

【解 説】シリーズ

日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (18)

ヤマザクラ (バラ科サクラ属)

津田 吉晃^{*,1}

はじめに

ヤマザクラ (*Cerasus jamasakura* (Siebold ex Koidz.) H. Ohba) はバラ科サクラ属に分類される (大場 1992)。サクラの属名は *Prunus* を用いて、サクラ亜属 (*subg. Cerasus*) とすることで狭義のサクラを指す場合と、*Cerasus* をサクラの属名として扱い、*Prunus* はスモモ属を指す場合がある (加藤 2017)。ヤマザクラを示す *Prunus jamasakura* と *Cerasus jamasakura* はシノニムである。本稿では後者を用いることとする。ヤマザクラは日本国内では本州の宮城県および新潟県以南、四国、九州に分布する (川崎 1993)。ヤマザクラの花は里山では人々に愛され、また山奥でひっそりと人知れず花を咲かせていることもある。いずれの場合も春の訪れを知らせる淡い桃色がかった白色の花をつけ、赤みを帯びた葉とのコントラストも情緒があり染井吉野とはまた趣を異にする“お花見”を楽しむこともできる。また一般にはカスミザクラ、マメザクラ、オオヤマザクラ、エドヒガンなど山に咲いているサクラをまとめて“山桜”と呼ぶこともある。このようなヤマザクラは人との関わり合いの歴史も古く、約 3,000 ~ 4,000 年前の縄文時代の遺跡からもヤマザクラ材は検出され (鈴木 2002)、サクラの記述は古事記、日本書紀など 7 世紀からみられる (Kuitert 1999)。また最近のサクラ園芸品種と野生種を対象とした研究から、ヤマザクラは現在みられる多くのサクラ園芸品種の親種としても直接的、間接的に古くから使われてきたこともわかってきた (Kato et al. 2012, 2014)。赤みを帯びたヤマザクラの材は家具、楽器、漆器、木工品など様々な用途に人気がある。因みに材となると、“ミズメザクラ (=ミズメ、*Betula grossa*)”に代表されるように、カバノキ属樹種は一般に“サクラ”と呼ばれる。一方、生物学的に本当のサクラは樺

細工に代表されるようにカンバ扱いされ、材になるとサクラ属とカバノキ属で名前がひっくり返るのはサクラ、カンバのどちらも研究対象としてきた筆者には興味深い習慣である。本種は人里近くの平地から低山地に自生する里山の主要な構成種であるため (川崎 1993 ; 山崎 2000)、最近では里山再生やビオトープ造成などの緑化事業の対象となることが多い。それ故、緑化事業などに伴い、各地域で維持されてきたヤマザクラ集団の遺伝的多様性の攪乱が危惧される。一方、ヤマザクラの果実は多くの動物の餌資源になることから、有効利用は里山など二次林の生物多様性保全機能に貢献できると思われる。そこで、本研究ではヤマザクラの広域スケールにおける保全遺伝学および生態系管理を念頭におき、核および葉緑体 DNA レベルで野生集団の集団遺伝学的構造を把握することを目的とした。加えて、最近では SSR (simple sequence repeat) のような簡易マーカーでもある程度の解像度で集団動態の歴史の推定が可能となってきた (Bagnoli et al. 2016 ; Tsuda et al. 2015, 2016, 2017 ; Soliani et al. 2015 ; 岩崎ら 2016)。そこで本稿ではヤマザクラの遺伝構造研究である Tsuda et al. (2009a) の内容を中心に、さらに用いた遺伝子型データセットの追加解析結果も加えて本種の遺伝構造について解説する。

ヤマザクラの現在の遺伝構造

Tsuda et al. (2009a) では分布域をおおよそカバーするように採取したヤマザクラ 12 集団 330 個体について、SSR マーカー 11 遺伝子座を用いて遺伝子型決定をした。その結果、集団内の遺伝的多様性については緯度とヘテロ接合の度期待値に相関があり、栃木県、福島県などの分布の北東地域の集団ほど遺伝的多様性が高

* E-mail: tsuda.yoshiaki.ge@u.tsukuba.ac.jp

¹ つだ よしあき 筑波大学山岳科学センター菅平高原実験所

く、九州、特に鹿児島県の集団は遺伝的多様性が低いことがわかった。そのため緯度と遺伝的多様性の有意な相関は、南端と北端の集団を外すと有意でなくなった。 F_{ST} は 0.043 と低い値であったが、これは供試した遺伝子座の多型性が高かったためであり、多型性を考慮した F_{ST} の補正值 F'_{ST} (Meirmans and Hedrick 2011) を用いると、0.176 であった。集団系統樹 (図-1) や本稿で Locprior モデル (Hubisz et al. 2009) を用いて改めを行った STRUCTURE 解析 (Pritchard et al. 2000 ; Falush et al. 2003 ; Hubisz et al. 2009) などいずれの方法から大きくは九州地方および近畿地方以東の 2 系統が検出され、

