of recent work. In: Hunt D (ed) Proceedings of the IDS *Betula* symposium, 2–4 October 1992, International Dendrology Society, Richmond, UK
- Fujii N, Senni K (2006) Phylogeography of Japanese alpine plants: biogeographic importance of alpine region of Central Honshu in Japan. *Taxon* 55: 43–52
- Furlow JJ (1990) The genera of Betulaceae in the southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum* 71:1–67
- Goto S, Tsuda Y, Nagafuji K, Uchiyama K, Takahashi Y, Tange T, Ide Y (2004) Genetic make-up and genetic diversity of sapling populations in *Betula maximowicziana* Regel. Regenerated in scarified patches revealed by microsatellite analysis. *Forest Ecology and Management* 203: 273–282
- Griffith B, Scott JM, Carpenter JW, Reed C (1989) Translocation as a species conservation tool: status and strategy. *Science* 245: 477–480
- 畠山末吉・安達芳克 (1968) 北海道地方におけるウダイカンバの変異 1. 次代群の生長と産地環境との関係及びそのグループ分け. 北海道林業試験場報告 6: 109–135
- 畠山末吉 (1992) ウダイカンバの心材率の変異及び直径成長の家系間の変異. 北海道の林木育種 35: 8–12
- 長谷川幹夫 (2009) ウダイカンバ. 日本樹木誌編集委員会,

- 日本樹木誌 1. 日本林業調査会, 東京, pp 105–160
- Hedrick PW (2005) A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59: 1633–1638
- Ikeda H, Senni K, Fujii N, Setoguchi H (2006) Refugia of *Potentilla matsumurae* (Rosaceae) located at high mountains in the Japanese archipelago. *Molecular Ecology* 15: 3731–3740
- Järvinen P, Palmé A, Morales O, Lännenpää M, Keinänen M, Sopanen T, Lascoux M (2004) Phylogenetic relationships of *Betula* species (Betulaceae) based on nuclear ADH and chloroplast matK sequences. *American Journal of Botany* 91: 1834–1845
- 加戸恵理世・澤田晴雄・五十嵐勇治・蒲谷肇・井出雄二 (2002) 東京大学秩父演習林のウダイカンバ集団のアロザイム変異. 東京大学農学部演習林報告 107: 93–98
- Keinänen M, Julkunen-Tiitto R, Rousi M, Tahvanainen J (1999) Taxonomic implications of phenolic variation in leaves of birch (*Betula* L.) species. *Biochemical Systematics and Ecology* 27: 243–254
- McLachlan JS, Hellmann JJ, Schwartz MW (2007) A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. *Conservation Biology* 21: 297–302
- Magri D, Vendramin GG, Comps B, Dupanloup I, Geburek T, Gömöry D, et al. (2006) A new scenario for the quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* 171: 199–221
- Maliouchenko O, Palmé AE, Buonamici A, Vendramin GG, Lascoux M (2007) Comparative phylogeography and population structure of European *Betula* species, with particular focus on *B. pendula* and *B. pubescens*. *Journal of Biogeography* 34: 1601–1610
- Mee JA, Moore J-S (2014) The ecological and evolutionary implications of microrefugia. *Journal of Biogeography* 41: 837–841
- Liu C-P, Tsuda Y, Shen H-L, Hu L-J, Saito Y, Ide Y (2007) Genetic structure and hierarchical population divergence history of *Acer mono* var. *mono* in South and Northeast China. *Plos One* (in press)
- Ogyu K, Tsuda Y, Sugaya T, Yoshimaru H, Ide Y (2003) Identification and characterization of microsatellite loci in *Betula maximowicziana* Regel. *Molecular Ecology Notes* 3: 268–269
- Palme AE, Su Q, Palsson S, Lascoux M (2004) Extensive sharing of chloroplast haplotypes among European birches indicated hybridization among *Betula pendula*, *B. pubescens* and *B. nana*. *Molecular Ecology* 13: 167–178
- Parducci L, Jørgensen T, Tollefsrud MM, Elverland E, Alm T, Fontana SL, et al. (2012) Glacial survival of boreal trees in northern Scandinavia. *Science* 335: 1083–1086
- Petit RJ, Csaikl UM, Bordács S, Burg K, Coart E, Cottrell J, et al. (2002) Chloroplast DNA variation in European white oaks phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *Forest Ecology and Management* 156: 5–26
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- Provan J, Bennett KD (2008) Phylogeographic insight into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 564–571
- Sousa VC, Beaumont MA, Fernandes P, Coelho MM, Chikhi L (2012) Population divergence with or without admixture: selecting models using an ABC approach. *Heredity* 108: 521–530
- Svenning J-C, Normand S, Kageyama M (2008) Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. *Journal of Ecology* 96: 1117–1127
- Tani N, Tomaru N, Araki M, Ohba K (1996) Genetic diversity and differentiation in populations of Japanese stone pine (*Pinus pumila*) in Japan. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 1454–1462
- Tsuda Y, Goto S, Ide Y (2004) RAPD analysis of genetic variation within and among four natural populations of *Betula maximowicziana*. *Silvae Genetica* 53: 234–239
- Tsuda Y, Ide Y (2005) Wide-range analysis of genetic structure of *Betula maximowicziana*, a long-lived pioneer tree species and noble hardwood in the cool temperate zone of Japan. *Molecular Ecology* 14: 3929–3941
- Tsuda Y, Ueno S, Ide Y, Tsumura Y (2009) Development of 14 EST-SSRs for *Betula maximowicziana* and their applicability to related species. *Conservation Genetics* 10: 661–664
- 津田吉晃 (2009) 分子マーカーを用いたカバノキ属の遺伝構造研究. 林木の育種 230: 25–30
- 津田吉晃 (2010) 森林樹木の遺伝的多様性保全と生態リスク. 日本生態学会誌 60: 349–359
- Tsuda Y, Sawada H, Ohsawa T, Nishkawa H, Ide Y (2010) Landscape genetic structure of *Betula maximowicziana* in the Chichibu mountain range, central Japan. *Tree Genetics and Genomes* 6: 377–387.

- Tsuda Y, Ide Y (2010) Chloroplast DNA phylogeography of *Betula maximowicziana*, a long-lived pioneer tree species and noble hardwood in Japan. Journal of plant research 123: 343–53
- 津村義彦 (2012) シリーズ：日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (1) スギ (ヒノキ科スギ属). 森林遺伝育種 1:17–22
- 戸丸信弘 (2013) シリーズ：日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (2) ブナ (ブナ科ブナ属). 森林遺伝育種 2:56–61
- Watterson GA, Guess HA (1977) Is the most frequent allele the oldest? Theoretical Population Biology 11: 141–160
- Uchiyama K, Goto S, Tsuda Y, Takahashi Y, Ide Y (2006) Genetic diversity and genetic structure of adult and buried seed populations of *Betula maximowicziana* in mixed and post-fire stands. Forest Ecology and Management 237: 119–126
- Uchiyama K, Goto S, Ide, Y (2009) Effects of population density on male and female reproductive success in the wind-pollinated, wind-dispersed tree species *Betula maximowicziana*. Conservation Genetics 10: 1265–1275