

【原著論文】

本州太平洋岸におけるミズナラ (*Quercus mongolica* var. *crispula*) を主体とする

Prinus 節の2つの葉緑体ハプロタイプの分布境界

原田 光^{*1}・Fifi Gus Dwiyan²・Liu Huan Zhen²

The boundaries of two cpDNA haplotypes in *Quercus mongolica* var. *crispula* and related species

in the section *Prinus* on the Pacific coast of Japan

Ko Harada^{*1}, Fifi Gus Dwiyan², Liu Huan Zhen²

要旨：ミズナラと *Prinus* 節の近縁種 3 種は 9 つの葉緑体ハプロタイプを共有しているが、このうち Haplotype I と Haplotype II は東北日本に、Haplotype III~Haplotype IX は西南日本に分布する。太平洋岸における二つのグループの境界を特定するために房総半島および箱根-小田原市周辺でそれぞれコナラとミズナラのサンプリングを行い *trnQ-trnS* spacer 領域の配列を決定した。これに合わせて既知の葉緑体ハプロタイプの同領域の配列を決定し、得られた変異をもとにハプロタイプの再定義を行った。この結果、市原市では Haplotype I と Haplotype II が混在し、箱根金時山では Haplotype II と Haplotype III が混在していた。これは南北のグループの太平洋岸の境界が箱根周辺にあり、Haplotype I の分布境界が市原市周辺にあることを示唆する。

キーワード：東北日本、西南日本、市原市、箱根金時山、*trnQ-trnS* spacer

Abstract: Four Japanese oak species in the section *Prinus* (*Quercus mongolica* var. *crispula*, *Q. serrata*, *Q. aliena*, and *Q. dentata*) share nine cpDNA haplotypes. These haplotypes have been grouped into two in northeastern Japan (Haplotypes I and II) and southwestern Japan (Haplotypes III to IX) with the boundary at the center of Honshu. In order to determine the boundary on the Pacific coast, we newly sampled *Q. mongolica* var. *crispula* and *Q. serrata* around Hakone and in Boso Peninsula, respectively and determined the *trnQ-trnS* spacer sequence. We also determined the sequence for all the nine haplotypes and re-defined the haplotypes based on newly found nucleotide substitutions. Ichihara City population possessed Haplotype I and Haplotype II, whereas, Kintoki-san population possessed Haplotype II and Haplotype III. This finding shows that the boundary of the two groups on the Pacific coast could be located at Hakone, and that the boundary of the distribution of Haplotype I occurs at Ichihara City in Boso Peninsula.

Keywords: northeastern Japan, southwestern Japan, Ichihara City, Kintoki-san, *trnQ-trnS* spacer

はじめに

日本列島に広く分布するミズナラ (*Quercus mongolica* var. *crispula*) と *Prinus* 節に含まれるその近縁種、コナラ

(*Q. serrata*)、ナラガシワ (*Q. aliena*)、カシワ (*Q. dentata*) について葉緑体 DNA の主に非コード領域の変異を調べることで、種子散布による系統の地理的分布が明らかにされてきた (Kanno et al. 2004 ; Okaura et al. 2007)。

* E-mail: kharada@agr.ehime-u.ac.jp

¹ 愛媛大学農学部 Faculty of Agriculture, Ehime University, 3-5-7 Tarumi, Matsuyama 790-8566, Japan

² 愛媛大学大学院連合農学研究科 United Graduate School of Agriculture, Ehime University, 3-5-7 Tarumi, Matsuyama 790-8566, Japan