これら 2 系統の間に位置する中国・瀬戸内地方からはこれら 2 系統間の混合がみられた (図-2)。これらの結果を受けて、EST-SSR (Tsuda et al. 2009b) 14 遺伝子座を用いて、さらに分布域をより詳細に網羅するように採取した 39 集団 895 個体の解析を行ったが、基本的にその結果は Tsuda et al. (2009a) とほぼ同様であった (Tsuda et al. unpublished)。葉緑体 DNA からみた遺伝構造結果も九州と本州を堺に 2 系統に分かれるという核 DNA のそれとよく似たパターンが検出された (Tsuda et al. unpublished)。

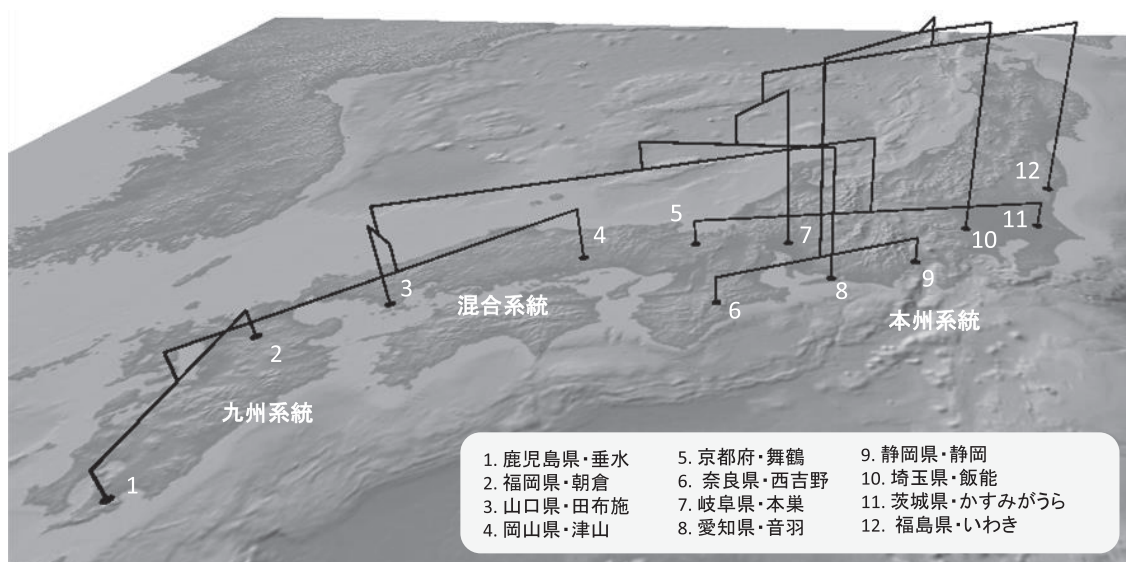


図-1 ヤマザクラ 12 集団の位置および遺伝距離 D_A (Nei et al. 1983) を用いた集団系統樹。Tsuda et al. 2009 のデータに再解析による。作図には GenGIS2 (Parks et al. 2013) および GeoMapApp (<http://www.geomapp.org/>) を用いた。

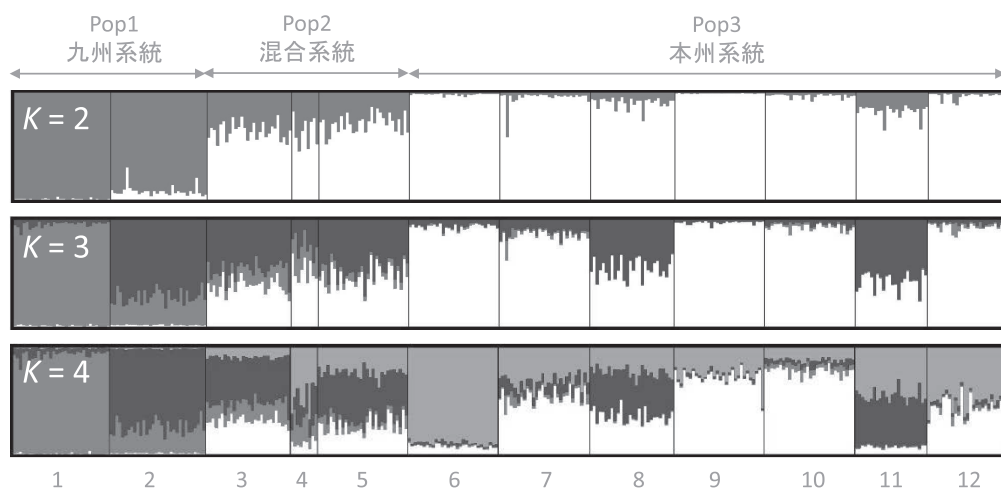


図-2 STRUCTURE 解析の結果。Tsuda et al. 2009 のデータに再解析による。集団番号は図-1 に対応する。LnP (D) は $K=4$ までランごとのバラつきもなく上昇したため、 $K=2$ から $K=4$ までの結果を示す。

集団動態の推定 ー混合構造およびスカイランプロットー

本稿の執筆にあたり、Tsuda et al. (2009a) のデータを図-3 で示したように Pop1 (九州系統)、Pop2 (混合系統) および Pop3 (本州系統) の 3 集団に分けて、観察された遺伝構造を最もよく説明できる集団動態シナリオを近似ベイズ計算 (Approximate Bayesian Computation, ABC) を用いた DIYABC 2.0 (Cornuet et al. 2008, 2014) により推定した。これら解析方法の詳細は原著論文の他、Tsuda et al. (2015) あるいは岩崎ら (2016) を参照されたい。また解析にあたり Pop1 は STRUCTURE で九州クラスター率が高い上位 50 個体を、Pop3 には本州クラスター率が高い上位 50 個体を、Pop2 には 2 つのクラスターの混合率が 30–70% であった個体 28 個体を供試した。SSR の突然変異モデルには 1 度にモチーフ複数回分の

繰り返しの変異を許容する Generalized stepwise mutation モデル (Estoup et al. 2002) に 1 塩基挿入欠失を加えたモデルを用いた。推定パラメーターは Pop1-3 の有効な集団サイズに相当する N1-3 および、分化、混合が起きた時期のタイムスケールである t1-2、混合率 ra および突然変異に関する 3 つの 9 パラメーターである。解析の結果、階層モデルや同時分化モデルではなく、やはり混合モデルでの事後確率が一番高く (0.7725、95% CI: 0.7235–0.8214)、要約統計量などからも混合モデルは観察されたデータによく当てはまることがわかった (図-3)。ウダイカンバ (*Betula maximowicziana*) 全国集団の解析からは南方系と北方系の混合構造が東北地方中南部でみられたが (Tsuda and Ide 2005)、このパターンを同様に DIYABC を用いてさらに詳細に調べたところ、混合構造は混合ではなく Sousa et al. (2012) らが指摘していた祖先多型による“見かけの混合”であることが示唆