2013年8月29日受付、2013年11月20日受理

Kanno et al. (2004) は全国 127 の地点から採集した *Prinus* 節 4 種の合計 197 個体について、葉緑体 DNA の 5 つの非コード領域、*trnD-trnT* spacer、*trnT-trnL* spacer、*rps14-psaB* spacer、*trnS-trnT* spacer および *trnQ-trnS* spacer の合計 3,396 塩基について変異を調べた。その結果、長さ 974 塩基の *trnQ-trnS* spacer 領域に 1 カ所 (*trnQ* 側から 276 番目の塩基) の T/C 塩基置換があることを見出し、これにより葉緑体 DNA の系統を T-type と C-type にわけ、その地理的分布を示した。T/C 塩基置換は 4 種の間で共有されており、T-type は日本列島全域に分布するのに対し、C-type は中部および東海地方以北にのみ分布することが示された (図-1)。一方、Okaura et al. (2007) は全国 44 の集団についてミズナラを主体にした *Prinus* 節 4 種の合計 598 個体について、5 つの非コード領域、*trnT-trnL* spacer、*trnL* intron、*trnL-trnF* spacer、*atpB-rbcL* spacer、*trnH-psbA* spacer および *matK* gene の合計 4,253 塩基を決定し、その変異を調べた。その結果、10 の塩基置換に基づく 9 つのハプロタイプ (Haplotype I~Haplotype IX) が区別され、それぞれの地理的分布が示された (Okaura et al. 2007)。これから中央地溝帯 (フォッサマグナ) の西縁、すなわち糸魚川静岡構造線を境界にして、東北日本では Haplotype I と Haplotype II が、西南日本では Haplotype III~Haplotype IX がグループとして分かれる事が示唆された。Haplotype II の分布域と Kanno et al. (2004) によって示された C-type の分布が重なることから、C-type は Haplotype II と同一のものであり、一方、T-type には Haplotype II 以外の複数のハプロタイプが含まれることが推測された。Kanno et al. (2004) により、東北日本においては 89 箇所もの詳細なサンプリングがなされていることから、Okaura et al. (2007) のハプロタイプとの関係が明らかになれば、中央日本における二つのグループの境界がより明確になることが期待された。

このような予想のもとに、最近我々は、Okaura et al. (2007) によってハプロタイプの決定された東北日本のミズナラのサンプルについて *trnQ-trnS* spacer 領域の配列を決定し、T/C-type との関係性を明らかにすることを試みた。この結果、Haplotype I を持つものは *trnQ-trnS* spacer の 276 番目の塩基は T であり、Haplotype II では C であることが示された (Liu and Harada 2013)。図-1 から Haplotype II (C-type) は糸魚川静岡構造線から東側に分布し、その太平洋側の境界は箱根-小田原市周辺にあることが推測される。一方で、T-type は本州中央部には分布していないことから Haplotype I の分布の境界は Haplotype II のものより東側にあり、その太平洋岸の境界は千葉市周辺にあることが示唆された。

南北のグループの境界を定めることは、ミズナラおよびその近縁種の現植生の成立の過程を明らかにし、南北の異なる環境への適応を論じる上で重要だと考えられる。本論文では Haplotype I および Haplotype II の太平洋岸の境界を特定するために、房総半島千葉市周辺および箱根-小田原市周辺でそれぞれ新たにコナラとミズナラのサンプリングを行い、ハプロタイプを決定した。またあわせて、西南日本に出現するハプロタイプ、Haplotype III~Haplotype IX についても *trnQ-trnS* spacer 領域の配列を決定し、新たに *Prinus* 節の葉緑体ハプロタイプの定義を見直し、その起源について考察した。

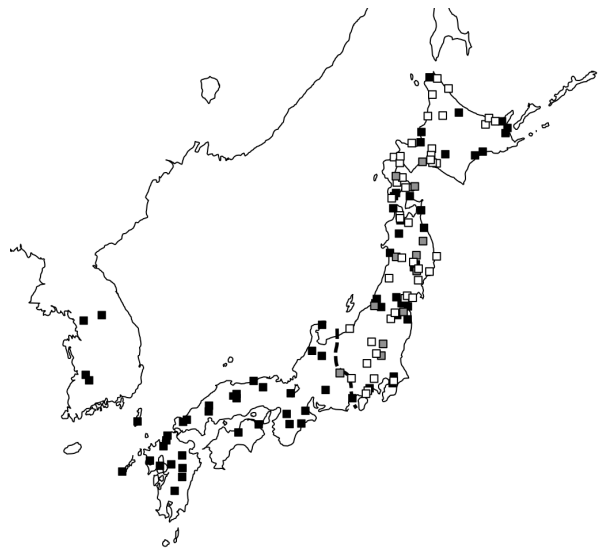


図-1 Kanno et al. (2004) による *Prinus* 節葉緑体 DNA の T-type と C-type の分布。黒い四角は T-type のみが、白い四角は C-type のみが、灰色の四角は両方が見つかった地点。点線は糸魚川静岡構造線の位置を示す。

材料と方法

試料のサンプリング

房総半島では Kanno et al. (2004) により T-type の出現が記載されている佐倉市畔田 (35.7131° N, 140.1710° E) と市原市喜多 (35.5014° N, 140.1883° E) のほか、千葉市若葉区東山科町 (35.5861° N, 140.1822° E) のそれぞれの地点でコナラ 5 個体ずつをサンプリングした。箱根-小田原市周辺では Kanno et al. (2004) により T-type の出現が記載されている小田原市入生田 (35.2490° N, 139.1078° E) のほか、熱海市泉 (35.1417° N, 139.0604° E)、湯河原町南郷山 (35.1707° N, 139.1043° E)、および箱根金時山

(35.2781° N, 139.0026° E) でそれぞれ、8、5、7および15個体のミズナラのサンプリングを行った。西南日本に分布する Haplotype III~Haplotype IX について *trnQ-trnS* spacer 領域の配列を決定するため、Okaura et al. (2007) でハプロタイプの決定されている愛知県段戸裏谷 (Haplotype III)、京都府芦生 (Haplotype IV)、島根県隠岐 (Haplotype V)、香川県長柄 (Haplotype VI)、大分県九重 (Haplotype VII)、熊本県白髪 (Haplotype VIII)、および愛媛県米野々 (Haplotype IX) の各地のサンプル2個体ずつ (隠岐は1個体) を供試した。

葉緑体 DNA の配列決定

新たに採集したすべてのサンプル、および Okaura et al. (2007) によってすでにハプロタイプの決定されているサンプルのうち、前述の Haplotype III~Haplotype IX をもつものについて *trnQ-trnS* spacer 領域の配列を決定した。プライマーおよび PCR 条件の設定は Kanno et al. (2004) に従った。また、新たに採集したサンプルのハプロタイプを確認するために *trnT-trnL* spacer、*atpB-rbcL* spacer および *matK* gene のすべて、もしくはいずれかの配列を必要に応じて決定した。これらの配列決定のためのプライマーおよび PCR 条件の設定は Okaura et al. (2007) に従った。シーケンシング反応は BigDye Terminator v.1.1 Cycle

Sequencing Kit (Applied Biosystems, Tokyo) を用いて直接法で行った。配列の決定は 310 Genetic Analyser (Applied Biosystems, Tokyo) および付属のソフトウェア Sequencing Analysis ver. 5.2 (Applied Biosystems, Tokyo) を用いて行った。

データ解析

配列は ATGC ver. 4 (Genetyx, Tokyo) を用いてアセンブルした後、MEGA ver. 5.2.1 (Tamura et al. 2007) にインプリメントされた ClustalW を用いてアラインメントを行った。ハプロタイプネットワークの作成は TCS ver. 1.21 (Clement et al. 2000) を用いて行った。

結果

Liu and Harada (2013) により Haplotype I および Haplotype II を持つものについて *trnQ-trnS* spacer 領域の配列が決定されている。これと Haplotype III~Haplotype IX についての結果を合わせてアラインメントを行った結果、*trnQ-trnS* spacer 領域には、Kanno et al. (2004) によって見出された T/C 塩基置換以外に5つの塩基置換、および1つの一塩基繰返し配列の繰返し数の変異が見出され