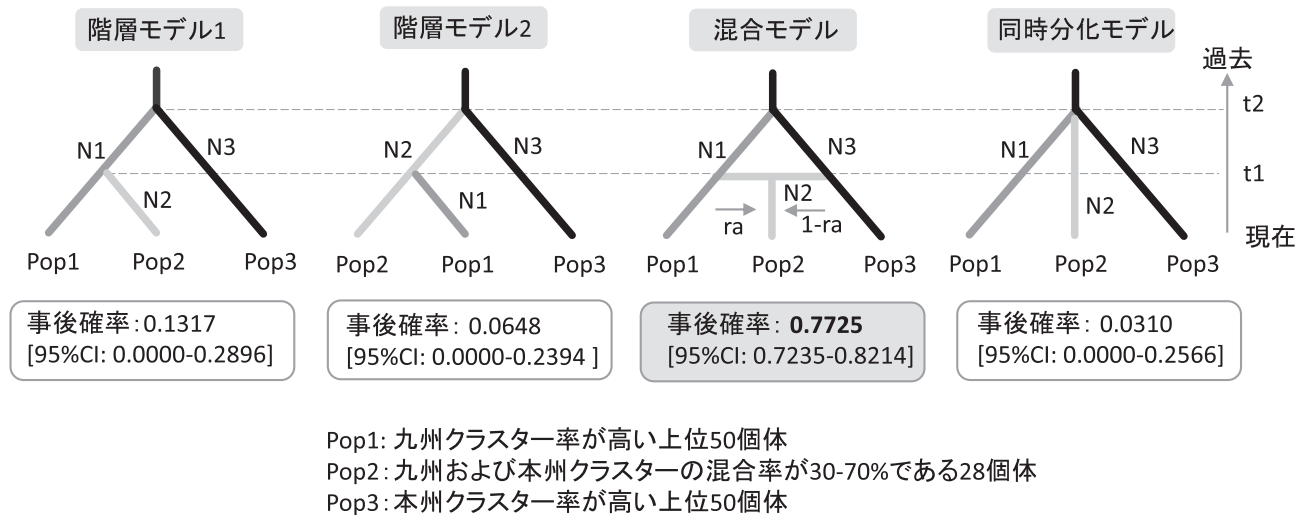


図-3 DIYABC 2.0 に用いた 4 つの集団動態モデルおよびその解析結果の事後確率。ここで N1 – N3 は Pop1 – 3 の有効な集団サイズ、t1 – 2 は時間スケール、ra は Pop1 から Pop2 への混合率を示す (Pop3 から Pop2 への混合率は 1 – ra)。

表-1 DIYABC2.0 を用いた混合モデル下で推定された各パラメーターの中央値およびその 95% 最高密度分布

パラメーター	中央値	95% 最高密度分布
N1	5,650	1,710-9,730
N2	9,530	2,940-19,200
N3	16,000	7,830-19,700
t1	79.7	22.9-221
t2	1,950	511-7,190
ra	0.561	0.132-0.919
SSR の平均突然変異率	4.53E-04	1.85E-04
平均 P*	0.253	0.129
1 塩基挿入欠失の平均突然変異率	2.33E-07	1.25E-08

*Generalized stepwise mutation に関するパラメーター。

された (津田 2014, Tsuda et al. 2015)。一方、ヤマザクラで見られた混合構造は真に2系統の混合より生じたと考えてよいことが示唆された。推定された各パラメータを表-1に示す。ここで混合が起きた時期は79.7世代 (95% HPD: 22.9–221) 前であり、九州と本州の2系統が分化したのは1,950世代 (95% HPD: 511–7,190) 前と推定された。なお、95% HPD (Hyper probability density, 最高確率密度) とは、信頼区間に相当するものである。樹木の世代時間を年に変換するのは難しいが (Tsuda et al. 2015, 2017)、仮にヤマザクラの世代時間を30年とすると t_1 は2,391年 (95% HPD: 687–6,630年)、 t_2 は58,500年 (95% HPD: 15,330–215,700年) となる。両時間スケールの95% HPDの幅が大きく、一概には言えないが、2系統の分化はおおよそ最終氷期最盛期 (約2万年前) よりも前の寒冷乾燥化に起因し、混合は最終氷期最盛期後、温暖湿潤になり分布拡大した時期に対応すると考えてもよいだろう。ただし、これら時間スケールにはDIYABCの前提 (集団分化後の遺伝子流動が考慮されていないので時間は過小評価されている可能性がある)、樹木の世代時間や世代重複の程度を評価することは難しいことや推定されたパラメータの幅広い95% HPDなど、様々な不確実性があることには注意が必要である (Tsuda et al. 2015, 2017; 岩崎ら 2016)。例えば95% HPD上限で考えるだけでも2系統間の分化時期は20–30万年前になってしまう。これらDIYABCで推定されたパターンをより詳細に理解するために、供試した330個体を地理的位置も考慮して九州系統 (集団1–2)、混合系統 (集団3–5) および本州系統 (集団6–12) の3系統に分けて、DIYABCskylineplot (Navascués et al. 2017) を用いて、時間軸に沿った有効な集団サイズを評価するスカイラインプロット解析を行った。その結果、3系統いずれからも最近の集団成長がみられた (図-4)。特に九州地方は最近に集団の急成長がみられる一方、混合系統と本州系統では最近の急成長の前から徐々に成長していることも示唆された。

このようなヤマザクラの遺伝構造、特に中国地方を境にして2系統が検出されるパターンについてはカラスザンショウ (*Zanthoxylum ailanthoides*, Yoshida et al. 2010) でみられる。また本シリーズ (17) で紹介されている中国地方には分布していないが九州–四国の分化でみるとオンツツジ (*Rhododendron weyrichii*, Yoichi et al. 2016; 渡辺 2017) でみられたパターンとも共通性があるかもしれない。これらパターンは過去の気候変動や地殻変動などにより形成されたと考えられる。また人との歴史が深い樹種であるが、明確な人為の影響と考えられる

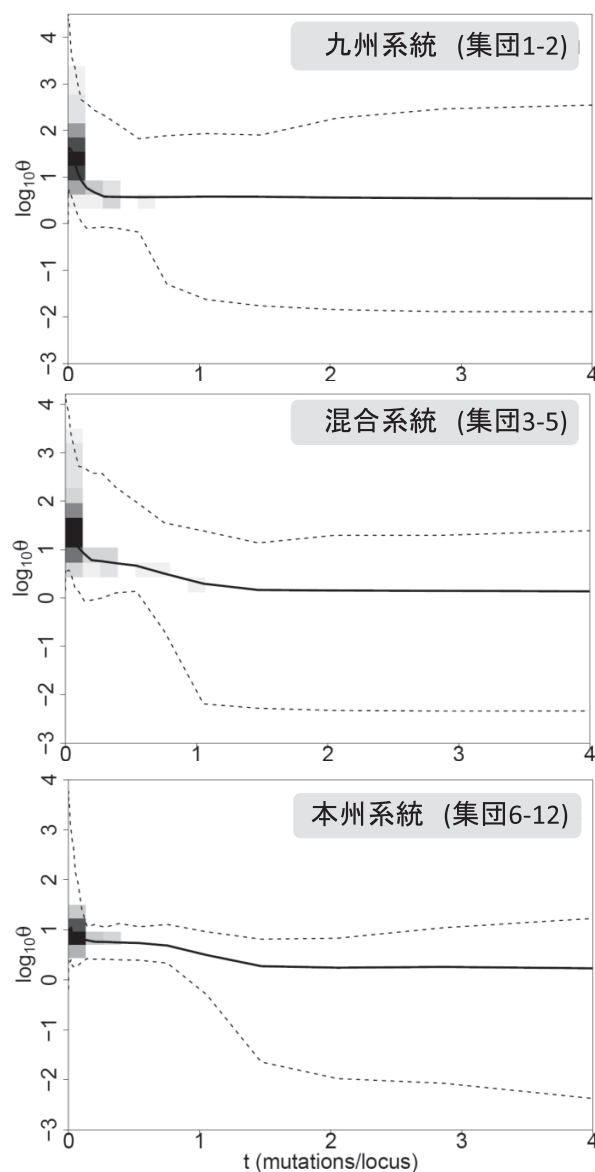


図-4 九州系統、混合系統および本州系統のスカイラインプロット解析の結果。ここで縦軸は $\theta (= 4Ne\mu : Ne$ は有効な集団サイズ、 μ は突然変異率) の常用対数値であり、簡単には有効な集団サイズの相対値を示す。横軸は突然変異率に基づいた時間スケール。