表-1 コナラ亜属 *Prinus* 節の葉緑体 DNA 変異とハプロタイプ

Haplotype	変異サイト ¹⁾																							
	<i>trnT-trnL</i>		<i>trnL-trnF</i>		<i>atpB-rbcL</i>		<i>matK</i>		<i>trnH-psbA</i>						<i>trnQ-trnS</i>									
	2	4	1		3	7	9	1	4	1	1	1	2	2	3	4	4	2	2*	2	6	8	8	
	1	9	2		9	4	3	3	4	1	3	7	1	7	9	3	0	5	6	8	5	7	7	
	4	3	1		5	5		2		3	7	6	9	4	6	8		3	3	5	9	6	7	
	1																							
I	T	A ₁₀	T ₁₁		T ₁₀	C	A	T	T	G	A	T	T	A ₉	T	A	G	T	T	A ₁₂	A	T	A	
II	•	A ₁₀	T ₁₁		T _{10/11}	T	•	G	•	•	•	•	•	A ₉	•	•	•	G	C	A ₁₁	•	•	•	
III	G	A ₁₀	T _{10/11}		T ₁₀	T	•	•	•	•	•	•	G	A ₉	•	•	T	G	•	A ₁₂	G	•	G	
IV	•	A ₁₀	T ₁₁		T ₁₀	T	•	•	•	•	•	•	G	A ₉	•	•	•	G	•	A ₁₂	•	G	•	
V	•	A ₁₀	T ₁₁		T ₁₀	T	G	•	•	•	•	•	G	•	A ₁₀	•	•	•	G	•	A ₁₁	•	•	•
VI	•	A ₁₀	T ₁₁		T ₁₀	T	•	•	•	•	•	•	•	A _{8/9}	•	•	•	G	•	A ₁₂	•	•	•	
VII	•	A ₉	T ₁₁		T ₁₀	T	•	•	G	•	•	•	•	A ₉	G	C	•	G	•	A ₁₁	•	•	•	
VIII	•	A ₁₀	T ₁₀		T ₁₀	T	•	•	•	A	•	A	•	A ₉	•	•	•	G	•	A ₁₂	•	•	•	
IX	•	A ₁₀	T ₁₁		T ₁₀	T	•	•	•	•	C	•	•	A ₉	•	•	•	G	•	A ₁₂	•	•	•	

¹⁾ 各領域の塩基置換サイトは5'側から数えた塩基の位置。ドットは Haplotype I と同一塩基であることを示す。一塩基繰返し配列の繰返し数の変異はそれぞれの塩基に示した添字の数で示し、ハプロタイプ内の変異は"•"をつけて示した。

*は T/C-type を決定する塩基置換サイト。Liu and Harada (2013) の 276 番目の塩基に相当する。

た。*trnQ-trnS* spacer 領域の塩基置換に関して、Haplotype V、Haplotype VI、Haplotype VII、Haplotype VIII、および Haplotype IX 相互の間に違いは見られなかったが、これと Haplotype I、Haplotype II、Haplotype III、Haplotype IV は互いに区別出来る事がわかった。これについてハプロタイプの再定義を行った(表-1)。新たな定義に基づくハプロタイプ間のネットワークを図-2に示した。これから東北日本に特有のハプロタイプである Haplotype I および Haplotype II は祖先型である Haplotype VI から独立に2塩基の置換によって生じていることが示された。