パターンはみられなかったが、最近の集団の急成長などは気候や地殻変動だけでなく、種子、花粉媒介者の急増やヒトの拡大などとも関係しているかもしれない。

ヤマザクラと近縁種との雑種形成、浸透交雑

ヤマザクラ全国集団データに近縁なマメザクラ、キンキマメザクラ、カスミザクラなどのデータも入れて

解析すると、これら近縁なサクラ分類群は栃木県や福島県などヤマザクラの分布北東地域の集団と近縁なことがわかった (Tsuda unpublished)。このことからヤマザクラ北東地域集団の遺伝的多様性が高い理由としては、種間交雑の影響が考えられる。特に北半球では北に行くほど種間で開花時期が重複してくるために、種間交雑はより北方で起こりやすいことがカバノキ属では指摘されている (Kallio et al. 1983)。ただし、実際には筆者らのユーラシア大陸でのカバノキ属 6 種を対象とした集団遺伝学的研究ではこの仮説は支持されなかった (Tsuda et al. 2017)。最近の北欧の衛星を使った研究からカンバの開花時期は、緯度だけでなく標高にも影響を受け、単純には低緯度の高い標高地域と高緯度の低標高地域では開花時期が同程度になることが示唆されており (Karlsen et al. 2009)、我々の遺伝データもこれを支持した (Tsuda et al. 2017)。一方、ヤマザクラについては分布標高域がそれほど大きくないためか、開花時期は緯度にほぼ依存しており、Kallio et al. (1983) のカバノキ属での仮説のように分布北限に近い地域では種間開花時期が重複するために、種間交雑が進んだことも考えられる。特にヤマザクラ北限に近い関東北部などの集団では固定指数 (F_{is}) が高く、これは雑種形成によるワーランド効果のためと考えられる。さらに Tsuda et al. (2009b) のサクラ 7 分類群の遺伝子型データを追解析しても、分類群間の遺伝構造は明瞭であり、分類群間の F_{ST} も 0.653 と高い値であった。このような明瞭な種間変異は Kato et al. (2012, 2014) でもみられている。一方、葉緑体 DNA については Ohta et al. (2007) や我々の研究 (Tsuda et al. unpublished) からヤマザクラおよび近縁分類群間でハプロタイプ共有がみられ、葉緑体 DNA だけの種の識別は困難であることがわかった。一方、核 DNA では系統樹、種座標分析や STRUCTURE 解析など、いずれの方法でも種間に明確な遺伝構造がみられた。特に種間の遺伝子流動について、10 年ほど前までは種間で遺伝子流動があれば種間の遺伝的分化は低下すると考えられていた。しかし、Curat et al. (2008) および Petit and Excoffier (2009) は種間の遺伝子流動と種間の遺伝的分化程度には種内集団間の遺伝子流動が大きく関係していることを理論的にも実データからも明らかにした。これは種 A、B の 2 種がある場合、A 種内集団間で遺伝子流動が盛んに起こっている場合は、種間の遺伝子流動で B 種から固有の対立遺伝子が入ってきても、この B 種由来の対立遺伝子は A 種内の盛んな集団間遺伝子流動により、A 種内で定着しないためである。一方、種内集団間の遺伝子流動が低い場合は、逆に交雑により B 種

から入ってきた対立遺伝子は A 種に入り込む可能性が高くなる。特に風媒の植物では花粉を介した核 DNA の集団間遺伝子流動は葉緑体 DNA のそれよりも高いと考えられる。そのため、この仮説は実際にマツ科やカバノキ属の研究でよく支持されている (Tsuda et al. 2017)。特にヨーロッパのカバノキ属 3 種は葉緑体 DNA レベルでは種間の遺伝的分化は全くないにも関わらず、核 DNA では明瞭な種分化が検出され、これも Petit and Excoffier (2009) の仮説をよく支持した結果といえる (Tsuda et al. 2017)。ヤマザクラは虫媒であり、種子は動物散布型であるが、虫媒による両性遺伝する核 DNA の種内集団間遺伝子流動の方が、母性遺伝する葉緑体 DNA のそれよりもより頻繁におきているために、サクラ類でもカバノキ属などでみられたパターンが検出されたと考えられる。

おわりに

このようにヤマザクラは近縁分類群との雑種形成、浸透交雑の影響も受けつつ、大きくは九州を主にする系統と近畿地方以东の本州を主にする 2 系統があることがわかった。連続的な混合構造を考慮する必要があるが、すでに森林総合研究所のウェブページ (広葉樹の種苗の移動に関する遺伝的ガイドライン: <https://www.ffpri.affrc.go.jp/pubs/chukiseika/documents/2nd-chukiseika20.pdf>) や津村・陶山 (2015) で紹介されているように、これら 2 系統は別々の保全単位とした方がよいだろう。混合がみられる中国地方、瀬戸内地方、四国地方についてはどこに線を引いて区切るかは難しい問題である。順応的管理のアイデアで言うならば、我々の結果から山口県や愛媛県西部は九州系統とした方がよいだろう。これについては愛媛県を中心に精力的な地域スケールのヤマザクラの遺伝構造研究もされているため (西原 2017)、これら地域の境界線については今後より詳細な情報を用いて検討する余地があるだろう。ここで特に広域分布種の場合、保全単位設定は混合構造の他に距離による隔離 (Wright 1943) の影響も考慮する必要がある。さらにこの距離による隔離は集団間に存在する遺伝的障壁とも関係し合う (Tsuda et al. 2010)。STRUCTURE 解析や主成分分析、種座標分析で検出される遺伝構造にはこのような影響もあるため、これらでの解析結果を地図に投影させたときに必ずしも本当の遺伝構造を示していない可能性もある。Tsuda et al. (2015) ではウダイカンバを対象に空間自己相関からみた遺伝構造を、古典的な林木育種

学で使われてきた種苗区のアイデアと併せて、境界線ではなく距離による保全範囲、種苗範囲を示した(境界線による制限、距離による制限については津田 2010 を参照されたい)。最近では空間遺伝構造も考慮した集団遺伝学的解析も提案されており、特に EEMS (Estimated Effective Migration Surface, Petkova et al. 2016) は集団間の有効な移住を考慮しつつ、距離による隔離からの遺伝構造の偏りを評価できるため、遺伝的障壁を検出するには有効である (Tsuda et al. 2016)。遺伝的データだけでなく、遺伝解析手法も日進月歩なため、このような方法を用いて有用広葉樹の保全遺伝学的管理を順応的に行っていくことも重要であろう。