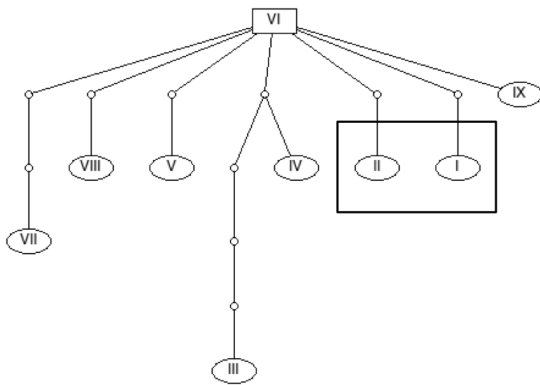


図-2 *trnQ-trnS* spacer 領域を含む全長 5,185 塩基に基づいて作成したハプロタイプネットワーク。一塩基繰返し配列の塩基の増減はミッシングデータとして取り扱った。Haplotype VI は祖先型であることを示す。東北日本に特有のハプロタイプを枠で囲んだ。

次に新たに採集した房総半島および箱根-小田原市周辺のサンプルそれぞれ 15、および 35 個体について *trnQ-trnS* spacer 領域の配列を決定した。房総半島の佐倉市および千葉市で採集した 10 個体はハプロタイプの新たな定義に照らして Haplotype II であった。一方、市原市から採集した 5 個体のうち、4 個体が Haplotype I で、残りの 1 個体は Haplotype II であった。佐倉市の 2 個体 (Sk4、Sk5)、千葉市の 2 個体 (Cb1、Cb2) および市原市の 5 個体 (Ic1、Ic2、Ic3、Ic4、Ic5) についてはさらに、*atpB-rbcL* spacer および *matK* の各領域の配列を決定し、Haplotype I および Haplotype II に特有の変異の存在を確認した。一方、箱根-小田原市周辺のサンプルについて同様に

trnQ-trnS spacer 領域の配列を決定し、新たなハプロタイプの定義に照らした結果、小田原市入生田、熱海市泉および南郷山で採集した 20 個体はすべて Haplotype II であった。一方、金時山で採集した 15 個体については 4 個体が Haplotype II であり、残りの 11 個体は Haplotype III であった。金時山の 4 個体 (Kt1-4、Kt1-5、Kt2-1、Kt2-2) についてはさらに、*trnT-trnL* spacer、*atpB-rbcL* spacer および *matK* の 3 領域の配列を決定し、Haplotype II および Haplotype III に特有の変異の存在を確認した。各ハプロタイプの地理的な分布を図-3に示した。本研究で得られた *trnQ-trnS* spacer 領域の配列情報は以下のアクセッション番号のもとに DDBJ データベースに登録した。AB841202 (Haplotype I)、AB841203 (Haplotype II)、AB841204 (Haplotype III)、AB841205 (Haplotype IV)、AB841206 (Haplotype V)、AB841207 (Haplotype VI)、AB841208 (Haplotype VII)、AB841209 (Haplotype VII)、AB841210 (Haplotype IX)。

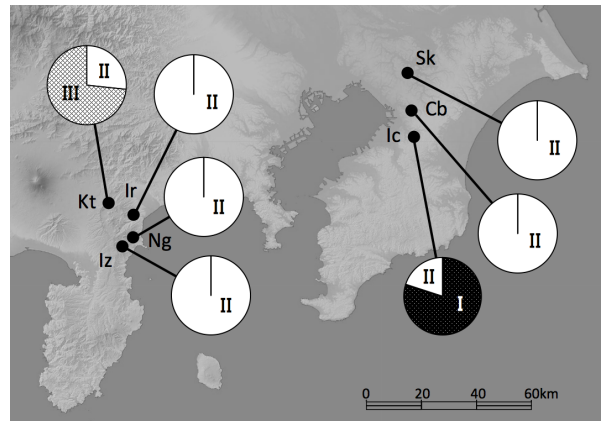


図-3 房総半島および箱根-小田原市周辺におけるサンプル採集地と各採集地に出現したハプロタイプとその頻度。Sk : 佐倉市、Cb : 千葉市、Ic : 市原市、Kt : 金時山、Ir : 小田原市入生田、Ng : 南郷山、Iz : 熱海市泉。

考 察

Okaura et al. (2007) によって東北日本では 2 つの葉緑体ハプロタイプ、Haplotype I および Haplotype II が存在する事が示されたが、このうち Haplotype I は北海道では広く分布したが、本州では早池峰山のみ見出された。本研究で房総半島の市原市で

Haplotype I を持つものが見つかったことから、Haplotype I の分布は房総半島にまで広がっていることが示された。図-4 に本州中央部におけるハプロタイプの分布を Kanno et al. (2004) の T/C-type の分布と合わせて示した。これから Haplotype I の分布境界は東北日本に出現する T-type の西端の地点を結んだ線、すなわち新潟市-福島市-市原市のライン上にあることが推定された。一方、箱根金時山の集団には Haplotype II と Haplotype III を持つものが混在していた。Haplotype III は福岡県から四国、紀伊半島、愛知県および伊豆半島にかけて広く分布し、表日本で優占的なハプロタイプである (Okaura et al. 2007)。このことから Haplotype II の分布境界は C-type の西端の出現地点を結んだ線、すなわち、新潟県旧大潟町-妙高山-長野県伊那市-小田原市のライン上にあることが推定された (図-4)。このラインは日本の中央部に横たわる中央構造帯の西縁、すなわち糸魚川静岡構造線にほぼ一致している。この構造線の西側では、飛騨、木曾および赤石の各山脈が南北に連なり、高山帯が地理的な障壁として存在するため、種子の交流が妨げられてきたことが考えられる。多くの動植物種で糸魚川静岡構造線が遺伝的分化や種分化の地理的障壁として働いた例が知られている (Suzuki et al. 2002 ; 渡辺ら 2006 ; Shoda- Kagaya et al. 2010)。

日本列島の現在の植生分布は最終氷期以降の温暖化に伴う植物集団の構成と植生帯の分布の変化に大きく影響されている (塚田 1984)。花粉分析によれば、最終氷期後期 (約 4 万~1 万年前) には北海道および東北地方ではコナラ亜属の花化石は出現せず、頻度が急増するのは北海道の各地で約 8000 年前であり (山田 1998)、ややそれに遅れて北海道西部ではブナが出現した (星野 1998)。東北地方では 1 万年前以降にブナ属、コナラ亜属、ハンノキ属などからなる落葉広葉樹林が広がりはじめ、丘陵帯や、山地帯では 8500 年くらい前にはブナ属やコナラ亜属が優勢となっている (日比野・竹内 1998)。一方、房総半島を主体とする関東地方沿岸部では最終氷期後期においてもかなりの頻度でコナラ亜属の花化石が出現する (内山 1998)。中部地方においても最終氷期後期を通してコナラ亜属花化石の出現が見られ、野尻湖などでは 13000 年前から急増したことが知られている (守田ら 1998)。このような東北日本における落葉広葉樹林の成立過程を概観すると、ミズナラやコナラを主体とするコナラ亜属がブナ属などと共に後氷期の温暖化にともなって、南から北へ分布を