謝 辞

本稿で紹介したヤマザクラの遺伝構造に関する研究は、岐阜大学の木村円氏、向井譲教授、福島大学の水澤玲子准教授、森林総合研究所の加藤珠理博士、勝木敏彦博士、筑波大学の津村義彦教授らとの共同研究として行ったものである。

引用文献

- Bagnoli F, Tsuda Y, Fineschi S, Bruschi P, Magri D, Zhelev P, Paule L, Simeone MC, González-Martínez SC, Vendramin GG (2016) Combining molecular and fossil data to infer demographic history of *Quercus cerris*: insights on European eastern glacial refugia. *Journal of Biogeography* 43: 679–690
- Cornuet JM, Santos F, Beaumont MA, Robert CP, Marin J-M, Balding DJ, Guillemaud T, Estoup A (2008) Inferring population history with DIYABC: a user-friendly approach to Approximate Bayesian Computations. *Bioinformatics* 24: 2713–2719
- Cornuet JM, Pudlo P, Veyssier J, Dehne-Garcia A, Gautier M, Leblois R, Marin JM, Estoup A (2014) DIYABC v2.0: a software to make Approximate Bayesian Computation inferences about population history using Single Nucleotide Polymorphism, DNA sequence and microsatellite data. *Bioinformatics* 30: 1187–1189
- Currat M, Ruedi M, Petit RJ, Excoffier L (2008) The hidden side of invasions: massive introgression by local genes. *Evolution* 62: 1908–1920
- Estoup A, Jarne P, Cornuet JM (2002) Homoplasy and mutation model at microsatellite loci and their consequences for population genetics analysis. *Molecular Ecology* 11: 1591–1604
- Kallio P, Niemi S, Sulkinoja M (1983) The fennoscandian birch and its evolution in the marginal forest zone. *Nordica* 47: 101–110
- Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2003) Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164: 1567–1587
- Hubisz MJ, Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2009) Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources* 9: 1322–1332
- 岩崎貴也・阪口翔太・津田吉晃 (2016) 分子系統地理学に生態ニッチモデリングがもたらす新展開と課題. *植物地理・分類研究* 64: 1–15
- Karlsen S, Ramfjord H, Høgda K, Johansen B, Danks F, Brobak T (2009). A satellite-based map of onset of birch (*Betula*) flowering in Norway. *Aerobiologia*: 25: 15–25
- Kato S, Matsumoto A, Yoshimura K, Katsuki T, Iwamoto K, Tsuda Y, Ishio S, Nakamura K, Moriwaki K, Shiroishi T, Gojobori T, Yoshimaru H (2012) Clone identification in Japanese flowering cherry (*Prunus* subgenus *Cerasus*) cultivars using nuclear SSR markers. *Breeding Science* 62: 248–255
- Kato S, Matsumoto A, Yoshimura K, Katsuki T, Iwamoto K, Kawahara T, Mukai Y, Tsuda Y, Ishio S, Nakamura K, Moriwaki K, Shiroishi T, Gojobori T, Yoshimaru H (2014) Origins of Japanese flowering cherry (*Prunus* subgenus *Cerasus*) cultivars revealed using nuclear SSR markers. *Tree Genetics and Genomes* 10: 477–487
- 加藤珠理 (2017) シリーズ：日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (16) オオシマザクラ (バラ科スモモ属). *森林遺伝育種* 6: 13–17
- 川崎哲也 (1993) 日本の桜, 383pp, 山と溪谷社, 東京.
- Kuitert W (1999) Japanese flowering cherries. Timber, Portland
- Meirmans PG, Hedrick PW (2011) Assessing population structure: *F_{ST}* and related measures. *Molecular Ecology Resources* 11: 5–18
- Navascués M, Leblois R, Burgarella C (2017) Demographic inference through approximate-Bayesian-computation