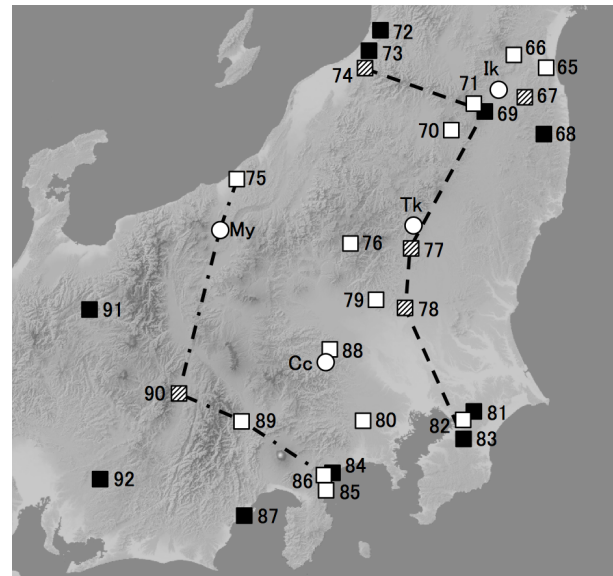


図-4 本州中央部における葉緑体ハプロタイプの分布と推定される境界。四角は Kanno et al. (2004) による採集地で、番号は Appendix table による。黒で示したものは T-type のみが、白は C-type のみが、斜線は T-type と C-type の両方が出現したことを示す。円は Okaura et al. (2007) による採集地で、Ik : 福島県飯坂、Tk : 高原山、My : 妙高山、Cc : 秩父を示し、すべて Haplotype II。点線と一点鎖線はそれぞれ推定される Haplotype I と Haplotype II の分布境界。(Liu and Harada 2013, Fig. 1b を改変)。

拡げ、それまでに東北日本で優勢であった亜寒帯性針葉樹林 (塚田 1984) と置き換わって行く様子が読み取れる。これと葉緑体ハプロタイプの分布を重ね合わせると、おそらくは中央日本に最終氷期最寒冷期にもとどまっていたのは Haplotype II を持つものであり、これと房総半島にあった Haplotype I を持つものが同時期に北方に分布を拡げていったことが考えられる。ブナでは若狭湾、もしくは伊勢湾に存在したと考えられる逃避地から葉緑体ハプロタイプの異なる二つの系統がそれぞれ日本海沿岸と太平洋沿岸に沿って北方に分布を拡げた事が示唆されているが (Okaura and Harada 2002)、ミズナラとその近縁種では太平洋側と日本海側でハプロタイプの明確な分化が見られないことから、Haplotype II を持つものでは糸魚川静岡構造線に沿って逃避地が断続的に存在し、そこから分布を北に拡大していったことが考えられる。

最近 Ohsawa et al. (2011) は東北日本のミズナラ 16 集団について 11 のマイクロサテライト遺伝子座を用いて遺伝的構造の解析を行った。その結果、アリの多様度と緯度との間に有意な負の相関があることを見出した。このことは氷河期以降のミズナラあるいは他の近縁ナラ類の分布の拡大が南から北に起こったとする考えを支持するものである。また STRUCTURE による解析から東北日本のミズナラは遺伝的に分化した 2 つのクラスター、Cluster I および Cluster II からなることが示されている。Cluster II は東北地方で優勢であるが、北海道では Cluster I の頻度が不連続的に増加していた。このことから Ohsawa et al. (2011) は北海道に氷河期に遺存したミズナラの逃避地があったことを示唆している。これらの核 DNA における 2 つのクラスターは Okaura et al. (2007) で見出された東北日本の 2 つの葉緑体ハプロタイプの系統に対応しているようであり、これが正しいとすると Haplotype I を持つものは房総半島以外にも北海道を含めて東北日本にいくつかの逃避地があったことは否定できない。

ハプロタイプネットワーク (図-2) は Haplotype VI が祖先型であることを示しており、Haplotype I と Haplotype II はこれから独立に 2 塩基の違いによって生じている。サハリンで採集されたミズナラ、および沿海州で採集されたモンゴリナラ (*Quercus mongolica* var. *mongolica*) に Haplotype VI が見出されたが (Liu and Harada 2013)、Haplotype VI は東北日本には見いだされないこと、および、氷河期に形成されたサハリンを介した陸橋は氷河もしくはツンドラで覆われていた (塚田 1984) とされることから、2 つのハプロタイプが北方の陸橋を経由して移入したことは考えにくい。一方で Haplotype VI は中国遼寧省でも見出されており、朝鮮半島にも西南日本と共通のハプロタイプが見いだされることから (Okaura et al. 2007)、西南日本に分布するミズナラおよびその近縁種は周期的に繰り返された氷河期の間に朝鮮半島の陸橋を経由して日本に移入したものと考えられる。Haplotype I および Haplotype II は Haplotype VI から派生し、氷河期のサイクルの間に糸魚川静岡構造線を越えて東北日本で定着したものである。

謝 辞

千葉県佐倉市、千葉市、市原市でのコナラの採集は千葉県立中央博物館の原正利博士によるものであり、ここに深謝する次第である。本研究は日本学術振興会科研費 (No. 22380086) の一部をもって行われた。

引用文献

- Clement M, Posada D, Coleman AW (2000) TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9: 1657–1660
- 日比野紘一郎・竹内貞子 (1998) 第 II 部日本列島各地の植生史. 2 東北地方の植生史. 安田喜憲・三好教夫編, 図説日本列島植生史. 朝倉書店, 東京, pp 62–72
- 星野フサ (1998) 第 II 部日本列島各地の植生史. 1 北海道の植生史 (2) – 南北海道. 安田喜憲・三好教夫編, 図説日本列島植生史. 朝倉書店, 東京, pp 51–61
- Kanno M, Yokoyama J, Suyama Y, Ohshima M, Itoh T, Suzuki M (2004) Geographical distribution of two haplotypes of chloroplast DNA in four oak species (*Quercus*) in Japan. *Journal of Plant Research* 117: 311–317
- Liu HZ, Harada K (2013) Geographic distribution and origin of the chloroplast T/C-type in *Quercus mongolica* var. *crispula* in northeastern Japan. *Plant Species Biology* (in press)
- 守田益宗・崔基龍・日比野紘一郎・内山隆 (1998) 第 II 部日本列島各地の植生史. 4 中部・東海地方の植生史. 安田喜憲・三好教夫編, 図説日本列島植生史. 朝倉書店, 東京, pp 92–102.
- Ohsawa T, Tsuda Y, Saito Y, Ide Y (2011) The genetic structure of *Quercus crispula* in northeastern Japan as revealed by nuclear simple sequence repeat loci. *Journal of Plant Research* 124: 645–654
- Okaura T, Harada K (2002) Phylogeographical structure revealed by chloroplast DNA variation in Japanese Beech (*Fagus crenata* Blume). *Heredity* 88: 322–329
- Okaura T, Quang ND, Ubukata M, Harada K (2007) Phylogeographic structure and late Quaternary population history of the Japanese oak *Quercus*

- mongolica* var. *crispula* and related species revealed by chloroplast DNA variation. *Genes and Genetic Systems* 82: 465–477
- Shoda-Kagaya E, Saito S, Okada M, Noaki, A, Nunokawa K, Tsuda Y (2010) Genetic structure of the oak wilt vector beetle *Platypus quercivorus*: inferences toward the process of damaged area expansion. *BMC Ecology* 10: 21
- Suzuki H, Sato Y, Ohba N (2002) Gene diversity and geographic differentiation in mitochondrial DNA of the Genji firefly, *Luciola cruciata* (Coleoptera: Lampyridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22: 193–205
- Tamura K, Dudley J, Nei M, Kumar S (2007) MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* 24: 1596–1599
- 塚田松雄 (1984) 日本列島における約 2 万年前の植生図. *日本生態学会誌* 34: 203–208
- 内山隆 (1998) 第 II 部 日本列島各地の植生史. 3 関東地方の植生史. 安田喜憲・三好教夫編, 図説日本列島植生史. 朝倉書店, 東京, pp 73–88
- 渡辺勝敏・高橋洋・北村晃寿ほか (2006) 日本産淡水魚類の分布域形成史: 系統地理的アプローチとその展望. *魚類学雑誌* 53: 1–38
- 山田悟郎 (1998) 第 II 部 日本列島各地の植生史. 1 北海道の植生史 (1) – 北海道. 安田喜憲・三好教夫編, 図説日本列島植生史. 朝倉書店, 東京, pp 39–50