- skyline plots. bioRxiv, doi: <http://dx.doi.org/10.1101/112060>
- 西原寿明 (2017) 愛媛で生育するヤマザクラの SSR マーカーによる遺伝構造解析、日本森林学会第 128 回大会学術講演集 : P1-199
- Nei M, Tajima F, Tatenno Y (1983) Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. *Journal of Molecular Evolution* 19:153–170
- 大場秀章 (1992) 日本のサクラ属植物の学名、植物研究雑誌 67: 276–281
- Ohta S, Yamamoto T, Nishitani C, Katsuki T, Iketani H, Omura M (2007) Phylogenetic relationships among Japanese flowering cherries (*Prunus* subgenus *Cerasus*) based on nucleotide sequences of chloroplast DNA. *Plant Systematics and Evolution* 263: 209–225
- Parks DH, Mankowski T, Zangoeei S, Porter MS, Armanini DG, Baird DJ, et al. (2013) GenGIS 2: Geospatial analysis of traditional and genetic biodiversity, with new gradient algorithms and an extensible plugin framework. *PLoS ONE* 8: e69885
- Petit RJ, Excoffier L (2009) Gene flow and species delimitation. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 386–393
- Petkova D, Novembre J, Stephens M (2016) Visualizing spatial population structure with estimated effective migration surfaces. *Nature Genetics* 48: 94–100
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959.
- Soliani C, Tsuda Y, Bagnoli F, Gallo LA, Vendramin GG, Marchelli P (2015) Halfway encounters: Meeting points of colonization routes among the southern beeches *Nothofagus pumilio* and *N. antarctica*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 85: 197–207
- 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
- 鈴木三男 (2002) 日本人と木の文化、八坂書房、pp83–116, 東京
- 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, Kimura M, Kato S, Katsuki T, Mukai Y, Tsumura Y (2009a) Genetic structure of *Cerasus jamasakura*, a Japanese flowering cherry, revealed by nuclear SSRs: implications for conservation. *Journal of Plant Research* 122: 367–375
- Tsuda Y, Ueno S, Kato S, Katsuki T, Mukai Y, Tsumura Y (2009b) Development of 13 EST-SSRs for *Cerasus jamasakura* and their transferability for Japanese flowering cherries. *Conservation Genetics* 10: 685–688
- Tsuda Y, Ide (2010) Chloroplast DNA phylogeography of *Betula maximowicziana*, a long-lived pioneer tree species and noble hardwood in Japan. *Journal of Plant Research* 123: 343–353
- Tsuda Y, Sawada H, Ohsawa T, Nakao K, Nishikawa H, Ide Y (2010) Landscape genetic structure of *Betula maximowicziana* in the Chichibu mountain range, central Japan. *Tree Genetics and Genomes* 6: 377–387
- 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
- 津田吉晃 (2014) 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). *森林遺伝育種* 3: 23–29
- Tsuda Y, Nakao K, Ide Y, Tsumura Y (2015) The population demography of *Betula maximowicziana*, a cool-temperate tree species in Japan, in relation to the last glacial period: its admixture-like genetic structure is the result of simple population splitting not admixing. *Molecular Ecology* 24: 1403–1418
- Tsuda Y, Chen J, Stocks M, Källman T, Sønstebo, JH, Parducci L, Semerikov V, Sperisen C, Politov D, Ronkainen T, Välimäki M, Vendramin GG, Tollefsrud MM, Lascoux M (2016) The extent and meaning of hybridization and introgression between Siberian spruce (*Picea obovata*) and Norway spruce (*P. abies*) : cryptic refugia as stepping stones to the west? *Molecular Ecology* 25: 2773–2789
- Tsuda Y, Semerikov V, Sebastiani F, Vendramin GG, Lascoux M (2017) Multispecies genetic structure and hybridization in the *Betula* genus across Eurasia. *Molecular Ecology* 26: 589–605
- 津村義彦・陶山佳久 (2015) 地図でわかる樹木の種苗移動ガイドライン. 文一総合出版. 東京
- Wright S (1943) Isolation by distance. *Genetics* 28: 114–138
- 山崎 寛 (2000) 里山の植生管理による種多様性の増加, *ランドスケープ研究* 63: 481–484
- Yoichi W, Tamaki I, Sakaguchi S, Song J-S, Yamamoto S-I, Tomaru N (2016) Population demographic history of a

- temperate shrub, *Rhododendron weyrichii* (Ericaceae) ,
on continental islands of Japan and South Korea. Ecology
and Evolution 6: 8800–8810
- Yoshida T, Nagai H, Yahara T, Tachida H (2010) Genetic
structure and putative selective sweep in the pioneer tree,
Zanthoxylum ailanthoides. Journal of Plant Research 123:
607–616
- 渡辺洋一 (2017) 日本の森林樹木の地理的遺伝構造 (17)
オンツツジ (ツツジ科ツツジ属). 森林遺伝育種 6:
54–58